MBL/WHOI

0 0301 0014767 4

Im Auftrage des Herrn Verfassers.

ZOOLOGIE

VON

DR. RICHARD HERTWIG

O. Ö. PROF. DER ZOOLOGIE UND VERGL. ANATOMIE
AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN.

MIT 588 ABBILDUNGEN

NEUNTE VIELFACH UMGEARBEITETE AUFLAGE

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

1910.

Alle Rechte vorbehalten.

Vorrede.

Das vorliegende Lehrbuch soll in erster Linie den Anfänger in das Studium der wissenschaftlichen Zoologie einführen und denen, welche der Zoologie als Hilfswissenschaft bedürfen, die Grundzüge derselben in knapper Fassung bieten. Es würde aber den Verfasser freuen, wenn es dem Buche vergönnt sein sollte, noch weiteren Einfluß zu gewinnen und in den Kreisen gebildeter Laien, welche vielfach schon jetzt den Lebenserscheinungen der Tiere lebhaftere Teilnahme entgegenbringen, auch für die Gesetzmäßigkeit in der tierischen Organisation und Entwicklung regeres Interesse wachzurufen. Denn so sehr auch einige kardinale Fragen der Zoologie, wie z. B. die Deszendenzlehre, in der Neuzeit in weitere Volksschichten eingedrungen sind, so wenig hat die Kenntnis vom Bau der Tierwelt größere Ausbreitung gefunden; und doch kann nur von einer Ausbreitung dieser Kenntnis erwartet werden, daß sich allmählich eine unbefangene Auffassung von der Stellung des Menschen im Naturganzen Bahn bricht.

Ein zur Einführung und ersten Orientierung dienendes Buch muß sich in der Auswahl des Stoffes Beschränkung auferlegen; es soll ein Gesamtbild entwerfen, in welchem die Grundzüge nicht durch allzuviel Einzelheiten verdeckt werden. Eine solche Beschränkung war schon in den Partien notwendig, welche die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Merkmale der größeren Abteilungen des Tierreichs, der Stämme, Klassen und Ordnungen, behandeln; noch mehr war sie in den systematischen Abschnitten geboten. Bei dem außerordentlichen Umfang der systematischen Zoologie muß es Spezialwerken über die einzelnen Klassen und Ordnungen vorbehalten bleiben, genauere Kenntnis auch nur der bekannteren einheimischen Arten und Familien zu vermitteln. Was in diesem Buche geboten wird, kann nur den Zweck haben, einige besonders auffällige und charakteristische Formen als Beispiele für die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Darstellungen aufzuführen.

Von dieser Regel wurde nur an wenigen Stellen eine Ausnahme gemacht, wo es sich um Tiere handelte, welche durch Eigentümlichkeiten des Baues oder der Entwicklung ein besonderes Interesse beanspruchen oder durch ihre Lebensweise, sei es schädlich, sei es förderlich, in die Existenzbedingungen des Menschen eingreifen. Wenn die wichtigsten Arten und Familien der Parasiten des Menschen und der Haustiere etwas ausführlicher berücksichtigt worden sind, so wird dies nicht nur dem Mediziner, sondern auch dem Landwirt, dem zukünftigen Lehrer der Naturwissenschaften, ja einem jeden Laien willkommen sein.

Ein weiterer Gesichtspunkt, auf welchen bei der Abfassung des Lehrbuchs großer Wert gelegt wurde, sei hier ebenfalls noch hervorgehoben. Noch mehr als in anderen Wissenschaften sind in den Naturwissenschaften alle Begriffe, mit denen der Leser keine klaren Vorstellungen verbinden kann, wertlos; dem Anfänger gegenüber kann nicht eindringlich genug betont werden, daß er nicht von dem Auswendiglernen der Namen, sondern von der lebendigen Kenntnis der Erscheinungen Förderung zu erwarten hat. Deshalb darf aber auch ein Lehrbuch keine Bezeichnungen, welche dem Lernenden notwendigerweise noch unbekannt sein müssen, anwenden, ohne sie zu erläutern. Es ist besser, weniger zu bieten, dieses Wenige aber vollkommen zu erklären, als im Aufbau der Kenntnisse Lücken und Unklarheiten zu lassen. Gerade in dieser Hinsicht ist die vom Einfachen zum Komplizierten aufsteigende genetische Methode, welche besonders durch die Deszendenztheorie zur herrschenden geworden ist, didaktisch von der größten Bedeutung geworden. Es braucht daher kaum hervorgehoben zu werden, daß dieses Lehrbuch ganz im Geiste der Entwicklungslehre geschrieben ist, auch da, wo keine spezielle Nutzenanwendung von derselben gemacht wurde.

Um den Text besser verständlich zu machen, sind dem Lehrbuch zahlreiche Figuren beigegeben, auf deren Auswahl dank dem liberalen Entgegenkommen des Herrn Verlegers besondere Sorgfalt verwandt werden konnte. Ein Teil derselben konnte aus anderen Lehrbüchern und aus wissenschaftlichen Werken entlehnt werden; ihre Herkunft findet der Leser angegeben, auch dann, wenn sie für die Zwecke des Lehrbuchs in geeigneter Weise weiter ausgeführt oder modifiziert worden sind. Zahlreiche Originalzeichnungen waren namentlich bei den anatomischen Darstellungen notwendig, zumeist aus didaktischen Rücksichten. Für ein Lehrbuch ist es von Wichtigkeit, daß bei den Abbildungen die Organe, soweit es möglich ist, vollständig und in ihren genauen Lagebeziehungen zueinander dargestellt werden. Von diesem Gesichtspunkt aus wird der Fachgenosse es begreiflich finden, wenn manche ältere verdienstvolle Zeichnungen, welche in alle Lehrbücher Eingang gefunden haben, den genannten Ansprüchen aber nicht entsprechen, wie z. B. die Anatomien von Ascidien, Salpen, Cephalopoden, Schnecken, Cladoceren etc., durch neue ersetzt worden sind.

Für die gute Ausführung der Zeichnungen bin ich Herrn Universitätszeichner Krapf, für ihre sorgfältige und rasche Vervielfältigung der Anstalt für Zinkotypie von Meisenbach & Co. zu großem Danke verpflichtet; ferner habe ich Herrn Dr. Hofer für seine Teilnahme am Lesen der Korrekturbogen an dieser Stelle besten Dank zu sagen.

München, im Oktober 1891.

Richard Hertwig.

Vorrede zur fünften Auflage.

Durch die gewaltige Zunahme, welche alljährlich unser zoologisches Wissen erfährt, wird der Verfasser eines Lehrbuchs der Zoologie, welches es sich zur Aufgabe setzt, sowohl in das Studium der Wissenschaft einzuführen als auch die praktisch wichtigen Errungenschaften derselben zu verbreiten, in eine schwierige Lage versetzt. Fortschreitende Erkenntnis führt nicht immer durch Aufklärung der allgemeinen Grundzüge der Erscheinungen zu einer Vereinfachung des Lernstoffs. Sehr häufig ist im Reich der Lebewesen das Gegenteil der Fall, indem das tiefere Eindringen in Bau, Entwicklung und Funktion der Teile den Organismus als das Produkt einer äußerst verwickelten, vergangenen Zeiten angehörigen Umbildung erkennen läßt; und so führt die Lösung eines Problems sehr häufig zur Formulierung weiterer und schwieriger Fragen. Ich brauche hier nur an den Entwicklungsgang zu erinnern, welchen die Zell- und Befruchtungslehre, die Wirbeltheorie des Schädels, die Lehre vom Aufbau des Nervensystems, der Wirbelsäule, der Extremitäten, ja fast jedes Organsystems der Wirbeltiere, die Lehre von der Segmentierung des Insektenkörpers, den verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Arthropodenklassen usw. genommen haben. Gleichzeitig sind wir durch eine Fülle von Entdeckungen, welche besonders für die Krankheitslehre von Menschen, Tieren und Pflanzen von größter Wichtigkeit sind, bereichert worden.

Unter diesen Verhältnissen ist es denn begreiflich, daß mir von den verschiedensten Seiten für die Ausarbeitung einer neuen Auflage Wünsche nach einer ausführlicheren Darstellung, sei es des Ganzen, sei es einzelner Kapitel, ausgesprochen worden sind. Ich habe mich bemüht, denselben zu entsprechen und durch zahlreiche größere und kleinere Umarbeitungen, Korrekturen und Zusätze mehr als bisher den in der letzten Zeit gemachten Fortschritten Rechnung zu tragen. Ich verweise hier nur auf einige derselben: die Kapitel, welche Tiergeographie, Befruchtungs- und Zellenlehre, Struktur der Ganglienzellen, Fortpflanzung der Protozoen, Bau des Wirbeltierhirns, Atmung der Vögel behandeln. Gleichzeitig war aber mein Augenmerk darauf gerichtet, den allgemeinen Charakter des Buchs nicht zu ändern. Das Buch soll ein Lehrbuch sein, kein Handbuch. Seine Aufgabe ist in erster Linie, den Stoff der Zoologie dem Anfänger in möglichst klarer, bestimmter und leicht übersichtlicher Form vorzuführen. Um diese Übersichtlichkeit zu wahren und, ohne den Umfang des Buchs zu steigern, gleichwohl wichtigen Bereicherungen unseres Wissens Eingang zu geben, habe ich in ausgiebigerer Weise als in früheren Auflagen von kleinem Druck Gebrauch gemacht. Die hierbei gegen früher getroffenen Abänderungen wurden ausschließlich von didaktischen Gesichts-

punkten bestimmt, sie sind nicht der Ausdruck wissenschaftlicher Wertschätzung. Was die Forschung besonders bewegt, ist sehr häufig nicht das, was dem Lernenden im Vordergrund steht.

In dieser neuen Auflage habe ich zum ersten Male einen kurzen Abschnitt über den geologischen Aufbau der Erde und die paläontologische Verbreitung der wichtigsten Tierstämme gegeben. Es geschah das nur in weiterer Durchführung des schon in der Vorrede zur I. Auflage ausgesprochenen Gesichtspunktes, so weit als möglich alle wissenschaftlichen Ausdrücke zu erklären, welche in dem Buche Verwendung finden. Dagegen habe ich mich nicht dazu entschließen können, die Ergebnisse der Paläontologie ausführlicher als bisher zu berücksichtigen, weil ich der Ansicht bin, daß dem Bedürfnis der weitaus größten Mehrzahl der Leser damit nicht gedient sein würde.

Was die Bezeichnung der Arten anlangt, so habe ich mich der Nomenklatur des „Tierreichs“ angeschlossen, soweit Abschnitte desselben erschienen sind.

Dem Herrn Verleger möchte ich noch für sein großes Entgegenkommen, mit welchem er es mir ermöglicht hat, alte Clichés durch bessere zu ersetzen und neue hinzuzufügen, meinen verbindlichsten Dank sagen. Durch den Entwurf einer didaktisch brauchbaren Zeichnung der Vogellunge habe ich vielleicht manchem Kollegen einen Dienst erwiesen.

München, im April 1900.

Richard Hertwig.

Vorrede zur neunten Auflage.

Die Worte, mit denen ich die V. Auflage dieses Lehrbuchs einleitete, habe ich hier noch einmal zum Abdruck gebracht, weil sie auch den Charakter der vorliegenden neuen Auflage bezeichnen. Ich bin bemüht gewesen, trotz der vielen Abänderungen im einzelnen den Charakter eines Lehrbuchs, welches geeignet ist, auch den Anfänger und Laien in das Studium der Zoologie einzuführen, dem Buche zu bewahren. Mit Rücksicht auf die große Bedeutung, welche die betreffenden Forschungsgebiete in der Neuzeit gewonnen haben, habe ich eine Darstellung der neueren Untersuchungen über Variabilität in den allgemeinen Teil aufgenommen und die Darstellung der Mendelschen Lehre, sowie im speziellen Teil abermals das die Protozoen behandelnde Kapitel erweitert. Mit Rücksicht auf vielfach geäußerte Wünsche habe ich physiologischen Erörterungen weiteren Raum gegeben und ein in sehr engen Grenzen gehaltenes Literaturverzeichnis am Schluß hinzugefügt. Bei der Auswahl desselben kam es mir hauptsächlich darauf an, dem Studierenden Schriften an die Hand zu geben, in denen er sich über wichtige Fragen orientieren und genaue Literaturnachweise finden kann. Beim Lesen der Korrekturen hat mich Herr Privatdozent Dr. Goldschmidt unterstützt, dem ich auch an dieser Stelle für seine Mühewaltung besten Dank ausspreche.

München, im Dezember 1909.

Richard Hertwig.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	1
Geschichte der Zoologie	6
Entwicklung der systematischen Zoologie	7
Entwicklung der Morphologie	10
Reform des Systems	15
Geschichte der Deszendenztheorie	16
Darwinsche Theorie	21
Allgemeine Zoologie	49
I. Allgemeine Anatomie	50
1. Die Formbestandteile des tierischen Körpers	50
2. Die Gewebe des tierischen Körpers	63
1. Epithelgewebe	64
Ei und Samenzelle	70
2. Bindesubstanzen	73
Blut und Lymphe	77
3. Muskelgewebe	79
4. Nervengewebe	82
Zusammenfassung	86
3. Umbildung der Gewebe zu Organen	87
Vegetative Organe	90
A. Organe der Ernährung	90
I. Darmsystem	91
II. Respirationsorgane	95
III. Circulationsapparat	96
IV. Exkretionsorgane	101
B. Geschlechtsorgane	103
Animale Organe	107
I. Fortbewegungsorgane	107
II. Nervensystem	108
III. Sinnesorgane	111
Zusammenfassung	118
4. Promorphologie	119
II. Allgemeine Entwicklungsgeschichte	124
1. Generatio spontanea. Archigonie	124

	Seite
2. Tokogonie	125
a) Ungeschlechtliche Fortpflanzung	125
b) Geschlechtliche Fortpflanzung	126
c) Kombinierte Fortpflanzungsweisen	128
Allgemeine Erscheinungen der geschlechtlichen Fortpflanzung	129
1. Eireife	130
2. Befruchtung	131
3. Furchungsprozeß	140
4. Bildung der Keimblätter	143
Beurteilung der verschiedenen Arten der Fortpflanzung	146
5. Verschiedene Formen der geschlechtlichen Entwicklung	148
Zusammenfassung	150
III. Beziehungen der Tiere zueinander	152
1. Beziehungen zwischen Individuen derselben Art	152
2. Beziehungen zwischen Individuen verschiedener Arten	154
IV. Tier und Pflanze	157
V. Geographische Verbreitung der Tiere	159
VI. Zeitliche Verbreitung der Tiere	165
 Spezielle Zoologie	 166
I. Stamm. Protozoen	167
I. Klasse. Rhizopoden	172
I. Ordn. Moneren	174
II. Ordn. Amöbinen	174
III. Ordn. Heliozoen	175
IV. Ordn. Radiolarien	177
V. Ordn. Thalamophoren	180
VI. Ordn. Mycetozoen	183
II. Klasse. Flagellaten	184
I. Ordn. Autoflagellaten	184
II. Ordn. Dinoflagollaten	188
III. Ordn. Cystoflagellaten	188
III. Klasse. Sporozoen	190
I. Ordn. Gregarinarien	190
II. Ordn. Coccidiarien	193
III. Ordn. Hämosporidien	194
IV. Ordn. Myxosporidien	195
V. Ordn. Sarcosporidien	196
IV. Klasse. Ciliaten	196
I. Ordn. Holotrichen	200
II. Ordn. Heterotrichen	201
III. Ordn. Peritrichen	201
IV. Ordn. Hypotrichen	203
V. Ordn. Suktorien	203
Zusammenfassung	204
Metazoen	206
II. Stamm. Cölenteraten	207
I. Unterstamm. Spongien	208
I. Klasse. Poriferen	208
I. Ordn. Calcispongien	211
II. Ordn. Silicispongien	212

	Seite
II. Unterstamm. Cnidarien	213
II. Klasse. Hydrozoen	214
I. Ordn. Hydrarien	222
II. Ordn. Hydrocorallinen	223
III. Ordn. Tubulario-Anthomedusen	223
IV. Ordn. Campanulario-Leptomedusen	223
V. Ordn. Trachymedusen	224
VI. Ordn. Siphonophoren	224
III. Klasse. Scyphozoen	226
I. Ordn. Discomedusen	229
II. Ordn. Stauromedusen	230
III. Ordn. Cubomedusen	230
IV. Ordn. Peromedusen	230
IV. Klasse. Anthozoen	230
I. Ordn. Octocorallien, Alcyonarien	236
II. Ordn. Hexacorallien, Zoantharien	237
V. Klasse. Ctenophoren	239
Zusammenfassung	242
III. Stamm. Würmer	244
I. Unterstamm. Scoleciden	249
I. Klasse. Plathelminthen	249
I. Ordn. Turbellarien	250
II. Ordn. Trematoden	253
III. Ordn. Cestoden	259
IV. Ordn. Nemertinen	271
II. Klasse. Rotatorien	273
II. Unterstamm. Cölhelminthen	274
III. Klasse. Chätognathen	274
IV. Klasse. Nemathelminthen	276
I. Ordn. Nematoden	276
II. Ordn. Acanthocephalen	283
V. Klasse. Anneliden	284
I. Unterklasse. Chätopoden	284
I. Ordn. Polychäten	290
II. Ordn. Oligochäten	292
II. Unterklasse. Gephyreen	293
III. Unterklasse. Hirudineen	296
VI. Klasse. Enteropneusten	299
Anhang	300
VII. Klasse. Bryozoen	300
I. Ordn. Entoprocten	301
II. Ordn. Ectoprocten	302
VIII. Klasse. Brachiopoden	303
IX. Klasse. Tunicaten	306
I. Ordn. Appendicularien	307
II. Ordn. Thethyodeen, Ascidiaeformes	308
III. Ordn. Thaliaceen, Salpaeiformes	312
Zusammenfassung	313
IV. Stamm. Echinodermen	317
I. Klasse. Asteroideen	321
II. Klasse. Ophiuroideen	324

	Seite
III. Klasse. Crinoideen	325
Anhang: Cystoideen, Blastoideen	328
IV. Klasse. Echinoideen	328
I. Ordn. Regulares	331
II. Ordn. Irregulares	331
V. Klasse. Holothurien	332
I. Ordn. Pedaten	334
II. Ordn. Apodes	335
Zusammenfassung	335
 V. Stamm. Mollusken	 336
I. Klasse. Amphineuren	341
II. Klasse. Lamellibranchier	342
I. Ordn. Protoconchen	349
II. Ordn. Heteroconchen	350
III. Klasse. Cephalophoren	352
I. Ordn. Opisthobranchier	361
II. Ordn. Pteropoden	362
III. Ordn. Prosobranchier	362
IV. Ordn. Heteropoden	364
V. Ordn. Pulmonaten	365
IV. Klasse. Cephalopoden	366
I. Ordn. Tetrabranchiaten	375
II. Ordn. Dibranchiaten	375
Zusammenfassung	376
 VI. Stamm. Arthropoden	 378
I. Unterstamm	389
I. Klasse. Crustaceen	389
I. Unterklasse. Entomostraken	394
I. Ordn. Copepoden	394
II. Ordn. Branchiopoden	397
III. Ordn. Ostracoden	401
IV. Ordn. Cirripeden	402
V. Ordn. Trilobiten	405
II. Unterklasse. Malacostraken	406
I. Legion. Edriophthalmen	408
I. Ordn. Amphipoden	409
II. Ordn. Isopoden	410
II. Legion. Thoracostraken	412
I. Ordn. Schizopoden	412
II. Ordn. Stomatopoden	413
III. Ordn. Decapoden	414
II. Unterstamm. Tracheaten	420
II. Klasse. Protracheaten	421
III. Klasse. Myriapoden	423
I. Ordn. Diplopoden	423
II. Ordn. Chilopoden	425
IV. Klasse. Insekten	426
I. Ordn. Apterygoten	442
II. Ordn. Archipteren	443
III. Ordn. Orthopteren	445
IV. Ordn. Neuropteren	447

	Seite
V. Ordn. Coleopteren	448
VI. Ordn. Hymenopteren	451
VII. Ordn. Rhynchoten	455
VIII. Ordn. Dipteren	457
IX. Ordn. Aphanipteren	459
X. Ordn. Lepidopteren	460
III. Klasse. Arachnoideen	461
I. Ordn. Arthrogastres	465
II. Ordn. Araneen	468
III. Ordn. Acarinen	470
Linguatuliden	471
Anhang { Xiphosuren	473
Gigantotraken	474
Tardigraden	474
Pycnogoniden	475
Zusammenfassung	475
VII. Stamm. Wirbeltiere	479
I. Unterstamm. Anamnien	524
I. Klasse. Acranier	524
II. Klasse. Cyclostomen	527
III. Klasse. Fische	530
I. Ordn. Elasmobranchier	543
II. Ordn. Ganoiden	546
III. Ordn. Teleostier	548
IV. Ordn. Dipneusten	553
IV. Klasse. Amphibien	554
I. Ordn. Urodelen	561
II. Ordn. Anuren	562
III. Ordn. Gymnophionen	563
II. Unterstamm. Amnioten	563
V. Klasse. Reptilien	563
I. Unterklasse. Lepidosaurier	569
I. Ordn. Prosaurier	570
II. Ordn. Saurier	570
III. Ordn. Ophidier	572
II. Unterklasse. Hydrosaurier	575
IV. Ordn. Chelonier	575
V. Ordn. Crocodilier	577
Anhang	577
VI. Klasse. Vögel	579
I. Unterklasse. Ratiten	589
I. Ordn. Cursores	589
II. Unterklasse. Carinaten	589
I. Ordn. Gallinacei	590
II. Ordn. Columbinen	590
III. Ordn. Natatores	590
IV. Ordn. Grallatores	592
V. Ordn. Scansores	592
VI. Ordn. Passeres	593
VII. Ordn. Raptatores	593
III. Unterklasse. Odontornithes	594
IV. Unterklasse. Saururen	594

	Seite
VII. Klasse. Säugetiere	594
I. Unterklasse	609
I. Ordn. Monotremen	609
II. Unterklasse. Marsupialier	611
II. Ordn. Zoophagen	612
III. Ordn. Phytophagen	612
III. Unterklasse. Placentalier	613
IV. Ordn. Edentaten	615
V. Ordn. Insectivoren	616
VI. Ordn. Chiropteren	616
VII. Ordn. Carnivoren	617
VIII. Ordn. Rodentien	619
IX. Ordn. Ungulaten	620
Paläontologie der Ungulaten	624
X. Ordn. Proboscidier	625
XI. Ordn. Cetomorphen	625
XII. Ordn. Prosimien	627
XIII. Ordn. Primaten	628
Zusammenfassung	631
Umfangreichere, zum Nachschlagen und näheren Literatur-Nachweis geeignete sowie historisch bedeutsame Werke	636
Register	655

Einleitung.

Der Mensch, welcher vorurteilsfrei die Natur zu beobachten gelernt hat, sieht sich inmitten einer bunten Mannigfaltigkeit von Organismen, welche ihm in ihrem Bau und mehr noch in ihren Lebenserscheinungen Ähnlichkeit mit dem eigenen Wesen verraten. Die Ähnlichkeit tritt ihm bei vielen Säugetieren, besonders den menschenähnlichen Affen, mit der Deutlichkeit einer Karrikatur entgegen, verwischt sich bei den wirbellosen Tieren, läßt sich aber selbst bei den niedrigsten Lebewesen, deren Kenntnis wir der Hilfe des Mikroskops verdanken, noch nachweisen, wenn auch hier die Lebensvorgänge, welche in unserem Körper eine staunenswerte Komplikation und Vollkommenheit erreicht haben, nur in ihren einfachsten Grundzügen erkannt werden können. Der Mensch ist Teil eines großen Ganzen, des Tierreichs, eine Gestalt unter den vielen Hunderttausenden von Gestalten, in denen die tierische Organisation zum Ausdruck gelangt.

Will man den Bau des Menschen daher vollkommen verstehen, so muß man ihn auf dem Hintergrund betrachten, welchen die Organisationsverhältnisse der übrigen Tiere bilden, und zu dem Zwecke diese Organisationsverhältnisse erforschen. Derartige Bestrebungen waren es, denen die wissenschaftliche Tierkunde oder die Zoologie ihre Entstehung und fortdauernde Förderung verdankte; sie sind auch heute noch vollkommen berechtigt und dürfen von dem Zoologen nicht vernachlässigt werden. Allein inzwischen hat sich die Aufgabe der Zoologie erweitert; auch unabhängig von den Beziehungen zum Menschen hat der Zoologe die Gestalten der Tiere und das Verhältnis derselben zueinander zu erklären. Es ist das ein reiches Feld wissenschaftlicher Tätigkeit, dessen ungeheure Ausdehnung bedingt wird einerseits von der fast unerschöpflichen Mannigfaltigkeit der tierischen Organisation, andererseits von der Verschiedenartigkeit der Gesichtspunkte, mit denen der Zoologe an die Lösung seiner Aufgaben herantritt.

In der ersten Hälfte des verfloßenen Jahrhunderts überwog in wissenschaftlichen Kreisen die Auffassung, welche sich jetzt noch unter Laien als die herrschende erhalten hat, daß die Zoologie die Aufgabe habe, die einzelnen Tiere mit Namen zu belegen, nach wenigen leicht erkennbaren Merkmalen zu charakterisieren und in einer die schnelle Bestimmung ermöglichenden, übersichtlichen Weise anzuordnen. Unter Tierkunde verstand man **Systematik der Tiere**, das heißt nur einen

Systema-
tische
Zoologie.

Teil der Zoologie, sogar einen Teil, der für sich allein von untergeordneter Bedeutung ist und auf wissenschaftlichen Wert nur dann Anspruch erheben kann, wenn er mit anderen Fragen (Tiergeographie, Variabilitäts- und Abstammungslehre) in Zusammenhang gebracht wird. Daher ist denn auch die ausschließlich systematische Betrachtungsweise der Tiere im Laufe der letzten 5 Dezennien mehr und mehr in den Hintergrund gedrängt worden. Der Ehrgeiz, möglichst viele neue Formen beschrieben zu haben und durch ausgebreitete Artenkenntnis zu glänzen, gehört einer vergangenen Zeit an; vorübergehend hat man sogar die Systematik mehr als billig vernachlässigt. Um so mehr beherrschen Morphologie und Physiologie das Arbeitsgebiet des Zoologen.

Morpho-
logie.

Die **Morphologie** oder die Formenlehre beginnt mit der Erscheinungsweise der Tiere und hat zunächst alles zu beschreiben, was äußerlich erkannt werden kann, wie Größe, Farbe, Proportion der Teile. Da aber die äußere Erscheinung eines Tieres sich nicht verstehen läßt ohne Kenntnis der inneren, die äußere Form bedingenden Organe, so muß der Morphologe sich diese mit Hilfe der Zergliederung, der **Anatomie (Zootomie)**, zugänglich machen und sie ebenfalls nach ihrer Form und Verbindungsweise schildern. Er macht mit dieser Untersuchung nicht eher halt, als bis er an den morphologischen Elementen oder den kleinsten Formeinheiten des tierischen Körpers, den Zellen, angelangt ist. Überall hat es der Morphologe hierbei mit Formverhältnissen zu tun; nur die Hilfsmittel, mit denen er Einblick in dieselben gewinnt, sind verschieden, je nachdem er durch unmittelbare Beobachtung oder nach vorhergegangener Zergliederung mit Messer und Schere oder durch Anwendung des Mikroskops die Erfahrungen sammeln muß. Daher ist es nicht gerechtfertigt, Morphologie und Anatomie einander gegenüberzustellen und ersterer nur die Beschreibung der äußeren, letzterer die Schilderung der inneren Teile zuzuweisen. Diese Unterscheidung ist logisch nicht aufrecht zu erhalten, da die Art der Erkenntnis und die geistige Methode der Forschung in beiden Fällen die gleichen sind; die Unterscheidung ist außerdem unnatürlich, da Organe, welche gewöhnlich im Innern des Körpers liegen und zu ihrer Erkenntnis eine anatomische Präparation verlangen, in vielen Fällen der Körperoberfläche angehören und einer direkten Beschreibung zugänglich sind, da ferner manche Tiere vermöge ihrer Durchsichtigkeit auch in ihren inneren Teilen ohne Zergliederung durchforscht werden können.

Ver-
gleichende
Anatomic.

Wie nun für jede Wissenschaft, so gilt auch für die Morphologie der Satz, daß die Anhäufung von Beobachtungsmaterial nicht ausreicht, um ihr den Charakter einer Wissenschaft zu geben, daß es dazu vielmehr noch der geistigen Verarbeitung bedarf. Eine solche wird durch die Vergleichung der anatomischen Befunde erzielt. Der Morphologe vergleicht die Tiere untereinander nach ihrem Bau, um zu ermitteln, was von Organisation überall wiederkehrt, was nur auf enge Kreise, vielleicht nur auf die Repräsentanten einer Art beschränkt ist. Er erzielt dabei einen doppelten Gewinn; erstens erhält er Einblick in die Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere und damit die Grundlage für eine natürliche Systematik; zweitens weist er eine die Organismen beherrschende Gesetzmäßigkeit nach. Der einzelne Organismus ist nicht ein Gebilde, welches für sich entstanden und daher auch vollkommen aus seinen Lebenserscheinungen erklärbar ist; er steht vielmehr in einem gesetzmäßigen Abhängigkeitsverhältnis zu den übrigen

Gliedern des Tierreichs. Man kann seinen Bau nur verstehen, wenn man ihn mit näher und weiter verwandten Tieren, z. B. den Menschen mit den übrigen Wirbeltieren und manchen niederen wirbellosen Formen, vergleicht. Es handelt sich hier um eine der rätselhaftesten Erscheinungen in der Organismenwelt, deren Erklärung erst durch die Deszendenztheorie angebahnt worden ist, wie bei der Darstellung der letzteren gezeigt werden soll.

Zur Morphologie gehört als ein wichtiger integrierender Bestandteil die **Ontogenie** oder die **Entwicklungsgeschichte**. Nur wenige Tiere sind am Anfang ihrer individuellen Existenz in allen ihren Teilen fertig gebildet; meist entstehen sie aus dem Ei, einem verhältnismäßig einfachen Körper, und gewinnen erst allmählich auf dem Wege komplizierter Formwandlungen ihre bleibende Gestalt. Der Morphologe muß in möglichst lückenloser Reihe die einzelnen Formzustände durch Beobachtung feststellen, sie mit dem ausgebildeten Tiere und mit dem Bau und den Entwicklungsstadien anderer Tiere vergleichen. Hierbei offenbart sich ihm dieselbe Gesetzmäßigkeit, welche den Bau der ausgebildeten Tiere beherrscht, deren Erkenntnis sowohl für die Systematik als auch für die ursächliche Erklärung der Tierformen von fundamentaler Bedeutung ist. Die Entwicklungszustände des Menschen verraten gesetzmäßige Übereinstimmung nicht nur mit dem Bau des ausgebildeten Menschen, was an und für sich ja begreiflich wäre, sondern auch mit dem Bau niederer Wirbeltiere, wie der Fische, ja selbst vieler Tiere aus den Gruppen der Wirbellosen.

Wie der Morphologe den Bau, so hat der **Physiologe** die Lebenserscheinungen der Tiere und die Funktionen ihrer Organe zu erforschen. Früher hielt man das Leben für die Äußerung einer besonderen, nur in den Organismen tätigen Lebenskraft und verzichtete damit auf eine endgültige Erklärung der Lebensvorgänge. Die meisten modernen Physiologen haben die Theorie von der Lebenskraft verlassen; sie haben den Versuch unternommen, das Leben in eine Summe äußerster komplizierter chemisch-physikalischer Prozesse aufzulösen, und somit die auf dem Gebiete des Anorganischen herrschenden Erklärungsprinzipien auch auf das Organismenreich zu übertragen; unzweifelhaft wurden auf diesem Wege große Erfolge erzielt.

Da jede organische Form ein Produkt ihrer Entwicklung ist, da ferner die Entwicklung sich uns als eine Summe mannigfaltigster Lebensprozesse darstellt, so ist auch die Entstehung der organischen Körperformen in letzter Instanz ein physiologisches Problem, freilich ein Problem, dessen Lösung mit den allergrößten Schwierigkeiten zu kämpfen hat. Es gilt zu erklären, wie es kommt, daß das so einfach erscheinende befruchtete Ei sich in einen komplizierten Organismus mit vielen gesetzmäßig angeordneten Organen umwandelt. Die Vielgestaltigkeit des ausgebildeten Tieres muß der Anlage nach im Ei enthalten sein. Strittig ist jedoch, wie wir uns diese Anlage vorzustellen haben, ob als ein Mosaik kleinster Teilchen, von denen ein jedes einer Eigenschaft des erwachsenen Organismus entspricht, oder als eine Substanz von einfacherem Bau, die erst im Laufe der Entwicklung die Vielgestaltigkeit entstehen läßt. Man kann hier experimentell vorgehen, indem man durch planmäßige Eingriffe die Entwicklungsbedingungen künstlich verändert und das Resultat dieser Eingriffe mit den normalen Vorgängen vergleicht. Man kann aber auch die Modifikationen studieren, welche ein und derselbe Entwicklungsvorgang bei verschied-

denen Tierarten erfährt, Modifikationen, die durch die verschiedenen Lebensbedingungen der Tiere und ihrer Jugendzustände bedingt sind. Dieselben sind gleichsam Experimente, welche von der Natur selbst angestellt wurden und denselben erklärenden Wert besitzen wie künstlich angestellte Experimente. Auf beiden Forschungswegen ist schon viel im Lauf der letzten Jahrzehnte erreicht und ein tieferes Verständnis der Entwicklungsvorgänge erzielt worden.

Die Anlagen, welche im befruchteten Ei enthalten sind, bilden das von den Eltern auf das Kind übergehende und die Aehnlichkeit der Kinder mit den Eltern bedingende Erbteil. Das Studium dieser Anlagen und der Art, in welcher sie von den Eltern auf das Kind übertragen werden, mit anderen Worten das Studium der Vererbungsgesetze, hat in der Neuzeit eine gewaltige Förderung durch zwei Forschungsrichtungen erfahren: erstens durch die biometrischen oder variationsstatistischen Methoden, zweitens durch die als „Mendelismus“ bezeichnete Analyse der vererbten Anlagen mit Hilfe der Bastardierung. Beide Forschungsrichtungen, über welche an geeigneter Stelle das Nähere nachzusehen ist, haben in ganz unerwarteter Weise die Möglichkeit eröffnet, die für das Verständnis der Organismenwelt fundamental wichtigen Fragen der Variabilität und Ererblichkeit einer exakten Untersuchung zugänglich zu machen.

Biologie.

Insofern als die Beziehungen eines jeden Organismus zur Außenwelt durch seine Lebensäußerungen vermittelt werden, gehört zur Physiologie oder reiht sich ihr wenigstens an die Lehre von den Existenzbedingungen der Tiere, die **Ökologie**, vielfach auch die **Biologie** im engeren Sinne genannt, während man unter Biologie im weiteren Sinne die Lehre von sämtlichen Lebewesen, Tieren und Pflanzen, versteht. Die Ökologie hat besonders in der Neuzeit eine hervorragende Bedeutung gewonnen. Wie sich die Tiere über den Erdball verbreiten, wie Klima und Bodenbeschaffenheit ihre Verbreitung beeinflussen, wie durch die genannten Faktoren Bau und Lebensweise der Tiere verändert werden, das sind Fragen, welche jetzt mehr denn je erörtert werden.

Paläozoologie.

Schließlich gehört in das Gebiet der Zoologie auch die **Paläozoologie** oder die **Paläontologie**, die Lehre von den ausgestorbenen Tieren. Denn zwischen ausgestorbenen und lebenden Tieren besteht ein genetischer Zusammenhang; jene sind die Vorläufer von diesen und ihre Versteinerungen die sichersten Dokumente der Geschichte der Tierwelt, der Stammesgeschichte oder der **Phylogenie**. Wie in menschlichen Dingen der derzeitige Zustand sich nur historisch vollkommen begreifen läßt, so muß auch der Zoologe zur Erklärung der lebenden Tierwelt vielfach die Resultate der Paläontologie heranziehen.

In der hier erläuterten Weise würde die Zoologie zu umgrenzen sein, wenn man sich ausschließlich von wissenschaftlichen Gesichtspunkten aus leiten lassen wollte. Praktische Rücksichtnahmen haben jedoch manche Modifikationen nötig gemacht. Wegen ihrer hervorragenden Bedeutung für die Medizin haben sich menschliche Anatomie und Entwicklungsgeschichte zu selbständigen Wissenszweigen ausgebildet. Von einer Tierphysiologie sind nur die allgemeinsten Grundzüge entworfen; eine speziellere Physiologie existiert nur für den Menschen und die ihm nahestehenden Wirbeltiere; sie ist aus den genannten Gründen ebenfalls zu einer besonderen Disziplin geworden. Auch die Paläontologie besitzt neben ihren spezifisch zoologischen Aufgaben die Bedeutung einer

Hilfswissenschaft für die Geologie, indem sie die Materialien zur Charakteristik und Abgrenzung der einzelnen Erdperioden und der den Perioden entsprechenden Erdschichten liefert. Wenn man daher jetzt von Zoologie spricht, so hat man vorwiegend Morphologie und Systematik der lebenden Tiere mit Berücksichtigung ihrer allgemeinen Lebenserscheinungen im Sinne.

Die Anschauungen, welche ich hier vom Wesen der Zoologie ausgesprochen habe, sind nicht zu allen Zeiten dieselben gewesen. Wie jede Wissenschaft, so hat auch die Zoologie sich allmählich entwickelt; es wechselten miteinander Zeiten und Strömungen, in denen die systematische oder die morphologische oder die physiologische Betrachtungsweise der Tiere vorherrschte. Es ist nun von hohem Interesse, einen kurzen Überblick von den wichtigsten Entwicklungsphasen der Zoologie zu gewinnen. Der Leser wird den Fragen, welche jetzt die zoologische Forschung beherrschen, ein erhöhtes Verständnis entgegenbringen, wenn er weiß, wie sie sich historisch herausgebildet haben.

Geschichte der Zoologie.

In der Geschichte der Zoologie kann man zwei große Strömungen unterscheiden, welche in einzelnen Männern sich berührt oder vereinigt haben, welche aber im großen und ganzen sich unabhängig, vielfach sogar in ausgesprochenem Gegensatz zueinander entwickelt haben; es sind dies einerseits die systematische, andererseits die morphologisch-physiologische Betrachtungsweise der Tiere. Wir werden sie in diesem kurzen geschichtlichen Überblick der Klarheit halber auseinanderhalten müssen, wenn auch der Gegensatz beider Richtungen in den Anfängen der zoologischen Forschung noch fehlte und auch später sich vielfach verwischt hat.

Aristoteles.

Mit dem Ehrennamen eines „Vaters der Naturgeschichte“ hat man den großen griechischen Philosophen Aristoteles geziert und damit zum Ausdruck gebracht, daß die Bruchstücke des zoologischen Wissens seiner Vorgänger nicht in Vergleich gesetzt werden können mit dem wohlgeordneten Bau, in welchem Aristoteles seine und seiner Vorgänger Kenntnisse vom Wesen der Tiere zusammengefaßt hat. In Aristoteles vereinigten sich günstige äußere Bedingungen mit günstiger geistiger Beanlagung. Ausgerüstet mit den literarischen Hilfsquellen einer umfangreichen Bibliothek und den für naturhistorische Untersuchungen damals noch mehr als jetzt unerläßlichen Geldmitteln, vertrat er die induktive Methode, welche allein imstande ist, auf dem Gebiete der Naturwissenschaften sichere Fundamente zu liefern. Seine zoologisch wichtigsten, leider nur zum Teil erhaltenen Werke sind die „*Historia animalium*“, „*De partibus*“ und „*De generatione*“, drei Werke, in welchen die Zoologie als eine universelle Wissenschaft begründet wurde, indem Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Physiologie und Systematik gleichmäßig Berücksichtigung fanden. Wie weit Aristoteles — selbstverständlich neben vielem Irrtümlichen — in der richtigen Erkenntnis des Baues und der Entwicklungsweise der Tiere gelangt ist, wird am schlagendsten der Hinweis erläutern, daß manche seiner Entdeckungen erst im vorigen Jahrhundert ihre Bestätigung gefunden haben. So wußte Aristoteles, was erst von Joh. Müller wieder neu entdeckt worden ist, daß manche *Haie* nicht nur lebendig gebären, sondern daß bei ihnen auch der Embryo im Uterus der Mutter festwächst und eine an die Placenta der *Säugetiere* und des Menschen erinnernde Nährvorrichtung bildet; er kannte den Unterschied männlicher und weiblicher *Cephalopoden* und wußte, daß die jungen *Tintenfische* einen mundständigen Dottersack besitzen.

Von großem Interesse ist, wie sich Aristoteles zur Systematik der Tiere verhält. Er erwähnt in seinen Schriften die stattliche Zahl von etwa 500 Tierarten; da er sehr bekannte Formen, wie *Dachs*, *Libelle* etc. nicht nennt, kann man mit Sicherheit annehmen, daß ihm sehr viel mehr noch bekannt waren, daß es ihm aber nicht notwendig erschien, alle ihm bekannten Formen aufzuführen, daß er sie nur nannte, wenn es ihm darauf ankam, gewisse physiologische oder morphologische Verhältnisse an ihnen zu erläutern.

Dieses Zurücktreten des systematischen Interesses kommt auch darin zum Ausdruck, daß der große Philosoph sich mit zwei systematischen Kategorien begnügte, mit εἶδος, Species oder Art, und γένος oder Gruppe. Seine acht γένη μέγιστα würden etwa den Klassen der modernen Zoologie entsprechen; sie sind Ausgangspunkt aller späteren Klassifikationsversuche geworden und mögen daher hier aufgeführt werden:

1. Säugetiere (ζωοτοκοῦντα ἐν αὐτοῖς),
2. Vögel (ὄρνιθες),
3. Eierlegende Vierfüßler (τετράποδα ῥοτοκοῦντα),
4. Fische (ἰχθύες),
5. Weichtiere (μαλάκια),
6. Kruster (μαλακόστρακα),
7. Insekten (ἔντομα),
8. Schattiere (ὀστρακοδέρματα).

Auch die Zusammengehörigkeit der vier ersten Gruppen hat Aristoteles herausgeföhlt, indem er sie, ohne allerdings damit eine Einteilung durchführen zu wollen, als Bluttiere, ἔναιμα (besser Tiere mit rotem Blut), den Blutlosen, ἄναιμα (besser Tiere mit meist farblosem oder gar keinem Blut) gegenüberstellte.

Entwicklung der systematischen Zoologie.

Es ist eine höchst überraschende Erscheinung, daß sich im Anschluß an die Schriften des Aristoteles, in denen die Systematik zurücktritt und nur dazu dient, die anatomischen Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere zum Ausdruck zu bringen, eine exklusiv systematische Richtung entwickelt hat. Die Erscheinung ist nur verständlich, wenn man berücksichtigt, daß es sich hier nur um ein äußerliches Anknüpfen handelt, daß dagegen die geistige Kontinuität der Forschung vollkommen unterbrochen war, einerseits durch den Verfall und schließlich gänzlichen Zusammenbruch der Bildung des klassischen Altertums, andererseits durch das siegreiche Vordringen der christlichen Weltauffassung. Den Verfall der eben erst aufgeblühten zoologischen Forschung bekunden schon die Schriften des Plinius. Nachdem der römische Feldherr und Gelehrte lange Zeit als ein hervorragender Zoologe des Altertums gefeiert worden ist, räumt man ihm jetzt nur noch den Rang eines nicht einmal glücklichen Kompilators ein, der aus anderen Schriften kritiklos Richtiges und Fabulöses zusammengetragen und die naturgemäße Klassifikation der Tiere nach ihrem Bau durch die unnatürliche, rein äußerliche Einteilung nach ihrem Aufenthaltsort (Flugtiere, Landtiere, Wassertiere) ersetzt hat.

Plinius.

Zoologie des
Mittelalters.

Was weiter das Auftreten des Christentums anlangt, so führte der weltflüchtige Charakter, welcher anfänglich der christlichen Weltauffassung eigentümlich war, zu einer Abneigung gegen jede geistige Beschäftigung mit Naturobjekten. Es kam eine Zeit, in der man Fragen, welche durch die einfachste Beobachtung gelöst werden konnten, durch mühsames gelehrtes Durchstöbern der Werke maßgebender Autoren zu entscheiden suchte. Bezeichnend für diese das ganze Mittelalter beherrschende Geistesrichtung ist der *Physiologus* oder *Bestiarius*, ein Buch, aus welchem die Verfasser mittelalterlicher zoologischer Schriften vielfach geschöpft haben. Das Buch nennt in seinen verschiedenen Auflagen und Ausgaben etwa 70 Tiere, darunter viele Fabelwesen: Drache, Einhorn, Phönix etc. Auch sind die über die einzelnen Tiere mitgeteilten Erzählungen sehr häufig Fabeln, zum Teil aus vorchristlicher Zeit stammend und erfunden, um religiöse oder ethische Lehren zu erläutern. Es gibt zwar Ausnahmen von dieser allgemeinen Charakteristik des Mittelalters, vor allem der Dominikaner Albertus Magnus und der Augustiner Thomas Cantimpratensis. Von Albertus Magnus steht es fest, daß er in seinen zoologischen Schriften sich bemühte, wo es ihm nur möglich war, sich auf eigene Beobachtungen zu stützen. Aber daß diese Anfänge wissenschaftlicher Denkweise kaum Wiederhall fanden, trägt nur dazu bei, die oben gegebene allgemeine Charakteristik zu stützen.

Wotton.

Als nach Ausgang des Mittelalters das Interesse an wissenschaftlicher Forschung von neuem erwachte, begann man auf die ausschließlich von naturwissenschaftlichen Gesichtspunkten geleitete Betrachtungsweise des Aristoteles zurückzugreifen. In diesem Sinn kann als ein Erneuerer des Aristoteles der Engländer Wotton bezeichnet werden, welcher 1552 sein Werk „*de differentiis animalium*“ schrieb, in welchem er das System des Aristoteles im wesentlichen kopierte, nur daß er die Gruppe der *Pflanzentiere* oder *Zoophyten* neu aufnahm. Indessen schon der Titel „über die unterscheidenden Merkmale der Tiere“ läßt erkennen, daß von dem reichen Schatz des Aristotelischen Wissens vorwiegend die systematischen Resultate Aufnahme gefunden haben: und so inauguriert denn auch das Werk Wottons die Periode der systematischen Zoologie, welche in dem Engländer Ray, noch mehr aber in Linné ihre glänzendsten Vertreter gefunden hat.

Linné.

Linné, Sprößling einer schwedischen Pfarrersfamilie, welche ihren Namen „Ingemarsson“ nach einer Linde in ihrer Heimat in Lindelius verwandelt hatte, wurde im Jahre 1707 in Rashult geboren. Von seinen Lehrern für untauglich zum Studium erklärt, wurde er durch den Einfluß eines Arztes, der die glänzenden Gaben des Knaben richtig erkannte, vor dem Schicksal, das Schusterhandwerk zu erlernen, bewahrt und für das medizinische Studium gewonnen. Er studierte in Lund und Upsala, machte als junger Mann von 28 Jahren ausgedehnte Reisen nach dem Kontinent und gewann sich schon damals die Anerkennung der hervorragendsten Fachgenossen; 1741 wurde er Professor der Medizin in Upsala, wenige Jahre später Professor der Naturgeschichte; er starb 1778.

Linnés wichtigstes Werk ist sein „*Systema Naturae*“, welches im Jahre 1735 in I., im Jahre 1766—68 in XII. Auflage erschien und sogar nach seinem Tode eine letzte (XIII.) von Gmelin besorgte Auflage erlebte. Dasselbe ist Grundlage geworden für die systematische Zoologie, indem es zum ersten Male 1) eine schärfere Gliederung des Systems, 2) eine bestimmte wissenschaftliche Terminologie, die binäre Nomenklatur,

und 3) kurz gefaßte, klare Diagnosen einföhrte. Bei der Gliederung des Systems verwandte Linné 4 Kategorien; er teilte das ganze Tierreich in Klassen, die Klassen in Ordnungen, diese in Genera, die Genera endlich in Arten ein; der Begriff der Familie war dem Systema Naturae fremd. Noch wichtiger war die binäre Nomenklatur. Bis dahin waren in der wissenschaftlichen Welt die Vulgarnamen üblich, was zu vielen Mißständen geführt hatte; dieselben Tiere wurden mit verschiedenen, verschiedenartige Tiere mit gleichen Namen belegt; in der Benennung neu entdeckter Tiere herrschte kein allgemein gültiges Prinzip. Diese Übelstände wurden von Linné in der X. Auflage seines Systems vollkommen beseitigt durch Einführung einer besonderen wissenschaftlichen Benennung. Ein vorangestelltes Hauptwort bezeichnet die Gattung, zu welcher das Tier gehört, ein zugefügtes zweites Wort, meist ein Adjektiv, die jedesmalige Art innerhalb der Gattung. Die Namen *Canis familiaris*, *Canis lupus*, *Canis vulpes* sagen aus, daß Hund, Wolf und Fuchs einander nahestehen, indem sie zu derselben Gattung, zur Gattung der hundeähnlichen Tiere, gehören, innerhalb deren sie besondere Arten bilden. Die Linnésche Benennungsweise war namentlich bei der Beschreibung neuer Arten von großer Bedeutung, insofern sie den Leser gleich von Anfang darüber orientierte, in welche verwandtschaftlichen Beziehungen die neue Species zu bringen sei.

Bei der Charakteristik der einzelnen systematischen Gruppen brach Linné vollkommen mit dem bis dahin üblichen Brauch. Seine Vorgänger, wie Gessner, Aldrovandi, hatten in ihren Naturgeschichten von jedem Tier eine langatmige und ausführliche Schilderung gegeben, in welcher das, was besonders charakteristisch für das Tier war und bei seiner Bestimmung vornehmlich Berücksichtigung verlangte, für den Anfänger kaum herauszufinden war. Dagegen föhrte Linné kurze Diagnosen ein, welche in wenigen, nicht einmal in Satzform gefaßten Worten nur das zum Erkennen Notwendige enthielten. Damit war der Weg gefunden, auf dem es möglich wurde, bei der enorm wachsenden Zahl bekannter Tiere die Übersichtlichkeit zu wahren.

In den hervorgehobenen großen Vorzügen der Linnéschen Systematik lagen nun aber auch gleichzeitig die Keime zu der einseitigen Entwicklung, welche die Zoologie unter dem Einfluß Linnés genommen hat. Die unzweifelhaft notwendig gewordene logische Durchbildung der Systematik machte diese zu einer glänzenden Erscheinung, welche darüber täuschte, daß sie nicht Endzweck der Forschung, sondern nur ein wichtiges und unentbehrliches Hilfsmittel derselben sei. In der Freude, die Tiere zu benennen und zu klassifizieren, ging das höhere Ziel der Forschung, das Wesen der Tiere zu erkennen, verloren, und es erlahmte das Interesse für Anatomie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte.

Man kann diese Vorwürfe dem Vater der Richtung, Linné, selbst nicht ersparen. Indem er in seinem Systema Naturae eine außerordentlich viel größere Zahl von Tierarten bewältigte als irgendein früherer Zoologe, hat er keine Vertiefung unserer Kenntnisse herbeigeföhrt. Die Art, wie er das Tierreich in Hauptgruppen einteilte, ist im Vergleich zum Aristotelischen System eher ein Rückschritt als ein Fortschritt zu nennen. Linné teilte das Tierreich in 6 Klassen: *Mammalia*, *Aves*, *Amphibia*, *Pisces*, *Insecta*, *Vermes*. Die 4 ersten Klassen entsprechen den 4 Gruppen der Bluttiere des Aristoteles. Mit der Einteilung der wirbellosen Tiere in *Vermes* und *Insecta* steht Linné unzweifelhaft hinter Aristoteles zurück, welcher, zum Teil sogar mit Glück, versucht hatte, eine größere Anzahl von Hauptgruppen aufzustellen.

Linnés
Nachfolger.

Noch mehr aber als bei Linné treten uns die Schäden der systematischen Betrachtungsweise bei seinen Nachfolgern entgegen. Linnés Diagnosen waren ebensoviele Schablonen, welche mutatis mutandis mit leichter Mühe auf neue Arten angewandt werden konnten. Es bedurfte dazu nur des Austausches der die Unterschiede zum Ausdruck bringenden Beiworte. Bei den Hunderttausenden verschiedener Tierarten, namentlich Insektenarten, fehlte es nicht an Material, und so war die Arena geebnet für die geistlose Specieszoologie, welche in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts das Ansehen der Zoologie in den Kreisen der Gebildeten geschädigt hat. Es wäre Gefahr gewesen, daß die Zoologie sich zu einem babylonischen Turmbau von Artbeschreibungen ausgewachsen hätte, wenn nicht durch das Erstarken der physiologisch-anatomischen Betrachtungsweise ein Gegengewicht geschaffen worden wäre.

Entwicklung der Morphologie.

Anatomen
des klassi-
schen Alter-
tums.

Die vergleichende Anatomie — denn um diese handelt es sich hier vornehmlich — hat ihre Ausbildung lange Zeit über vorwiegend den Vertretern der menschlichen Anatomie zu verdanken gehabt, was zur Folge hatte, daß auf den deutschen Universitäten bis in die Neuzeit die vergleichende Anatomie zu der medizinischen Fakultät gerechnet wurde, während die Zoologie, als ob sie eine ganz andere Disziplin wäre, der philosophischen Fakultät angehörte. — Schon die Schüler des Hippokrates trieben Tieranatomie, um sich nach dem Bau anderer Säugetiere ein Bild von der Organisation des Menschen zu machen und damit eine sichere Unterlage für die Diagnose der menschlichen Krankheiten zu gewinnen. Das in dieser Hinsicht hervorragendste Werk des klassischen Altertums, die berühmte menschliche Anatomie von Claudius Galenus (131—201 n. Chr.), stützte sich vorwiegend auf Beobachtungen, welche an Hunden, Affen etc. gesammelt worden waren. Denn im Altertum und später auch im Mittelalter hielt eine begreifliche Scheu die meisten Menschen zurück, den menschlichen Leichnam zum Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen zu machen.

Mittelalter.

Auch für die Anatomie erwies sich das erste Jahrtausend, in welchem das Christentum die herrschende Macht im geistigen Leben der Völker bildete, als völlig unfruchtbar; man hielt sich im großen und ganzen an die Schriften des Galen und die Werke seiner Kommentatoren und nahm nur selten Veranlassung, ihre Richtigkeit durch eigene Beobachtungen zu erproben. Erst mit dem Ausgang des Mittelalters brach sich das Interesse für selbständige wissenschaftliche Forschung Bahn. Vesal, der Schöpfer der modernen Anatomie (1514—1564), hatte den Mut, menschliche Leichen genau zu untersuchen und in den Schriften des Galen zahlreiche Irrtümer nachzuweisen, welche dadurch entstanden waren, daß unberechtigterweise Tierbefunde auf den menschlichen Körper übertragen worden waren. Durch seine Korrekturen des Galen geriet Vesal mit seinem Lehrer Silvius, einem energischen Vorkämpfer der Galenschen Autorität, und seinem berühmten Zeitgenossen Eustachius in einen heftigen Streit, der viel zur Entwicklung der vergleichenden Anatomie beigetragen hat. Zunächst wurden Tieranatomien nur gemacht, um die Ursachen

Vesal.

der Galenschen Irrtümer aufzudecken, später aber auch aus Lust und Liebe zur Sache. Es ist begreiflich, daß in erster Linie die *Wirbeltiere* Berücksichtigung fanden, da sie dem Menschen im Bau am nächsten stehen und am meisten zum Vergleich herausfordern. So erschienen noch im gleichen Jahrhundert mit Vesals menschlicher Anatomie die Abbildungen von Wirbeltierskeletten durch den Nürnberger Arzt Coiter, die zootomischen Schriften von Fabricius ab *Aquapendente* etc. Später wandte sich aber auch das Interesse den *Insekten* und *Mollusken*, ja selbst den im Meere wohnenden *Echinodermen*, den *Cölienteraten* und *Protozoen* zu. Hier verdienen vor allem drei Männer genannt zu werden, welche am Ende des 17. Jahrhunderts lebten, der Italiener Marcello Malpighi und die Holländer Swammerdam und Leeuwenhoek. Des ersteren „*Dissertatio de bombyce*“ war bahnbrechend für die Insektenanatomie, indem sie durch die Entdeckung der *Vasa Malpighii*, des Herzens, des Nervensystems, der Tracheen etc. eine außerordentliche Bereicherung unseres Wissens herbeiführte. Von Swammerdams Schriften ist vor allem die „*Bibel der Natur*“ hervorzuheben, ein Werk, dem sich kein anderes der damaligen Zeit zur Seite setzen läßt, indem es Aufschlüsse von einer bewundernswerten Genauigkeit über den Bau der *Bienen*, *Eintagsfliegen*, *Schnecken* etc. enthält. Leeuwenhoek endlich ist der glücklichste Entdecker gewesen auf dem Gebiete der von ihm in die Wissenschaft eingeführten mikroskopischen Forschung; vor allem lehrte er neben vielerlei anderem auch die kleinen Bewohner des Süßwassers, die „*Infusionstierchen*“, kennen, deren genauere Untersuchung zu einem vollständigen Umschwung in unseren Auffassungen vom Wesen der tierischen Organisation geführt hat.

Anfänge der
Zootomie.

Das große Verdienst der genannten Männer besteht vornehmlich darin, daß sie gründlich mit dem Staub der Büchergelehrsamkeit aufräumten und, indem sie sich nur auf ihre eigenen Augen und ihr eigenes Urteil verließen, den Menschen das gänzlich verloren gegangene Gut selbständiger und unbefangener Beobachtung wiedergewannen. Sie trugen das Interesse für Naturbeobachtung in die weitesten Kreise, so daß im 18. Jahrhundert die Zahl selbständiger naturwissenschaftlicher Schriften eine ganz außerordentliche Vermehrung erfuhr. Mit Bau und Entwicklung der *Insekten* befaßte sich in Schweden de Geer, in Frankreich Réaumur, in Belgien Lyonet, in Deutschland Rösel von Rosenhof; letzterer schrieb zugleich eine noch jetzt lesenswerte Monographie der einheimischen *Batrachier*. Namentlich aber bildete die Untersuchung der *Infusorien* und anderer kleinerer Süßwasserbewohner eine Lieblingsbeschäftigung für Gelehrte und Laien, wie Wrisberg, v. Gleichen-Rußwurm, Schäffer, Eichhorn, O. F. Müller. In den meisten Schriften tritt der religiöse Charakter der Naturbetrachtung außerordentlich in den Vordergrund, wie denn zahlreiche Geistliche, Eichhorn in Danzig, Goeze in Quedlinburg, Schäffer in Regensburg, sich einen ehrenvollen Platz in der Reihe zoologischer Schriftsteller errungen haben, ein Zeichen, daß es zu einer Aussöhnung zwischen Christentum und Naturbeobachtung gekommen war. Um einen Maßstab für die im Verhältnis zu früheren Jahrhunderten gemachten Fortschritte zu gewinnen, bedarf es nur eines Vergleichs der Abbildungen. Jeder Laie wird den Unterschied zwischen den dürftigen Zeichnungen eines Aldrovandi und den ganz meisterhaften Bildern eines Lyonet oder Rösel von Rosenhof auf den ersten Blick erkennen.

Periode der
vergleichen-
den Ana-
tomie.

So war durch den Fleiß vieler von Liebe zur Natur erfüllter Männer ein reiches anatomisches Material zusammengetragen worden, welches der geistigen Verarbeitung harrete: und diese geistige Verarbeitung wurde durch die großen vergleichenden Anatomen am Ende des 18. und am Anfang des 19. Jahrhunderts begonnen. Unter denselben sind vor allem die französischen Zoologen Lamarck, Geoffroy St. Hilaire, Cuvier und die Deutschen Meckel und Goethe zu nennen.

Korrelation
der Teile.

Indem man die einzelnen Tiere untereinander auf ihren Bau hin verglich, gelangte man schon damals zu einer Reihe wichtiger Grundgesetze, vor allem des Gesetzes der Korrelation der Teile — „balancement des organes“ — und des Gesetzes der Homologie der Organe. Ersteres stellte fest, daß ein Abhängigkeitsverhältnis zwischen den Organen eines und desselben Tieres besteht, daß lokale Veränderungen an einem einzelnen Organ auch Veränderungen an entfernt liegenden Punkten des Körpers hervorrufen, daß man daher aus der Beschaffenheit gewisser Teile auf die Beschaffenheit anderer Körperabschnitte einen Rückschluß machen könne. Namentlich Cuvier benutzte dieses Prinzip, um aus den paläontologischen Resten sich das Aussehen ausgestorbener Tierformen zu rekonstruieren. — Noch wichtiger wurde die Lehre von der Homologie der Organe. Man lernte an den Organen der Tiere zwischen einem anatomischen und einem physiologischen Charakter unterscheiden: der anatomische Charakter ist die Summe aller anatomischen Merkmale, wie sie in Gestalt, Struktur, Lagebeziehung und Verbindungsweise der Organe gegeben sind; der physiologische Charakter ist ihre Funktion. Anatomisch gleiche Organe werden bei nahe verwandten Tieren meist auch dieselbe Funktion haben, wie z. B. die Leber sämtlicher *Wirbeltiere* die Funktion hat, Galle zu bereiten: hier gehen anatomische und physiologische Charakteristik Hand in Hand. Indessen muß dies nicht der Fall sein; vielmehr kann es vorkommen, daß ein und dieselbe Funktion, wie z. B. die Atmung der *Wirbeltiere*, von anatomisch verschiedenartigen Organen besorgt wird, bei den *Fischen* durch die Kiemen, bei den *Säugetieren* durch die Lungen. Umgekehrt können anatomisch gleichwertige Organe, wie Lunge der *Säugetiere* und Schwimmblase der *Fische*, verschiedene Funktionen besitzen. Gleiche Organe können somit von einer Tierabteilung zur anderen einen Funktionswechsel erfahren; der hydrostatische Apparat der *Fische* ist bei den *Säugetieren* zum Sitz der Atmung geworden. Organe gleicher Funktion, physiologisch gleichwertige Organe, nennt man analog; Organe von gleicher anatomischer Beschaffenheit, anatomisch gleichwertige Organe, nennt man dagegen homolog. Es ist nun Aufgabe der vergleichenden Anatomie, in den verschiedenen Tierabteilungen die homologen, die anatomisch gleichwertigen Organe ausfindig zu machen und sie auf ihren durch Funktionswechsel bedingten Gestalt- und Strukturveränderungen zu verfolgen.

Cuvier.

Der hervorragendste Vertreter der vergleichend-anatomischen Richtung war Georges Dagobert Cuvier. Seine Untersuchungen erstreckten sich, abgesehen von den *Mollusken*, auf die *Cölenteraten*, *Arthropoden* und *Wirbeltiere*, lebende wie fossile; seine ausgedehnten Erfahrungen über den Bau der Tiere sammelte er in zwei Werken „Le règne animal distribué d'après son organisation“ und „Leçons d'anatomie comparée“. Von ganz epochemachender Bedeutung war die kleine Schrift „Sur un rapprochement à établir entre les différents classes des animaux“, in welcher er die berühmte Typentheorie begründete

Homologie
und Ana-
logie.

Typen-
theorie.

und mit derselben im Jahre 1812 eine vollkommene Reform der Systematik herbeiführte. Diese Cuviersche Einteilung, welche Ausgangspunkt für alle weiteren Klassifikationen geworden ist, unterscheidet sich äußerlich von allen früheren Systemen darin, daß sie die Klassen der *Säugetiere*, *Vögel*, *Reptilien* und *Fische* unter dem von Lamarck eingeführten Namen „*Wirbeltiere*“ zu einer höheren Einheit zusammenfaßt, daß sie ferner die sogenannten „*Wirbellosen*“ in drei weitere, den *Wirbeltieren* gleichwertige Einheiten abteilt: *Mollusken*, *Articulaten* und *Radiaten*. Cuvier nannte diese über den Klassen stehenden Einheiten Provinzen oder Hauptzweige (*embranchements*), wofür dann später durch Blainville der Name „*Typen*“ eingeführt wurde. — Noch wichtiger aber sind die Unterschiede, welche sich in der inneren Begründung des Systems aussprechen. Anstatt wie frühere Systematiker einige wenige, vielfach äußerliche Merkmale bei der Einteilung zu benutzen, stützte sich Cuvier auf die Gesamtheit der inneren Organisation, wie sie in dem Lageverhältnis der wichtigsten Organe, besonders des Nervensystems, zum Ausdruck kommt. „Der Typus ist das Lageverhältnis der Teile“ (v. Baer). Hiermit wurde zum ersten Male die vergleichende Anatomie zur Bildung eines natürlichen Systems der Tiere herangezogen.

Schließlich begründete die Typentheorie eine ganz neue Auffassung von der Anordnung der Tiere. Cuvier fand als herrschende Ansicht die Lehre vor, daß alle Tiere eine einzige, vom niedersten Infusor bis zum Menschen aufsteigende Reihe bilden; innerhalb dieser Reihe werde die Stellung eines Tieres ausschließlich von seiner Organisationshöhe bestimmt. Dagegen lehrte Cuvier, daß das Tierreich aus mehreren koordinierten Einheiten, den Typen, bestehe, welche unabhängig nebeneinander existieren, innerhalb deren es wiederum höhere und niedere Formen gebe. Die Stellung eines Tieres werde durch zwei Faktoren entschieden, erstens durch seine Zugehörigkeit zu einem Typus, durch den „*Bauplan*“, welchen es vertritt, zweitens durch seine Organisationshöhe, durch die Stufe, welche ihm innerhalb seines Typus zukommt.

Cuvier (1769—1832), geboren in dem damals noch württembergischen Städtchen Mömpelgardt (Montbéliard), genoß seine Ausbildung auf der Carlsschule bei Stuttgart. Die Gelegenheit, die sich ihm bot, als Hauslehrer des Grafen d'Héricy an das Meer zu kommen, benutzte er zu Beobachtungen über Seetiere, besonders zu seinen großes Aufsehen erregenden Untersuchungen über den Bau der *Mollusken*. Im Jahre 1794 siedelte er, besonders auf Veranlassung seines späteren großen Gegners Geoffroy St. Hilaire, nach Paris über, wo er zunächst Professor der Naturgeschichte an der Zentralschule und dem Collège de France, später Professor der vergleichenden Anatomie am Pflanzengarten wurde. Als Zeichen des großen Ansehens, in welchem Cuvier stand, sei noch hervorgehoben, daß er wiederholt mit hohen Stellungen im Kultusministerium betraut und zum Pair von Frankreich ernannt wurde.

Zu denselben Resultaten, welche Cuvier auf vergleichend-anatomischem Wege förderte, gelangte C. E. v. Baer zwei Dezennien später mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte. — Innerhalb der Zoologie ist die Entwicklungsgeschichte eine der jüngsten Disziplinen gewesen. Was Aristoteles darüber von sachlichem Material kannte, was Fabricius ab Aquapendente und Malpighi über die Entwicklungsgeschichte des Hühnchens geschrieben haben, erhebt sich nicht über den

Ver-
gleichende
Entwick-
lungs-
geschichte.

Wert von Aphorismen, die nicht genügen, eine Wissenschaft auszumachen. Der Beobachtung standen hier viele durch die Zartheit und Kleinheit der Entwicklungszustände veranlaßte Schwierigkeiten entgegen, deren Bewältigung die Ausbildung des Mikroskops und der mikroskopischen Technik voraussetzte. Ferner traten die herrschenden philosophischen Anschauungen hinderlich in den Weg. Man glaubte überhaupt nicht an eine Entwicklungsgeschichte im heutigen Sinne des Wortes. Jeder Organismus sei gleich von Anfang an in allen seinen Teilen fertig angelegt und bedürfe nur des Wachstums, um seine Organe zu entfalten (Evolutio): entweder das Spermatozoon sei das junge Wesen, welches im Nährboden des Eies die günstigen Wachstumsbedingungen vorfände; oder das Ei repräsentiere das Individuum und werde durch das Spermatozoon zur „Evolutio“ angeregt. In ihren weiteren Konsequenzen führte die Theorie zur Lehre von der Einschachtelung, welche besagt, daß im Eierstock der Eva die Keime aller Menschen, welche bisher gelebt haben und noch leben werden, eingeschachtelt gewesen seien.

Wolff. Dieser Lehre trat 1759 Caspar Friedrich Wolff mit seiner „Theoria generationis“ entgegen; er suchte an der Hand der Beobachtung zu beweisen, daß das Ei des Hühnchens anfänglich ohne jede Organisation sei, und daß in ihm erst allmählich die einzelnen Organe auftreten. Im Embryo soll eine Neubildung aller Teile, eine Epigenesis, stattfinden. Dieser erste Angriff gegen die Schule der Evolution verlief gänzlich resultatlos, zumal da A. von Haller, der berühmteste Physiologe des 18. Jahrhunderts, sich gegen die Lehre von der Epigenesis erklärte. Wolff selbst vermochte nicht, sich einen wissenschaftlichen Wirkungskreis in Deutschland zu erringen und mußte nach Rußland auswandern. Erst nach seinem Tode fanden seine Schriften durch Oken und Meckel die gebührende Anerkennung.

E. v. Baer So blieb es denn Carl Ernst von Baer vorbehalten, in seinem klassischen Werk: „Die Entwicklung des Hühnchens, Beobachtung und Reflexion“ (1832) die Entwicklungsgeschichte als eine selbständige Disziplin zu begründen. Baer bestätigte die Lehre Wolffs von dem Auftreten blattartiger Anlagen, von denen die Organe abstammen, und wurde durch die Genauigkeit, mit welcher er diesen Nachweis führte, der Begründer der Keimblättertheorie. Ferner kam er zum Resultat, daß jeder Tiertypus nicht nur seinen besonderen Bauplan, sondern auch seine besondere Entwicklungsweise besitze, daß für die *Wirbeltiere* die Evolutio bigemina, für die *Articulaten* die Evolutio gemina, für die *Mollusken* die E. contorta und für die *Radiaten* die E. radiata charakteristisch sei. Wir begegnen hier zum erstenmal der Idee, daß für die richtige Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Tiere und somit für die natürliche Systematik die Resultate der vergleichenden Entwicklungsgeschichte unentbehrlich seien, eine Idee, die sich in der Neuzeit als außerordentlich fruchtbringend erwiesen hat.

Zellen-
theorie. Für die weitere Ausbildung der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte war von fundamentaler Bedeutung der Nachweis, daß alle Organismen sowie alle ihre Entwicklungsformen sich aus denselben Elementen, den Zellen, zusammensetzen. Diese Erkenntnis ist die Quintessenz der Zellentheorie, welche in den dreißiger Jahren des vorigen Jahrhunderts von Schwann und Schleiden vorgetragen und drei Jahrzehnte später durch die Protoplasmatheorie Max Schultzes vollkommen reformiert wurde. Durch die Zellenlehre wurde für alle Lebewesen, für hoch und niedrig organisierte Pflanzen

und Tiere, ein einheitliches Organisationsprinzip gefunden und zugleich das umfangreiche Gebiet der Histologie oder Gewebelehre einer wissenschaftlichen Behandlung zugänglich gemacht. Von der allergrößten Bedeutung aber wurde die Zellentheorie für die Entwicklungsphysiologie. Denn erst durch den Nachweis, daß Ei, Spermatozoon und die Furchungskugeln kernhaltige Zellen seien, wurde eine sichere Basis gewonnen, um über die Probleme der Befruchtung, Vererbung und embryonalen Differenzierung theoretische Vorstellungen zu entwickeln und dieselben experimentell zu prüfen.

Mit der Begründung und systematischen Verwertung der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte und mit der Entwicklung der Zellentheorie und der Gewebelehre wurden die Fundamente der Forschungsrichtung gelegt, welche in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die Zoologie beherrschte. Ungeheure Fortschritte wurden in dieser Zeit auf dem Gebiete der Wirbeltieranatomie durch die klassischen Untersuchungen von Owen, Joh. Müller, Rathke, Gegenbaur u. a. erzielt; unsere Vorstellungen von Organisation wurden vollkommen reformiert durch die Arbeiten Dujardins, Max Schultzes, Haeckels u. a., welche die Einzelligkeit der niedersten Tiere nachwiesen. Die Keimblättertheorie wurde weiter ausgebaut von Remak, Kölliker und von Kowalewski, Haeckel, Huxley auch auf die wirbellosen Tiere übertragen. Es würde den Rahmen dieses kurzen historischen Abrisses überschreiten, wenn wir noch weiter hineinziehen wollten, was auf dem Gebiete der einzelnen Stämme des Tierreichs geleistet worden ist; wir müssen uns daher begnügen, die wichtigsten Reformen zu erwähnen, welche das Cuviersche System unter dem Einflusse wachsender Erkenntnis erfahren hat.

Von den vier Typen Cuviers war der Stamm der *Radiaten* un-
Reform des Systems
zweifelhaft derjenige, dessen Vertreter dem französischen Gelehrten, mit Ausnahme der *Medusen*, am wenigsten bekannt waren; daher war er auch am wenigsten naturgemäß zusammengefaßt, indem er außer den radial-symmetrischen *Cöenteraten* und *Echinodermen* Formen enthielt, welche, wie die *Würmer*, bilateral-symmetrisch oder, wie viele *Infusorien*, ganz asymmetrisch beschaffen sind. So kam es, daß die meisten Reformen hier ihre Angriffspunkte gefunden haben.

C. Th. v. Siebold (1848) ist der Urheber der ersten wichtigen
C. Th. v. Siebold.
Reform gewesen. Er beschränkte den Typus der *Radiaten* oder, wie er ihn bezeichnete, der *Zoophyten*, auf die Tiere von radial-symmetrischem Bau (*Echinodermen* und *Pflanzentiere*), trennte dagegen alle übrigen ab: und zwar bildete er aus den niedriger stehenden einzelligen Organismen den Stamm der *Urtiere* oder *Protozoen*; die höher organisierten Tiere faßte er als „*Vermes*“ oder „*Würmer*“ zusammen. Gleichzeitig schloß er einen Teil der *Articulaten*, die *Anneliden*, dem Würmerstamme an und führte für die übrigen *Articulaten*, die *Krebse*, *Tausendfüßler*, *Spinnen* und *Insekten*, den Namen *Arthropoden* ein.

Fast um dieselbe Zeit löste Leuckart den Rest der *Radiaten* in
Leuckart
zwei Stämme von sehr verschiedener Organisationshöhe auf; die niederen Formen, bei denen noch keine besondere Leibeshöhle vorhanden ist und das Innere des Körpers von nur einem der Verdauung dienenden Hohlraumssysteme, dem Darne, eingenommen wird, nannte er *Cöenteraten* (im wesentlichen die *Zoophyten* der älteren Zoologen); für den Rest, bei welchem Darm und Leibeshöhle als zwei getrennte Hohlräume nebeneinander vorkommen, behielt er den Namen *Echinodermen* bei.

So würden sich im ganzen sieben Typen ergeben: *Protozoen, Cölenteraten, Echinodermen, Würmer, Arthropoden, Mollusken, Vertebraten*, eine Einteilung, welche der Hauptsache nach in diesem Lehrbuch beibehalten wurde, wenn sie auch noch nicht vollkommen den Ansprüchen entspricht, welche man an ein natürliches System zu stellen berechtigt ist.

Physio-
logische
Forschung.

In den letzten Dezennien des 19. und anfangs des 20. Jahrhunderts trat neben die morphologische die physiologische Erforschung der tierischen Formbildung, der ersteren immer mehr Boden abgewinnend. Das wichtigste Untersuchungsmittel derselben ist das Experiment. Hatte man schon früher gelegentlich das Experiment zur Entscheidung biologischer Fragen herangezogen, so geschah es nunmehr in ausgedehntester und planmäßiger Weise; vor allem wurden methodische Züchtungen und Bastardierungen durchgeführt, um die Probleme der Variabilität und Erblichkeit zu klären. Man versuchte ferner in die Gesetze der tierischen Formbildung einzudringen, indem man die einzelnen Stadien der embryonalen und postembryonalen Entwicklung modifizierenden Einflüssen (Entfernung oder Transplantation von Furchungskugeln oder Körperteilen, Anwendung verschiedener Temperaturen, chemischer, mechanischer, elektrischer Reize) unterwarf und das Resultat dieser Einflüsse mit dem normalen Geschehen verglich. Eine wichtige Unterstützung erfuhren die meisten dieser experimentellen Forschungen durch die streng mathematische Durchbildung der statistischen Methode, wodurch es ermöglicht wurde, das durch Beobachtung oder das Experiment gewonnene Material einer exakten Prüfung auf seine Beweiskraft zu unterwerfen. Vor allem aber fällt in die zweite Hälfte des vorigen Jahrhunderts die Entwicklung der Deszendenztheorie, auf deren Geschichte in einem besonderen Abschnitt eingegangen werden soll.

Geschichte der Deszendenztheorie.

Die Abstammungslehre hat sich im Anschluß an eine Frage entwickelt, welche bei oberflächlicher Betrachtung in ihrer Bedeutung leicht unterschätzt wird, welche aber aus kleinen Anfängen zu einem die zoologische Forschung vollkommen beherrschenden Problem herangewachsen ist und mit ihren Konsequenzen nicht nur die Zoologen, sondern alle Kreise von allgemeinerem wissenschaftlichen Interesse beschäftigt hat. Es ist die Frage nach dem logischen Werte der systematischen Begriffe Art, Gattung, Familie etc.

In der Natur finden wir nur Einzeltiere vor; wie kommt es nun, daß man dieselben in größere und kleinere Gruppen zusammenfaßt? Sind die einzelnen Arten, Gattungen und die übrigen Abteilungen, welche der Systematiker unterscheidet, unveränderliche Größen, gleichsam Grundideen der Natur oder, wenn man will, Schöpfungsgedanken, welche in den Einzelformen zum Ausdruck kommen? Oder sind es Abstraktionen, die der Mensch bei der Beobachtung bildet, um die Natur seinem Begriffsvermögen verständlich zu machen? Sind die Art- und Gattungsnamen nur durch das Wesen unseres Begriffsvermögens notwendig gewordene Ausdrücke für die Abstufungen der Verwandtschaftskreise in der Natur, welche an und für sich nichts Unabänderliches sind und

daher auch einem allmählichen Wandel unterliegen können? In die Praxis übersetzt, lautet das Problem: sind die Arten konstant oder veränderlich? Was für die Arten gilt, muß notwendigerweise für alle übrigen Kategorien des Systems Geltung besitzen, da sie sämtlich in letzter Instanz auf dem Artbegriffe beruhen.

Einer der ersten, welcher über den Artbegriff nachgedacht hat, ist der Vorläufer Linnés, der Engländer John Ray. Bei dem Versuche, für das, was man unter einer Art versteht, eine bestimmte Definition zu geben, stieß er auf Schwierigkeiten. In der systematischen Praxis rechnet man Tiere, welche im Bau und in der Erscheinungsweise wenig voneinander abweichen, zu derselben Art. Dieses praktische Verfahren läßt sich theoretisch zur Definition des Artbegriffes nicht verwerten; denn es gibt Männchen und Weibchen innerhalb derselben Art, welche sich anatomisch mehr voneinander unterscheiden als die Repräsentanten verschiedener Arten. So gelangte John Ray zu der genetischen Definition des Artbegriffes, indem er sagte: Es gibt für die Pflanzen kein anderes sicheres Merkmal der Artzusammengehörigkeit als der Ursprung aus dem Samen spezifisch oder individuell gleicher Pflanzen; d. h. für alle Organismen generalisiert: Zu einer und derselben Art gehören die Individuen, welche von gleichen Voreltern stammen.

Mit Rays Worten war ein völlig unkontrollierbares Element in die Definition des Artbegriffes hineingetragen worden, da gewöhnlich kein Systematiker etwas darüber weiß oder überhaupt etwas darüber wissen kann, ob die Repräsentanten einer von ihm aufgestellten Art von gleichgearteten Eltern abstammen. So war es denn natürlich, daß der Artbegriff bald ein theologisches Gewand erhielt, indem er durch Anlehnen an religiöse Vorstellungen fester gestützt wurde. Linné sagte: „Tot sunt species, quot diversas formas ab initio produxit Infinitum Ens“; er baute damit den Artbegriff auf den Traditionen der Mosaischen Schöpfungsgeschichte auf, ein Verfahren, welches naturwissenschaftlich ganz unstatthaft ist, da es einen der grundlegenden Begriffe aus transcendentalen Anschauungen, nicht aus dem Bereiche der naturwissenschaftlichen Erfahrung ableitet. Auch erwies sich die Linnésche Definition sofort als unhaltbar, sowie die Paläontologie anfang, das umfangreiche, in Versteinerungen niedergelegte Material ausgestorbener Tiere zugänglich zu machen. Mit abenteuerlichen Phantasien hatte man lange Zeit die unbequem werdenden Versteinerungen außerhalb des Bereichs wissenschaftlicher Forschung gehalten: es seien Spiele der Natur, hieß es, oder Reste der Sintflut, oder Einflüsse der Sterne auf die Erde, oder Produkte einer Aura seminalis, einer befruchtenden Luft, die, wenn sie organische Körper befallte, zur Bildung von Tieren und Pflanzen führe, wenn sie aber auf unorganisches Material sich verirrte, Petrefakten erzeuge. Derartigen wüsten, schon von Lionardo da Vinci, Hooke, Buffon und anderen vorurteilsfreien Männern bekämpften Spekulationen wurde durch die Begründung der wissenschaftlichen Paläontologie durch Cuvier endgültig ein Ziel gesetzt. Cuvier wies in überzeugender Weise nach, daß die Versteinerungen Reste vorweltlicher Tiere seien. Wie der Aufbau der Erdkruste aus verschiedenen übereinander lagernden Schichten die Unterscheidung verschiedener Perioden der Erdgeschichte ermögliche, so lehre die Paläontologie verschiedene Perioden in der pflanzlichen und tierischen Lebewelt unseres Erdballs kennen. Jede Erdperiode sei durch eine besondere, ihr eigentümliche Tierwelt charakterisiert; diese Tierwelt sei um so mehr von der jetzt lebenden unterschieden,

je älter die Erdperiode sei, der sie angehöre. Diese Verallgemeinerungen führten Cuvier zu seiner Lehre von den Erdrevolutionen: daß das Ende jeder Erdperiode durch eine gewaltige, die Lebewesen vernichtende Katastrophe herbeigeführt worden sei. Zugleich bestritt Cuvier als ein Anhänger der Lehre von der Konstanz der Arten den genetischen Zusammenhang der jetzt lebenden Tierarten mit den ausgestorbenen Formen.

Cuviers Lehre von den Erdrevolutionen gab keine naturwissenschaftliche Erklärung der Entstehung der aufeinanderfolgenden, den einzelnen Erdperioden zukommenden Tierwelten. Eine solche Erklärung ist nur möglich, wenn man annimmt, daß die jüngere Tierwelt sich aus der älteren entwickelt hat. Das setzt aber voraus, daß man die Lehre von der Artkonstanz aufgibt und durch die Lehre von der Umbildung der Formen, die Deszendenztheorie, ersetzt.

Vorläufer
Darwins.

Schon zu Zeiten Cuviers herrschte eine kräftige deszendenztheoretische Strömung; sie fand Ausdruck in England in den Schriften von Erasmus Darwin (Großvater des berühmten Charles Darwin), in Deutschland in den Werken Goethes, Oken's und der Anhänger der naturphilosophischen Schule; in Frankreich wurde die Abstammungslehre vornehmlich von Buffon, Geoffroy St. Hilaire und Lamarck ausgebaut. Am klarsten durchdacht wurde sie von Lamarck in seiner 1809 erschienenen „Philosophie zoologique“, an deren Ideengang wir uns im folgenden auch halten wollen.

Lamarck.

Lamarck (Jean Baptiste de Monet, Ritter von Lamarck, 1744 in der Picardie geboren, 1829 als Professor am Pflanzengarten gestorben) lehrte, daß auf der Erde zunächst Organismen von einfachstem Bau auf natürlichem Wege aus unbelebten Stoffen durch Urzeugung entstanden seien. Von diesen einfachsten Lebewesen hätten sich im Laufe von unermesslich großen Zeiträumen die jetzt lebenden Arten der Tiere und Pflanzen durch langsame Umbildung entwickelt, ohne daß die Kontinuität des Lebens auf unserem Erdball jemals eine Unterbrechung erfahren habe; Endpunkt dieser Reihe sei der Mensch; die übrigen Tiere seien die Deszendenten der Formen, aus denen der Mensch sich entwickelt habe. Lamarck faßte entsprechend den damals herrschenden Anschauungen das Tierreich als eine einzige vom niedersten Urtier bis zum Menschen aufsteigende Reihe auf. Unter den Ursachen, welche die Veränderung und Vervollkommnung der Organismen bewirken sollten, betonte Lamarck am meisten die Übung und die Nichtübung. Die Giraffen sollen lange Hälse bekommen haben, weil sie durch besondere Lebensbedingungen gezwungen waren, sich zu strecken, um hochbelaubte Bäume abzuweiden; umgekehrt hätten sich die Augen der im Dunkeln wohnenden Tiere aus mangelndem Gebrauch zu funktionslosen kleinen Körperchen rückgebildet. Unwichtiger sollen die direkten Einwirkungen der Außenwelt sein; die Veränderungen der Umgebung („le monde ambiant“ Geoffroy St. Hilaire's) sollen auf Tiere zumeist indirekt wirken, indem sie die Bedingungen für die Übung der Organe verändern.

Lamarcks geistvolle Schrift blieb bei seinen Zeitgenossen fast unbeachtet. Dagegen kam es 1830 in der Pariser Akademie zu einem heftigen Konflikt zwischen Cuvier und Geoffroy St. Hilaire. Der Konflikt endigte mit der Niederlage der Deszendenztheorie. Die Niederlage war eine so vollständige, daß das Problem auf längere Zeit fast vollkommen aus der wissenschaftlichen Diskussion verschwand und die Lehre von der Artkonstanz zur herrschenden wurde. Dieser Mißerfolg war durch vielerlei Gründe veranlaßt. Zunächst war die Theorie Geof-

froys und Lamarcks mehr eine geistreiche Konzeption, als daß sie sich auf ein reiches empirisches Material gestützt hätte. Außerdem hatte sich in sie als ein fundamentaler Irrtum die Lehre von der einreihigen Anordnung der Tierwelt eingeschlichen. Dem entgegen stand Cuviers große Autorität und sein umfassendes Wissen, welches letzteres es ihm leicht machte, zu zeigen, daß das Tierreich aus einzelnen koordinierten Gruppen, den Typen, bestehe.

In demselben Jahr, in welchem Cuvier seinen für lange Zeit entscheidenden Sieg über Geoffroy St. Hilaire erfocht, wurde gegen seine Lehre von der Aufeinanderfolge zahlreicher Tierwelten auf unserem Erdball der erste verderbliche Schlag geführt. Cuviers Lehre von den Erdrevolutionen hatte eine doppelte Seite, eine geologische und eine biologische. Cuvier leugnete die Kontinuität der einzelnen Erdperioden wie die Kontinuität der ihnen zukommenden Lebewelten. In den Jahren 1830—1832 erschienen nun die „Principles of Geology“ von Lyell, ein epochemachendes Werk, welches endgültig auf dem Gebiet der Geologie die Cuviersche Lehre beseitigte. Lyell wies nach, daß man der gewaltigen Erdrevolutionen nicht bedürfe, um die Umwandlung der Erdoberfläche und die Überlagerung ihrer Schichten zu erklären, daß vielmehr die allezeit wirksamen Kräfte, die Hebungen und Senkungen, die nagende Wirkung des Wassers, möge es als Ebbe und Flut, als Regen, als Schnee oder Eis, als reißender, zum Meere strömender Fluß oder Bach wirken, zur Erklärung vollkommen ausreichen. Ganz allmählich im Laufe kolossaler Zeiträume sei die Oberfläche verändert und aus einer Periode in die andere übergeführt worden, und noch jetzt gehe dieser stetige Umwandlungsprozeß vor sich. Die Lehre von der Kontinuität in der geologischen Geschichte der Erde, welche hiermit zum ersten Male vorgetragen wurde, ist seitdem zu allgemeiner Anerkennung gelangt; dagegen wurde die Diskontinuität in der Geschichte der die Erde bevölkernden Lebewesen, obwohl ihre geologischen Voraussetzungen hinfällig geworden waren, noch lange Zeit über aufrecht erhalten.

Lyell.

Es ist das große Verdienst von Charles Darwin, nach jahrzehntelanger Ruhe durch sein Buch „Über die Entstehung der Arten“ die Deszendenztheorie von neuem vorgetragen und zur allgemeinen Geltung gebracht zu haben. Zugleich wurde damit die wichtigste Periode in der Geschichte der Zoologie eingeleitet, eine Periode, in welcher diese Wissenschaft nicht nur selbst einen unerwarteten Aufschwung nahm, sondern auch anfang, auf die allgemeinen Anschauungen der Menschen nachhaltigen Einfluß zu gewinnen.

Charles Darwin.

Charles Darwin wurde 1809 zu Shrewsbury geboren. Nach Beendigung seiner Studien auf den Universitäten Edinburgh und Cambridge (1825—1831) schloß er sich als Naturforscher der Weltumsegelung des „Beagle“ an, eines englischen Kriegsschiffes, welches in den Jahren 1831 bis 1836 nautische Untersuchungen auszuführen bestimmt war. Als Darwin die eigentümlichen Charaktere der Inselfaunen, besonders der Galapagos-Inseln, und die merkwürdige geologische Aufeinanderfolge der *Edentaten* in Südamerika kennen lernte, bildeten sich in ihm die Keime zu seiner epochemachenden Theorie. Eine weitere Ausbeute dieser Reise waren seine schöne Monographie der *Cirripeden* und die klassischen Untersuchungen über die Korallenriffe. Nach England zurückgekehrt, lebte Darwin, ausschließlich wissenschaftlichen Arbeiten gewidmet, vornehmlich auf seinem Gute Down in der Grafschaft Kent bis zu seinem Tode im Jahre 1882;

vor allem war er unablässig bemüht, seine Anschauungen über den Ursprung der Arten auszubauen und für dieselben ein immer reicheres empirisches Material zu sammeln. Die erste schriftliche Aufzeichnung seiner Grundgedanken, die er Freunden, besonders dem Geologen Lyell und dem Botaniker Hooker, mitteilte, fällt in das Jahr 1844, ohne daß der Verfasser sich jedoch bereden ließ, dieselbe der Öffentlichkeit zu übergeben. Erst im Jahre 1858 entschloß sich Darwin zu einer Mitteilung im *Journal of the Linnean Society*, und zwar durch einen äußeren Anlaß bewogen. In diesem Jahr erhielt er von dem Reisenden Wallace einen Aufsatz zugesandt, welcher in den wichtigsten Punkten mit Darwins eigenen Anschauungen übereinstimmte. Darwin brachte einen Abriß seiner Lehre gleichzeitig mit Wallaces Manuskript zum Abdruck. Im Jahre darauf (1859) erschien dann die wichtigste seiner Schriften: „*On the origin of species by means of natural selection*“, und in kurzer Aufeinanderfolge eine stattliche Reihe von Werken, die Frucht jahrelanger vorbereitender Arbeit. Für die Geschichte der Deszendenztheorie sind aus dieser Reihe die wichtigsten: 1. Über das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustand der Domestikation, 2 Bände, welche vornehmlich eine Sammlung empirischen Beweismaterials enthalten; 2. Über den Ursprung des Menschen, ein Werk, welches die Anwendung der Deszendenztheorie auf den Menschen gibt.

Wohl kein wissenschaftliches Werk des 19. Jahrhunderts hat in der zoologischen, ja man kann sagen in der ganzen gebildeten Welt ein so großartiges Aufsehen erregt, wie das Buch Darwins über den Ursprung der Arten. Vielfach wurden seine Lehren als etwas durchaus Neues aufgenommen: so sehr war die wissenschaftliche Tradition verloren gegangen. In Kreisen der Fachleute wurden sie von einem Teil heftig beföhdet, von einem anderen Teile fanden sie eine wohlwollende, aber zweifelnde Aufnahme. Nur wenige Männer traten von Anfang mit aller Entschiedenheit auf die Seite des großen britischen Forschers. Es entbrannte ein lebhafter wissenschaftlicher Kampf, welcher mit einem glänzenden Sieg der Deszendenztheorie endete. Zurzeit ist unser wissenschaftliches Denken so sehr von den Ideen der Deszendenztheorie durchsetzt, daß man kaum noch von einer erheblichen Gegnerschaft gegen die Lehre reden kann. Unter den Männern, welche am meisten diesen raschen Umschwung herbeigeföhrt haben, ist neben dem Mitbegründer des Darwinismus A. R. Wallace vor allem E. Haeckel zu nennen, welcher sich in seiner „*Generellen Morphologie*“ und seiner „*Natürlichen Schöpfungsgeschichte*“ um die Ausbildung der Theorie die allergrößten Verdienste erworben hat. Energische Vorkämpfer der Lehre in Deutschland waren ferner Fritz Müller, Carl Vogt, Weismann, Moritz Wagner und Naegeli, wenn auch letztere beiden rücksichtlich der Ursachen, welche die Umbildung der Formen bedingen, ihren besonderen Standpunkt einnahmen. Unter den englischen Naturforschern sind besonders Huxley, Hooker und Lyell zu nennen. Am spätesten hat der Darwinismus in Frankreich Eingang gefunden.

Im folgenden werde ich versuchen, die Darwinsche Lehre, so wie sie sich im Widerstreit der Meinungen im Laufe der letzten Jahrzehnte entwickelt hat, wiederzugeben, indem ich mich möglichst der Art, wie sie Darwin selbst vorgetragen hat, anschließe.

Darwins Theorie von der Abstammung der Arten.

Vor dem Erscheinen von Darwins Schriften herrschte bei den Systematikern das Dogma von der Konstanz der Arten. Man gab zwar zu, daß nicht alle Individuen einer Art gleich seien; es solle eine mehr oder minder erhebliche Variabilität herrschen, so daß es möglich sei, innerhalb einer Art Rassen und Varietäten zu unterscheiden; doch solle die Variabilität niemals solche Grade erreichen, daß gleichsam die Grenzen des Artbegriffs überschritten würden.

Darwin geht daher von der Kritik des Speciesbegriffs aus: Sind die Begriffe Species (Art) einerseits und Rasse und Varietät andererseits etwas vollkommen Verschiedenes? Gibt es besondere Kriterien, um in unzweifelhafter Weise festzustellen, ob wir in einem bestimmten Fall es mit Varietäten einer Art oder mit verschiedenen Arten zu tun haben? Oder gehen die Begriffe in der Natur ineinander über? Sind die Arten konstant gewordene Varietäten und ebenso die Varietäten in Bildung begriffene Arten?

Zur Entscheidung dieser fundamentalen Fragen können morphologische und physiologische Charaktere herangezogen werden. In der Praxis des Systematikers gelten gewöhnlich ausschließlich die morphologischen Merkmale, weshalb wir sie hier in erster Linie berücksichtigen. Wenn sich innerhalb einer größeren Zahl einander ähnlicher Formen zwei Gruppen aufstellen lassen, die sich erheblich voneinander unterscheiden, wenn die Unterschiede beider Gruppen durch keinerlei Mittelformen verwischt werden, und wenn sie sich in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen konstant erhalten, so spricht der Systematiker von guten Arten; er spricht dagegen von Varietäten derselben Art, wenn die Unterschiede geringfügig und inkonstant sind und durch die Existenz von Mittelformen noch weiter an Bedeutung verlieren. Eine genaue Prüfung der Art und Weise, wie diese Regel in der Praxis befolgt wird, lehrt nun die größten Inkonssequenzen kennen, womit es zusammenhängt, daß manche einander nahestehende Tier- und Pflanzengruppen von einem Teil der Systematiker für gute Arten, von einem anderen Teil nur für „kleine Arten“ oder Spielarten oder sogar nur für Varietäten derselben Art gehalten werden. Die Unterschiede zwischen den Rassen unserer Haustiere sind vielfach so bedeutend, wie sie sonst als ausreichend für die Unterscheidung nicht nur guter Arten, sondern sogar von Gattungen und Familien angesehen werden. Bei den Pfauentauben ist die sonst nur 12—14 betragende Zahl der Steuerfedern des Schwanzes auf 30—42 gesteigert (Fig. 1 C); bei anderen Taubenrassen unterliegt die relative Größe von Schnabel und Füßen im Vergleich zum übrigen Körper enormen Schwankungen (Fig. 1 A, B); selbst das Skelett ist bei den Variationen beteiligt, wie daraus hervorgeht, daß die Gesamtzahl der Wirbel zwischen 38 (Botentauben) und 43 (Kropftauben), die Zahl der Sacralwirbel zwischen 11 und 14 schwankt.

Morphologische Unterschiede von Art und Varietät.

Was nun das Vorkommen von Zwischenformen und die Konstanz der Unterschiede anlangt, so verhalten sich die einzelnen sogenannten guten Arten in dieser Hinsicht ganz verschieden. Bei manchen stark variierenden Arten sind die äußersten Extreme durch vielerlei Übergänge

A

B

C

verbunden. In anderen Fällen kann man innerhalb derselben Art scharf umschriebene Formengruppen, die Rassen, unterscheiden. Bei den Rassen vererben sich die charakteristischen Merkmale von Geschlecht zu Geschlecht mit derselben Konstanz wie bei guten Arten. Man kann das an den Menschenrassen und vielen reinkultivierten Haustierrassen beweisen.

Eine kritische Prüfung führt somit zu dem Satz, daß die Morphologie zwar benutzt wird, um die Tiere in Arten und Varietäten zu gruppieren, daß sie uns aber vollkommen im Stich läßt, wenn es gilt, prinzipielle Unterschiede aufzustellen zwischen dem, was man eine Art, und dem, was man eine Varietät zu nennen hat. Dem Systematiker steht daher nur der Ausweg offen, sein praktisches Verfahren zu ergänzen, indem er physiologische Gesichtspunkte zu Hilfe nimmt. Dies hat man denn auch getan und gewisse bei der Fortpflanzung auftretende Unterschiede herangezogen; es sollen die Individuen verschiedener Arten sich nicht

Physiologische Unterschiede.
a) Kreuzung von Arten und Varietäten.

Fig. 1. Taubenrassen (nach Darwin). A englische Botentaube, B englische Burzeltaube, C englische Pfauentaube.

untereinander fortpflanzen können, dagegen sollen unter normalen Verhältnissen die Individuen einer und derselben Art, mögen sie auch verschiedenen Varietäten und Rassen angehören, vollkommen fruchtbare Ehen eingehen können. Bei der Prüfung dieser beiden Sätze muß man sich vor einem sehr naheliegenden Zirkelschluß hüten; ein solcher Zirkelschluß würde es sein, wenn ein Experimentator zwei Tiere, die er nach ihren sonstigen Verhältnissen verschiedenen Arten zurechnen würde, für Repräsentanten einer Art erklären wollte, nur weil sie sich bei der Kreuzung vollkommen fruchtbar erweisen. Vielmehr muß die Frage lauten: Führt das physiologische Experiment zu denselben systematischen Unterscheidungen, zu denen das gewöhnliche systematische Verfahren, die Abschätzung der Konstanz der unterscheidenden Merkmale und des Grades ihrer Divergenz führt?

Das Gebiet, welches wir hier betreten, ist noch lange nicht genügend experimentell durchgearbeitet; gleichwohl lassen sich schon jetzt einige allgemeine Sätze aufstellen: 1. daß nicht wenige sogenannte gute Arten miteinander gekreuzt werden können; 2. daß die Schwierigkeiten der Kreuzung im allgemeinen wachsen, je geringer die systematische Verwandtschaft der benutzten Arten ist; 3. daß aber diese Schwierigkeiten keineswegs der systematischen Divergenz der Arten vollkommen proportional sind.

Das günstigste Untersuchungsmaterial bilden Tiere, bei denen man die künstliche Befruchtung durchführen kann, denen man Eier und Spermatozoen entnehmen kann, um unabhängig vom Willen der Tiere und etwaigen Besonderheiten im Bau des Geschlechtsapparates ihre Vereinigung zu bewirken. So gelingt es, Bastarde von Arten zu erzielen, welche ganz verschiedenen Gattungen angehören, während sehr häufig ganz nahe verwandte Arten sich nicht kreuzen lassen. Unter den Fischen kennt man Bastarde von *Abramis brama* und *Blicca Björkna*, von *Trutta salar* (Lachs) und *Trutta fario* (Forelle); unter den Seeigeln befruchten die Spermatozoen von *Strongylocentrotus lividus* mit großer Leichtigkeit die Eier von *Echinus microtuberculatus*, dagegen nur äußerst selten die Eier des im System viel näher stehenden *Sphaerechinus granularis*. Auch kommt es vor, daß die Kreuzung in einer Richtung (Männchen von a und Weibchen von b) leicht gelingt, in der anderen Richtung (Männchen von b und Weibchen von a) vollkommen fehlschlägt, wie z. B. der Samen von *Strongylocentrotus lividus* wohl die Eier von *Echinus microtuberculatus* befruchtet, nicht aber umgekehrt der Same von *E. microtuberculatus* die Eier von *St. lividus*. Noch bekannter ist ein zweites Beispiel: daß nämlich Lachseier von Forellensamen, dagegen nicht Forelleneier von Lachssamen befruchtet werden. Befruchtungsmöglichkeit der Eier hat sich sogar ergeben, wenn man Tiere, welche verschiedenen Familien, Ordnungen, vielleicht selbst Klassen des Tierreiches angehören, zum Experimente wählte. Eier der Schollen (*Pleuronectes platessa*) und Lippfische (*Labrus rupestris*) werden von Dorschsamens (*Gadus morrhua*), Froscheier (*Rana arvalis*) von Salamandersamen (*Molge alpestris* und *M. taeniatus*), Eier von Seesternen (*Asterias Forbesi*) von Seeigelsamen (*Arbacia pustulosa*) befruchtet. Freilich sterben in diesen extremen Fällen die Kreuzungsprodukte während der Furchung oder nach Abschluß derselben, ehe es zur Bildung einer Embryonalanlage kommt, ab.

Bei Tieren, welche eine Begattung nötig haben, wachsen die Schwierigkeiten des Experimentierens, da hier häufig zwischen Männchen und

Weibchen verschiedener Arten eine Abneigung besteht, welche jede Annäherung vereitelt. Immerhin kennen wir auch auf diesem Gebiet Kreuzungen verschiedener Arten; unter den Säugetieren lassen sich z. B. Pferd und Esel (Maultier, Maulesel), Rind und Zebu, Steinbock und Ziege, Schaf und Ziege, Hund und Schakal, Hund und Wolf, Hase und Kaninchen (*Lepus Darwini*) etc., unter den Vögeln verschiedene Finkenarten, weiterhin Birk-, Hasel- und Schneehuhn, Wildente (*Anas boschas*) und Spießente (*Dasila acuta*), die bei uns einheimische Gans (*Anser domesticus*) und *A. cygnoides* kreuzen, unter den Schmetterlingen *Smerinthus ocellata* und *Sm. populi*, *Zygaena trifolii* und *Z. filipendulae*, *Saturnia pavoniae* sowohl mit *S. pini*, wie *S. pyri*, *Pygaera curtula* sowohl mit *P. pigra* wie *P. anachoreta*. *Saturnia pavoniae* ließ sich sogar mit *Agria tau*, *Actias luna* und *Actias isabellae* paaren; doch lieferte die Kreuzung Eier, aus denen nur bei Benutzung von *A. isabellae* Räupchen von geringer Lebensenergie ausschlüpfen.

b) Fruchtbarkeit von Bastarden und Blendlingen.

Da manche Kreuzungen, wie Maultier und Maulesel, schon seit Jahrtausenden bekannt sind, wurde das Kriterium gleichsam eine Stufe weiter zurückgeschoben. Wenn die Unfruchtbarkeit sich nicht unmittelbar bei der Kreuzung mancher Arten äußere, so solle sie sich doch an den Produkten der Kreuzung bemerkbar machen. Wir wollen im folgenden, abweichend von dem herrschenden Brauch, welcher beide Ausdrücke als synonym behandelt, die Kreuzungsprodukte von Varietäten Blendlinge, von Arten Bastarde nennen. Es sollen die Blendlinge stets eine normale, vielfach sogar eine gesteigerte Fruchtbarkeit besitzen, dagegen sollen die Bastarde stets unfruchtbar sein. Auch hier handelt es sich jedoch um eine Regel, nicht um ein Gesetz. Die meisten der oben genannten Schmetterlingsbastarde und viele andere Bastarde sind völlig unfruchtbar, oder liefern, wie Maultier und Maulesel, nur ausnahmsweise und dann eine äußerst kurzlebige Nachkommenschaft, so daß es unmöglich ist, die Bastardart durch Fortpflanzung zu erhalten. allein man kennt schon jetzt nicht wenige Ausnahmen, obwohl die Zahl der nach dieser Hinsicht unternommenen Experimente eine sehr geringe ist. Bastarde von Hasen und Kaninchen haben sich Generationen hindurch fruchtbar erhalten; fortpflanzungsfähige Bastarde wurden ferner bei der Kreuzung von *Capra ibex* und *C. hircus*, von *Anser cygnoides* und *Anser domesticus*, von *Salmo salar* und *S. fontinalis*, *Cyprinus carpio* und *Carassius vulgaris* erzielt.

Auch der zweite oben aufgestellte Satz, daß Individuen einer Art, sofern sie gesund sind, sich stets miteinander fortpflanzen können, bedarf sehr der Einschränkung. Den Tierzüchtern sind schon seit langem die gefährlichen Folgen der Inzucht bekannt, daß die Fortpflanzungsfähigkeit sich bis zur Unfruchtbarkeit vermindert, wenn man bei einer Zucht andauernd nur Abkömmlinge eines Elternpaares wählt. Die häufig angezeifelte Berechtigung dieses Erfahrungssatzes hat sich bei methodischen Experimenten an Ratten und Mäusen bewährt. Außerdem hat Darwin aus der Pflanzenwelt nicht wenige Fälle zusammengestellt, in denen unzweifelhafte Angehörige derselben Art untereinander mehr oder minder unfruchtbar sind, so gewisse Formen der Primeln und anderer di- und trimorpher Arten. Beispiele für die Unfruchtbarkeit von Blendlingen kennt man ebenfalls nur aus der Botanik (gewisse Varietäten von Mais und Königskerze).

Wenn wir das Bekannte überblicken, so scheint die dauernde Fruchtbarkeit bei der geschlechtlichen Fortpflanzung von einer nicht allzu be-

deutenden Differenz in den Geschlechtsprodukten garantiert zu werden; allzu große Ähnlichkeit wie sie bei Inzucht vorhanden sein muß, und allzu große Unterschiede, wie bei der Bastardierung verschiedener Arten, sind schädlich und werden von der Natur vermieden. Die geschlechtliche Fortpflanzungsfähigkeit besitzt ein Optimum, von dem aus man nach zwei Seiten eine Abnahme verfolgen kann, eine Abnahme, welche bei Steigerung der Unterschiede der Eltern rasch dahin führt, daß eine dauernd lebensfähige Nachkommenschaft nicht mehr erzielt wird. Damit wäre aber schon gesagt, daß hier graduelle und keine prinzipiellen Differenzen vorliegen, und daß demnach auch dieses Merkmal für eine prinzipielle Unterscheidung von Art und Varietät nicht benutzt werden kann.

Das Endresultat aller dieser Ausführungen läßt sich in den Satz zusammenfassen, daß es bis jetzt weder auf physiologischem, noch auf morphologischem Wege geglückt ist, in klarer und allgemein gültiger Weise die Kriterien festzustellen, welche bei der Entscheidung, ob gewisse Formenkreise für gute Arten oder für Varietäten einer Art zu halten sind, den Systematiker leiten müssen. Vielmehr werden die Zoologen in der Praxis von einem gewissen systematischen Takt bestimmt, welcher sie aber in schwierigen Fällen im Stiche läßt, so daß dann die Ansichten der einzelnen Forscher auseinandergehen.

Die erörterten Verhältnisse finden ihre natürlichste Erklärung durch die Annahme, daß scharfe Unterschiede zwischen Art und Varietät überhaupt nicht existieren, daß die Arten konstant gewordene Varietäten und die Varietäten in Bildung begriffene Arten sind. Wir wollen das Gesagte durch Erläuterung an einem konkreten Fall klar machen. Individuen einer Art beginnen zu variieren, d. h. sie gewinnen, von einem zum anderen verglichen, eine größere oder geringere Verschiedenartigkeit ihrer Charaktere. Solange die extremen Unterschiede durch Übergänge verbunden werden, sprechen wir von Varietäten einer Art; sind dagegen die vermittelnden Übergänge ausgestorben oder waren von Anfang an keine Übergänge vorhanden, haben sich im Laufe langer Zeiträume die Unterschiede befestigt und so sehr verschärft, daß eine geschlechtliche Vermischung der extremen Formen entweder völlige Unfruchtbarkeit oder wenigstens eine Hinneigung zur Unfruchtbarkeit ergibt, so sprechen wir von verschiedenen Arten.

Für diese Anschauung, daß Varietäten bei längerem Bestande zu Arten werden können, spricht auch die große Uebereinstimmung, welche zwischen beiden in der Häufigkeit des Auftretens besteht. Bei Gattungen, welche auffallend viele Arten enthalten, zeigen meist auch die Arten viele Varietäten; die Arten sind dann meist zu Untergattungen gruppiert, d. h. sie sind einander in ungleichem Maße verwandt, indem sie kleine, um gewisse Arten sich anordnende Gruppen bilden. Ähnliches ist auch bei den Varietäten der Fall. Bei solchen Gattungen ist die Artbildung in lebhaftem Flusse; jede Artbildung setzt aber einen großen Grad von Variabilität voraus.

Es ist nun klar, daß dasselbe, was hier für die Arten durchgeführt Phylogenie. worden ist, auch für die übrigen Kategorien des Systems Geltung haben muß. Wie durch divergente Entwicklung Varietäten zu Arten werden, so müssen die Arten bei Fortdauer der Divergenz sich so sehr voneinander entfernen, daß wir sie als Gattungen unterscheiden. Es wird nur eine Frage der Zeit sein, daß diese Unterschiede höhere Grade erreichen und die Aufstellungen von Ordnungen, Klassen und Stämmen ermöglichen, so wie auch die zarten Verzweigungen des jungen Pflänzchens beim kräftigen Baum zu Hauptästen erstarken, von denen weitere

Umbildung
der Varietäten zu
Arten.

Seitenäste und Zweige ausgehen. Wenn man diesen Gedankengang bis in seine letzten Konsequenzen verfolgt, so kommt man zu der Vorstellung, daß alle Tiere und Pflanzen durch Umbildung von wenigen Uroorganismen entstanden sind. Da jedenfalls viele Tausende von Jahren dazu gehören, daß durch Variabilität einer Art mehrere neue Arten entstehen, so müssen zur Ermöglichung dieser historischen Entwicklung des Tier- und Pflanzenreichs Zeiträume von einer Länge notwendig gewesen sein, wie sie für unser Begriffsvermögen nicht mehr faßbar sind, ebenso wie die Astronomen mit Entfernungen rechnen, von welchen wir uns keine Vorstellungen machen können. Wie man nun für die Lehre von der individuellen Entwicklung eines Tieres die besondere Bezeichnung „Ontogenie“ (Embryologie) gewählt hat, so hat es sich auch als zweckmäßig herausgestellt, für die Lehre von der allerdings nicht beobachteten, sondern nur erschlossenen historischen Entwicklung der Tiere den Namen „Stammesgeschichte“ oder „Phylogenie“ einzuführen.

Urzeugung.

Will man alle lebenden Tiere von gemeinsamen Urformen ableiten, so muß man notgedrungen annehmen, daß dieselben höchst einfach organisiert, daß sie einzellig waren. Denn je einfacher die Organisation, um so weniger ist sie spezialisiert, um so größer ist die Umbildungsfähigkeit. Aus einfach gebauten Organismen lassen sich auch allein die niedersten einzelligen Lebewesen, die *Protozoen*, ableiten. Endlich können wir uns nur für einfach gebaute Organismen eine erste natürliche Entstehung denken. Da es unzweifelhaft eine Zeit gegeben hat, zu welcher auf unserem Erdball Temperaturen herrschten, welche jedes Leben unmöglich machten, so muß einmal das Leben auf ihm neu entstanden sein, entweder durch einen Schöpfungsakt oder auf natürlichem Wege durch Urzeugung. Nehmen wir dem Geiste der Naturwissenschaften entsprechend zur Erklärung natürlicher Dinge nur Naturkräfte zu Hilfe, so werden wir notgedrungen zur Hypothese der Urzeugung geführt: daß sich aus nicht belebten Stoffen durch eine geeignete Vereinigung derselben die komplizierte Substanz, welche Trägerin der Lebensfunktionen ist, entwickelt hat. Auch diese Hypothese setzt voraus, daß die ersten Organismen den denkbar einfachsten Bau besessen haben.

Vom Boden der Tatsachen ausgehend, sind wir durch Verallgemeinerung der Schlüsse zu einer einheitlichen Vorstellung von der Entstehung des Tierreichs gelangt, haben uns aber in gleichem Maße von den Ergebnissen der unmittelbaren Beobachtung entfernt. Die Beobachtung läßt nur erkennen, daß die Arten umbildungsfähig sind; daß diese Umbildungsfähigkeit ein Prinzip ist, welches uns ermöglicht, die allmähliche Entwicklung der Tierwelt zu erklären, dazu bedarf es weiterer Beweise.

Beweise der
Phylogenie.

Die Entwicklung der jetzt lebenden Tierwelt ist ein Prozeß, welcher in längst vergangenen Jahrtausenden gespielt hat, welcher einer direkten Beobachtung nicht mehr zugänglich ist und daher auch niemals in dem Sinne bewiesen werden kann, wie wir die individuelle Entwicklung eines Organismus aufklären können. Man kann für die Annahme einer einheitlichen Abstammung der Tiere nur den Wahrscheinlichkeitsbeweis führen, indem man zeigt, daß die unserer Beobachtung zugängigen Tatsachen nicht nur mit dieser Annahme harmonieren, sondern auch durch sie ihre einheitliche Erklärung finden. Solche Tatsachen liefert uns das System der Tiere, die Paläontologie, die Tiergeographie, die vergleichende Anatomie und die vergleichende Entwicklungsgeschichte.

a) Systematische
Beweise.

1. Es ist eine schon seit längerem anerkannte und in der Neuzeit immer mehr bestätigte Erscheinung, daß, wenn man die Verwandtschafts-

verhältnisse der Tiere, ihre Klassen, Ordnungen, Gattungen und Arten graphisch ausdrücken will, die einfache Koordination und Subordination nicht ausreicht, sondern daß man eine baumförmige Anordnung wählen muß, eine Anordnung, in welcher die Hauptstämme von den einander näher oder entfernter verwandten Hauptabteilungen, den Stämmen, Phylen oder Typen dargestellt werden, während die feineren Verästelungen den jedesmaligen Klassen, Ordnungen usw. entsprechen. Der „Stammbaum“ ist nun in der Tat die Anordnung, zu welcher die Deszendenztheorie, wie wir oben gesehen haben, mit Notwendigkeit führt.

2. Die paläontologische Beweisführung würde sich am ^{b) Paläontologische Beweis.} meisten dem, was man direkte Beweisführung nennen könnte, nähern. Denn die Paläontologie macht uns mit den Überresten bekannt, welche die Vorläufer der jetzigen Tierwelt hinterlassen haben. Indessen muß man berücksichtigen, daß auch hier sich ein hypothetisches Element in den Charakter der Beweisführung einschleicht. Wir können nur beobachten, daß in verschiedenen, aufeinanderfolgenden Erdschichten mancherlei Formzustände einer Tiergruppe enthalten sind; wenn wir diese Formzustände zu einer Entwicklungsreihe anordnen und uns die jüngeren aus den älteren durch Umbildung entstanden denken, so verbinden wir die Einzelbeobachtungen durch eine allerdings sehr wahrscheinliche Hypothese. — Viel mehr wird aber der Wert der paläontologischen Urkunde durch ihre außerordentliche Unvollständigkeit herabgesetzt. In Versteinerungen erhalten sich im allgemeinen nur die Hartgebilde der Tiere; die Weichteile dagegen, welche bei vielen Stämmen allein den Körper ausmachen oder doch den wichtigsten Teil ihrer Organisation bilden, gehen zugrunde. Nur selten findet man Versteinerungen, bei denen auch die Weichteile (Muskeln der Fische und Cephalopoden, Gallertkörper der Medusen) in Stein nachgebildet sind. Auch die Hartgebilde erhalten sich nur unter ganz besonders günstigen Bedingungen in gutem Zusammenhang. Wenn man nun weiter berücksichtigt, daß diese Schätze im Schoß der Erde vergraben sind und meist nur zufällig bei Steinbrucharbeiten, Wegebauten etc. gewonnen, äußerst selten dagegen planmäßig und mit wissenschaftlicher Überlegung zutage gefördert werden, so erhellt daraus zur Genüge, wie wenig für die Stammesgeschichte aus dem derzeitigen und selbst dem zukünftigen paläontologischen Material erwartet werden darf.

Immerhin hat die Paläontologie schon manche wichtige Beweise der Deszendenzlehre geliefert. Sie hat gezeigt, daß die niederen Formen zuerst und später erst die höher organisierten auftreten. Unter den Tieren im allgemeinen treten die Wirbeltiere, unter diesen wiederum die Säugetiere, unter den Säugetieren der Mensch am spätesten auf. Für kleinere Gruppen ist es sogar schon geglückt, das Material für Stammbäume zu sammeln; Übergangsformen leiten vom vierzehigen *Eohippus* des Eocän zum einzehigen Pferd der Neuzeit. Für sämtliche Huftiere wurden gemeinsame Ausgangsformen in den *Condylarthren* entdeckt. Ferner hat man zwischen größeren Abteilungen Übergangsformen gefunden, so z. B. zwischen Reptilien und Vögeln die merkwürdigen Zahnvögel und die *Archaeopteryx* (Fig. 2), einen Vogel mit einem befiederten, aber nach Art der Eidechsen langgestreckten Schwanz.

3. Wenn man vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte ^{c) Morphologische Beweis.} zum Beweis der Deszendenztheorie verwerten will, so ergeben beide Disziplinen so viele Berührungspunkte, daß sie am besten in einem gemeinsamen Abschnitt abgehandelt werden.

Cuvier und Karl E. v. Baer hatten gelehrt, daß die einzelnen Typen des Tierreichs Einheiten seien, von welchen eine jede einen besonderen, ihr eigentümlichen Bau- und Entwicklungsplan repräsentiere, daß keinerlei Ähnlichkeit im Bau und in der Entwicklung eine Brücke von Typus zu Typus schlage. Der erste dieser beiden Sätze ist nach wie vor berechtigt, der zweite dagegen, welcher bei der Beurteilung der Deszendenztheorie allein in Betracht kommt, ist gänzlich unhaltbar geworden. Alle Tiere haben in der Zelle ein gemeinsames Organisationsprinzip und sind dadurch einander nahe gerückt. Fast alle vielzelligen

Fig. 2. *Archaeopteryx lithographica* (nach Steinmann-Döderlein). *cl* Clavicula, *co* Coracoid, *h* Humerus, *r* Radius, *u* Ulna, *c* Carpus, *I—IV* Zehen, *sc* Scapula

Tiere stimmen während der ersten Stadien ihrer Entwicklung, während der Befruchtung, der Eifurchung und der Bildung der 2 ersten Keimblätter, in den prinzipiell wichtigen Punkten überein und unterscheiden sich um diese Zeit voneinander nur durch Differenzen, wie sie innerhalb eines und desselben Typus vorkommen. Auch das Besondere, welches jeden Typus im Bau und in der Entwicklungsweise auszeichnet, tritt in der Tierreihe nicht unvermittelt auf. Namentlich leiten vom Stamm der *Würmer* Übergangsformen zu den übrigen Stämmen: der *Balanoglossus* zu den *Echinodermen*, die *Ringelwürmer* und der *Peripatus* zu den *Arthropoden*, die *Tunicaten* und der *Amphioxus* zu den *Wirbeltieren*. In einem jeden Typus vereinfachen sich der Bau und die Entwicklungsweise der systematisch niedrigen Formen und erfahren dadurch eine Annäherung an die bei anderen Typen herrschenden Verhältnisse. Die Existenz solcher Übergänge ist einer der wichtigsten Beweise für die Deszendenzlehre und spricht gegen die Annahme eines starren, unveränderlichen Typus im Sinne Cuviers.

Für die Berechtigung der Deszendenztheorie fällt weiterhin ganz außerordentlich in die Wagschale, daß Bau und Entwicklungsweise der Tiere von einer Gesetzmäßigkeit beherrscht werden, welche zur Zeit nur historisch, d. h. durch die Annahme einer gemeinsamen Abstammung erklärt werden kann. Jedes Tier durchläuft während seiner Entwicklungsgeschichte im wesentlichen die Stufen, welche dauernd bei den niedriger, oder richtiger ausgedrückt, ursprünglicher organisierten Tieren desselben Stammes erhalten sind, was folgende drei Beispiele erläutern mögen. 1. Auf frühen Entwicklungsstadien besitzt der Embryo des Menschen

(Fig. 3, 518) überraschende Aehnlichkeiten mit den niedersten Wirbeltieren, den Fischen: er hat, wie diese, Kiemenspalten, ein einfaches, aus Vorkammer und Kammer bestehendes Herz, anstatt der Sonderung in Aorta und Pulmonalis (Körper- und Lungenarterien) einen einheitlichen Arterienstiel mit davon ausgehenden, die Verbindung mit der Aorta descendens vermittelnden Arterienbögen. Alles das sind Einrichtungen, welche auf Kiemenatmung berechnet und bei den Fischen funktionell verständlich sind, mit der Organisation eines lungenatmenden Säugetieres dagegen in Widerspruch stehen und daher auch tiefgreifende Umgestaltungen erfahren müssen, um brauchbar zu werden; sie sind,

Fig. 4. Kaulquappen von *Rana temporaria*. *s* Saugnapfe, *d* Kiemen-
deckel in Entwicklung begriffen, *r* Riech-
grube, *au* Auge, *g* Gehörbläschen, *III*
drittes, *II* zweites Kiemenbüschel (das
erste ist nicht bezeichnet).

Fig. 3. Menschlicher Embryo von 4,2 mm Länge (nach His). Herzbeutel und seitliche Leibeswand geöffnet, Dottersack und Allantois abgeschnitten, Verlauf der Blutgefäße eingezeichnet. *r* Riechgrübchen, *o* Ober-, *u* Unterkiefer, 1—5 die fünf Arterienbögen, zwischen ihnen die vier Kiemenspalten, *h* Hörbläschen, *us* Ursegmente, *a* aufsteigende Herzarterie, *V* Vorkammer, *K* Kammer des Herzens, *c* Cava superior, vereinigt sich mit Dottervene und Nabelvene, *d* Darm, *do* Dottersack, *s* Schwanzhöcker, *al* Allantois mit Umbilicalarterie und Vene.

Fig. 5. Axolotl-
stadium von *Ambly-
stoma tigrinum* nach
Duméril et Bibron.

wie so viele Einrichtungen im menschlichen Staat, nicht aus den zur Zeit bestehenden Funktionsbedingungen zu verstehen, sondern fordern eine historische Erklärung, wie die übrigen im folgenden mitzuteilenden Beispiele. 2. Die Frösche zeigen auf dem Kaulquappenstadium (Fig. 4) eine Organisation, ähnlich der, welche die niedriger stehenden Amphibien, die Perennibranchiaten, dauernd besitzen (Fig. 5); sie haben einen Ruderschwanz und büschelförmige Kiemen, welche dem ausgebildeten Frosche fehlen. 3. Es gibt gewisse parasitische Krebse, welche auf den Kiemen von Fischen leben und den übrigen Krebsen gar nicht ähnlich sehen. Sie sind unförmliche Klumpen, die man früher für parasitische

Würmer gehalten hat. Ihre systematische Stellung wurde erst mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte aufgeklärt (Fig. 7). Hier zeigt sich, daß sie das bei den Crustaceen weitverbreitete Naupliusstadium (Fig. 7 a) durchlaufen und darauf eine Gestalt (Fig. 7 b) annehmen, welche an gewisse kleine, im Süßwasser weitverbreitete Krebse der Gattung

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 6. Weibchen von *Cyclops coronatus* mit Eiersäckchen (A) nebst Nauplius in seitlicher (B) und ventraler (C) Ansicht. I—V die 5 Thoracal- und weiterhin die 5 Abdominalsegmente, F Furca, 1 erste, 2 zweite Antenne, 3 Mandibel, 4 Maxille, 5 Pedes maxillares, 6—9 die ersten 4 Spaltfüße, während der rudimentäre fünfte Spaltfuß verdeckt ist. au Auge, o Oberlippe, d Darm, m Muskeln.

Fig. 7. *Achtheres Percorum*. e Weibchen $^{20}/_1$, a Nauplius-, b Cyclopsstadium, $^{40}/_1$ (nach Claus).

Fig. 8. *Philichthys Xiphiae*. a Weibchen (nach Claus), $^{4}/_1$, b Männchen (nach Bergsoe), $^{12}/_1$.

Cyclops (Fig. 6) erinnert. Häufig macht das Männchen auf dem „Cyclopsstadium“ Halt, und das Weibchen entwickelt sich allein zu dem unförmlichen Klumpen weiter, so daß ein ganz auffallender Dimorphismus der Geschlechter besteht (Fig. 8). Alle diese Beispiele, die man leicht zu Hunderten vermehren könnte, lassen sich in derselben Weise erklären. Die entwickelteren Formen durchlaufen die Organisationsstufen der minder entwickelten, weil sie von Vorfahren stammen, welche den letzteren ähnlich gewesen sind. Der Mensch durchläuft in seiner Entwicklungsgeschichte das Fischstadium, der Frosch das Perennibranchiatenstadium, der parasitische Krebs zuerst das Nauplius- und dann das Cyclopsstadium, weil ihre Vorfahren einmal Fisch-ähnlich, Perennibranchiaten-ähnlich, Cyclops-ähnlich gewesen sind. Es äußert sich hier eine allgemeine Erscheinung, welche Haeckel unter dem Namen „biogenetisches Grundgesetz“ in einen generalisierenden Satz gefaßt hat: „Die Entwicklungsgeschichte eines Tieres (die Ontogenie) ist die kurze Rekapitulation seiner Stammesgeschichte (Phylogenie), d. h. die wichtigsten Organisationsstufen, welche seine Vorfahren durchlaufen haben, treten, wenn auch etwas modifiziert, in der Entwicklung des einzelnen Tieres auf.“

Biogenetisches Grundgesetz.

Der durch das biogenetische Grundgesetz zum Ausdruck gebrachte historische Charakter der tierischen Organisation läßt sich ebenso schön für einzelne Organe wie für ganze Tiere durchführen. Das Zentralnervensystem der niederen Tiere (der *Echinodermen*, *Cölenteraten*, vieler *Würmer*) bildet einen Teil der Haut; es gehört bei seinem ersten Auftreten der Körperoberfläche an, weil es die Beziehungen des Organismus zur Außenwelt zu vermitteln hat. Bei höher organisierten Tieren dagegen, z. B. den Wirbeltieren, liegen Hirn und Rückenmark tief in das Innere des Körpers eingebettet; beim Embryo aber werden sie hier ebenfalls als ein Teil der Haut (als Medullarplatte) angelegt und erst allmählich werden sie durch Einfaltung und Abschnürung von der Haut aus in das Innere verlagert. Man kann diese Verlagerung auf Querschnitten durch die Rückengegend verschieden alter Embryonen für jedes Wirbeltier beweisen (Fig. 9).

Ein weiteres Beispiel sei das Skelett der Wirbeltiere. Bei den niedersten Wirbeltieren, dem *Amphioxus* und den *Cyclostomen*, fehlt die Wirbelsäule, und an ihrer Stelle findet sich ein zylindrischer Gewebstrang, die Chorda dorsalis. Bei den *Fischen* und *Amphibien* existiert die Chorda dorsalis meist ebenfalls noch; sie ist aber teilweise verdrängt und eingeeengt durch die Wirbelsäule, welche bei den niederen Formen aus Knorpel, bei den höheren aus Knochen oder einem Gemisch von Knochen und Knorpel besteht. Ausgebildete *Vögel* und *Säugetiere* endlich haben eine vollkommen verknöcherte Wirbelsäule; ihre Embryonen haben dagegen auf frühen Stadien nur die Chorda dorsalis (Amphioxusstadium); später wird die Chorda von der Wirbelsäule eingeeengt (Fisch-Amphibienstadium) und schließlich ganz ersetzt; dabei ist die Wirbelsäule anfangs knorpelig, um erst später zu verknöchern. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte ergeben somit dieselben Entwicklungsstufen des Achsen skeletts: 1. Chorda, 2. Chorda + Wirbelsäule, 3. Wirbelsäule, letztere zuerst aus Knorpel, dann aus Knochen gebildet.

Wir haben hier von einem Parallelismus zwischen den Erscheinungen der vergleichenden Anatomie und der Entwicklungsgeschichte gesprochen. Tatsächlich sollte man aber eine dreifache Parallele erwarten. Denn den Lehren der Deszendenztheorie zufolge ist die systematische An-

ordnung der lebenden Tiere und der Entwicklungsgang jedes Einzeltieres durch einen dritten Faktor, die historische Entwicklung der Tierwelt oder die Phylogenese, bedingt. Die Marksteine der Phylogenese, die Versteinerungen, müssen nun, so sollte man erwarten, in den aufeinanderfolgenden geologischen Schichten die gleiche aufsteigende Reihe ergeben, wie die vergleichend-anatomisch und entwicklungsgeschichtlich gefundenen Formzustände. In der Tat kennt man auch Beispiele einer derartigen dreifachen Parallele. Die vergleichende Anatomie lehrt, daß die niederste Entwicklungsform der Schwanzflosse der Fische die diphycerke ist (Fig. 10 A), daß sich aus ihr die heterocerke (B), aus dieser die homocerke Flossenform (C und D) ableiten läßt. Entwicklungs-

geschichtlich sind weiterhin die höchstentwickelten homocerken Fische zuerst diphycerk, später heterocerk und werden zuletzt erst homocerk. Paläontologisch endlich sind die ältesten Fische diphycerk oder heterocerk, und erst später treten homocerke Formen auf.

Fig. 9. Querschnitte durch die Rückengegend von 3 verschiedenen alten Tritonembryonen (nach O. Hertwig).

I Die Medullarplatte (Anlage des Rückenmarks) *mp* grenzt sich gegen die Haut *cp* durch die Medullarfalten *mf* ab.

II Die Medullarplatte hat sich zu einer Rinne durch Zusammenneigen der Medullarfalten eingebogen.

III Die Medullarplatte hat sich zum Rückenmarksröhr geschlossen.

Bezeichnungen: *mf* Medullarfalten, *mp* Medullarplatte, *n* das aus letzterer hervorgegangene Nervenrohr, *cp* Haut (Epidermis), *ch* Chorda, *mk* mittleres Keimblatt (*mk*¹ parietales, *mk*² viscerales Blatt desselben), *lh* Leibeshöhle, *lp* Körperwand, *usk* Ursegmenthöhlen, *uw* Urwirbel, *ik* inneres Keimblatt, *dz* Dotterzellen desselben, *dh* Darmhöhle.

Was wir hier kennen gelernt haben, ist nur ein geringer Bruchteil des gewaltigen Beweismaterials, welches die Morphologie zugunsten der Deszendenztheorie liefert; es sollte nur zur Erläuterung dienen, in welcher Weise die morphologischen Beobachtungen verwertet werden können. Für den reflektierenden Naturforscher sind die Tatsachen der Morphologie ein einziger großer Induktionsbeweis zugunsten der Abstammungslehre.

4. Was nun schließlich die Tiergeographie anlangt, so leuchtet ohne weiteres ein, daß die jetzige Verteilungsweise der Tiere ein Produkt vergangener Jahrtausende ist. Man wird daher aus ihr mancherlei von früheren Zuständen noch entziffern können, wenn auch mit der allergrößten Vorsicht und nach Überwindung der allergrößten Schwierigkeiten.

Nehmen wir an, alle Tierarten seien von Anfang an, so wie sie jetzt sind, geschaffen worden, so würden dieselben von dem zweckmäßig denkenden Schöpfer in die ihrer Organisation am meisten zusagenden Territorien gesetzt worden sein. Ihre Verteilung über die Erdoberfläche würde daher ausschließlich von Gunst und Ungunst der in den einzelnen Regionen herrschenden Lebensbedingungen, wie Klima, Nährverhältnisse usw., bestimmt sein. Nehmen wir dagegen an, daß die Tierarten durch Umbildung auseinander hervorgegangen sind, so müßte für ihre Verbreitungsweise außer den derzeitigen Existenzbedingungen noch ein zweites Moment, welches wir das geologische oder erdgeschichtliche nennen wollen, maßgebend gewesen sein. Wir wissen, daß die Reliefverhältnisse der Erde sich im Laufe der gewaltigen Zeiträume der geologischen Perioden vielfach geändert haben, daß Länderstrecken, welche früher zusammenhingen, durch das eindringende Meer getrennt wurden, daß durch die Erhebungen der Gebirge ebenfalls wichtige, früher nicht vorhandene Scheidewände

Fig. 10. Schwanzflossen verschiedener Fische (verkleinert; aus Zittel), *ch* Chorda, *a b c* Deckstücke der Chorda.

A diphycerke Flosse von *Polypterus bichir* (Wirbelsäule und Chorda teilen die Flosse in symmetrische dorsale und ventrale Abschnitte).

B heterocerke Flosse vom *Stör* (infolge einer Aufwärtskrümmung von Chorda und Wirbelsäule ist die Flosse asymmetrisch geworden, der ventrale Abschnitt viel größer als der dorsale).

C, D homocerke Flossen, C von *Amia calva*, D von *Trutta salar* (infolge noch stärkerer Aufwärtskrümmung der Chorda und Wirbelsäule ist der dorsale Abschnitt fast ganz geschwunden und bildet der ventrale Abschnitt fast allein die äußerlich symmetrisch erscheinende, im inneren Bau vollkommen asymmetrische Flosse).

für die Ausbreitung der Tiere gebildet wurden. Andererseits sind Gebiete, welche ursprünglich voneinander getrennt waren, miteinander in Verbindung getreten; Inseln wurden z. B. untereinander vereinigt, indem infolge von Hebungsvorgängen verbindendes Land aus dem Meere auftauchte. Für den Anhänger der Abstammungslehre ergibt sich aus dem Umstande, daß sich Hand in Hand zwei Umänderungen vollzogen haben, die Umänderung der Erdoberfläche und die Umänderung der auf ihr angesiedelten Tierwelt, mit Notwendigkeit die Konsequenz, daß die Unterschiede im faunistischen Charakter zweier Länder um so größer ausfallen müssen, je länger sie sich unabhängig voneinander ohne wechselseitigen Austausch ihrer Tierbevölkerung entwickelt haben, je länger ihre Bewohner durch eine unüberschreitbare Grenze voneinander geschieden waren. Für die einzelnen Tiergruppen wird der Charakter der Grenzen ein verschiedener sein; Landtiere, welche nicht fliegen können, werden durch Meeresarme, Meeresbewohner umgekehrt durch Länderstrecken in ihrer Verbreitung behindert; für *Landmollusken* genügen schon hohe Gebirgskämme, welche kahl und dürr oder sogar mit Schnee bedeckt sind.

Seitdem man auf diese Verhältnisse aufmerksam geworden ist, sind viele der Deszendenztheorie günstige geographische Tatsachen ermittelt worden. 1. Unter den einzelnen Kontinenten hat Australien faunistisch den selbständigsten Charakter; als es entdeckt wurde, besaß es gar keine höheren (placentalen) Säugetiere, außer solchen, welche fliegen können (*Chiropteren*) oder das Meer bewohnen (*Cetaceen*), oder leicht durch schwimmendes Holz verschleppt werden (kleine *Nager*), oder durch den Menschen eingeführt sein können (*Dingo*, der australische Hund); dagegen besaß es die merkwürdigen *Kloakentiere* (*Schnabeltiere*) und die *Beuteltiere*, eine Säugetiergruppe, welche in der alten Welt und mit Ausnahme der *Beutetratten* und der Gattung *Caenolestes* auch in Amerika vollkommen ausgestorben ist. Die Erscheinung erklärt sich daraus, daß in der Erdgeschichte Australien mit seinen anschließenden Inseln frühzeitig dauernd aus jedem Zusammenhang mit den übrigen Kontinenten losgelöst wurde. Während in den 4 übrigen Erdteilen die höheren *Säugetiere* sich auf Kosten der *Beuteltiere* entwickelten und ihre niederen Konkurrenten bei dem Zusammenhang der Länder überall ganz oder nahezu ganz verdrängen konnten, hat sich in dem isolierten Australien dieser Fortbildungsprozeß nicht vollzogen und sich ein altertümlicher faunistischer Charakter erhalten. 2. Wie Wallace gezeigt hat, zerfällt der Malaiische Archipel faunistisch in eine östliche und westliche Hälfte. Die Tierwelt der ersteren trägt durchaus einen australischen Charakter, die Tierwelt der letzteren erinnert dagegen an Hinterindien und die orientalische Tierprovinz. Unterschiede im Klima und der Vegetation sind nicht die Ursache der Erscheinung. Denn in beiden Hälften gibt es Inseln mit trockenem und feuchtem Klima, mit spärlicher und üppiger Vegetation. Die Ursache kann nur darin gesucht werden, daß die östlichen Malaiischen Inseln sich im Zusammenhang mit Australien, die westlichen sich im Zusammenhang mit Asien geologisch entwickelt haben. Wallace suchte zwischen beiden Zonen eine scharfe, zwischen den Inseln Bali und Lombok durchschneidende Grenze zu ziehen. Die Untersuchungen der Neuzeit haben zwar die Existenz einer scharfen Trennung, der sog. Wallaceschen Linie, nicht bestätigt, wohl aber gezeigt, daß zwischen beiden Faunengebieten sich eine Inselzone hinzieht, in welcher eine Vermengung beider Tierwelten stattgefunden hat.

Zu derselben gehört vor allem Celebes. 3. Lange Zeit vor Darwin hat schon der berühmte Geologe Leopold von Buch aus der Verbreitung der Pflanzen auf den Kanarischen Inseln den Schluß auf eine Umbildung der Arten zu neuen Arten gezogen; auf Inseln entwickeln sich in abgeschlossenen Tälern besondere Arten, weil hohe Gebirgskämme Pflanzen mehr scheiden als weite Meeresstrecken. Für Käfer und Schnecken hat Moritz Wagner viele Beispiele gesammelt, daß das Verbreitungsgebiet einer Art scharf mit einem breiten Fluß oder einem Gebirgskamm abschneidet, während im Nachbargebiet eine nahe verwandte, sogenannte vikariierende Art auftritt. Auch der eigenartige Charakter der Fauna und Flora isolierter Inselgruppen verdient hier Beachtung. Die Hawaiischen Inseln besitzen unter 116 Vogelarten nicht weniger als 70 endemische, d. h. nur dort vorkommende Arten, die Galapagos-Inseln sogar unter 108 Arten 84 endemische.

Die Darwinsche Theorie, soweit wir sie bisher kennen gelernt haben, gleicht in ihren Grundzügen den Deszendenztheorien, wie sie am Anfang des vorigen Jahrhunderts von Lamarck und anderen Zoologen vertreten wurden; sie unterscheidet sich von ihnen nur durch ihre viel umfassendere empirische Begründung und ferner dadurch, daß sie die durch die Typentheorie widerlegte einreihige Anordnung der Tiere aufgegeben und durch den „Stammbaum“, durch die verzweigte baumartige Anordnungsweise, ersetzt hat. Weitere Unterschiede ergeben sich in der kausalen Begründung der Deszendenztheorie. Die Lehre von den Ursachen, welche die Umbildung der Arten veranlaßt haben, bildet sogar den Kernpunkt der Darwinschen Theorie, durch den sie sich vornehmlich vom Lamarckismus unterscheidet. Um die Umbildungen der Arten ursächlich zu begründen, stellte Darwin seine hochbedeutende Lehre von „der natürlichen Zuchtwahl vermöge des Kampfes um das Dasein“, die „Selektionstheorie“, auf.

Bei der Entwicklung dieser Lehre ging Darwin von dem engbegrenzten und daher leicht übersehbaren Gebiet der Domestikation, der Züchtung unserer Haustierrassen aus. Unsere Haustierrassen, mögen sie Abkömmlinge einer Art sein oder durch Kreuzung von zwei oder mehr Arten entstanden sein, worüber die Forscher nicht immer derselben Ansicht sind, verhalten sich jetzt im wesentlichen wie Vertreter einer einzigen Art. Wie sind nun die zahlreichen Rassen und Unterrassen der Tauben, Pferde, Rinder, Hunde etc. entstanden? Darwin findet die Ursache der hier herrschenden ungeheuren Verschiedenartigkeit in der „künstlichen Zuchtwahl“, welche seit Jahrtausenden vom Menschen, anfänglich vielleicht unbewußt, allmählich aber immer planmäßiger ausgeübt wurde, bis sie die Vollkommenheit erreichte, welche es jetzt geübten Züchtern ermöglicht, innerhalb relativ kurzer Zeit (oft nur weniger Jahre) Varietäten mit bestimmten gewünschten Merkmalen zu erzielen. Das Verfahren, welches der Züchter hierbei anwende, sei folgendes: er wählt aus seinem Tierbestand geeignete Formen, d. h. Tiere, welche, wenn auch in geringfügiger Weise, dem angestrebten Ideal näher kommen als die übrigen, zur Nachzucht heraus und bringt sie untereinander zur Paarung. Durch häufige planmäßige Wiederholung dieser Auslese, indem er viele Generationen hindurch immer wieder Individuen von ungeeigneter Variationstendenz von der Nachzucht ausschließt, erreicht er eine langsame, aber stetige Annäherung an sein Ziel.

Bei der „künstlichen Züchtung“ kommen 3 Momente in Betracht: 1. die Variabilität; die Nachkommenschaft eines Elternpaares hat

die Fähigkeit, neue Charaktere zu entwickeln und sich dadurch vom Aussehen der Eltern zu entfernen; 2. die Erblichkeit neu auftretender Charaktere; es besteht die Tendenz, daß die Tochtergeneration die neu entstandenen Charaktere auf die Enkelgeneration überträgt; 3. die künstliche Zuchtwahl (Selektion); der Mensch sucht sich zur Züchtung geeignete Individuen aus und verhindert auf diese Weise, daß ein durch Variation entstandener neuer Charakter durch Kreuzung mit Tieren von entgegengesetzter Variationstendenz wieder verschwindet.

Vergleichen wir mit den Befunden der Domestikation die Verhältnisse der im Naturzustand lebenden Tiere, so finden sich als wirksame, allen Organismen innewohnende Kräfte Variabilität und Erblichkeit ebenfalls wieder, wenn auch erstere nicht überall in gleicher Intensität. Viele Arten gibt es, die gar nicht oder unbedeutend variieren und sich daher durch Jahrtausende unverändert erhalten haben. Diesen konservativen Arten stehen aber in jeder Gruppe progressive Arten gegenüber, lebensvolle Arten, welche in einem regen Umbildungsprozeß begriffen und daher allein für das Auftreten neuer Arten von Bedeutung sind. — Da auch die Vererbungsfähigkeit allen Organismen zukommt, so fehlt uns nur ein der künstlichen Zuchtwahl entsprechender Faktor, und diesen erblickt Darwin in der „natürlichen Zuchtwahl“ (natural selection).

Die natürliche Zuchtwahl findet ihre Angriffspunkte in der enormen Zahl von Keimen, welche ein jedes Tier produziert. Es gibt Tiere, z. B. die meisten Fische, welche viele Tausende von junger Brut im Laufe ihres Lebens erzeugen, von Parasiten gar nicht zu reden, bei welchen die Eier nach vielen Millionen zählen. Für die Entwicklung dieser Menge von Keimen hat die Erde keinen Platz. Um das Gleichgewicht im Haushalt der Natur aufrecht zu erhalten, müssen große Mengen von unbefruchteten und befruchteten Eiern, ferner von jungen und erwachsenen, aber noch nicht zum physiologischen Lebensende gediehenen Tieren zugrunde gehen. Viele Existenzen werden unzweifelhaft durch rein zufällige Einflüsse vernichtet werden. Im großen und ganzen werden jedoch am meisten den drohenden Gefahren diejenigen Individuen entgehen, welche am besten geschützt sind. Geringe Vorteile im Bau werden bei diesem Ringen um die Existenz von Wichtigkeit werden und den Trägern derselben vor ihren Artgenossen einen Vorzug gewähren, ebenso wie bei der Domestikation jedes dem Menschen gefallende oder nützlich dünkende Merkmal eines Haustieres diesem zum Vorteil gereicht. Unter den vielerlei zufällig auftretenden Varietäten werden die passenden erhalten werden und im Laufe vieler Generationen durch Summation sich steigern, während die ungeeigneten Varietäten der Vernichtung anheimfallen. So werden sich neue Formen bilden, welche der „natürlichen Auslese im Kampf ums Dasein“ ihre Existenz verdanken.

Der Ausdruck „Kampf ums Dasein“ ist ein bildlicher. Denn nur in seltenen Fällen wird ein aktiver, bewußter Kampf über die Existenzaussichten eines Tieres entscheiden, wie z. B. bei den Raubtieren, wo diejenigen, welche ihren Mitbewerbern vermöge ihrer Körperstärke die Beute streitig machen können, bei beschränkter Nahrung am besten gedeihen werden. Viel häufiger ist das unbewußte Kämpfen; jeder Mensch, welcher sich selbst eine günstigere Stellung durch besondere Intelligenz und Tatkraft erringt, beschränkt zahlreichen seiner Mitmenschen in gleichem Maße die Lebensbedingungen, mag er sich noch so sehr der Humanität

befleißigen. Die Beutetiere, welche durch besondere List oder Schnelligkeit ihren Verfolgern entgehen, sind die Ursache, daß die Fressgier der Feinde sich auf ihre minder begünstigten Artgenossen konzentriert. Häufig kann nicht einmal von einem Wettbewerb die Rede sein, so z. B. wenn bei einer schweren Epidemie gewisse Menschen der Krankheit nicht zum Opfer fallen, weil ihre Organisation der Infektion widersteht oder die Krankheit besser verträgt. Hier würde sich der Ausdruck „Überleben des Passendsten“, den Spencer für den Ausdruck „Kampf ums Dasein“ vorgeschlagen hat, viel besser eignen.

Obwohl schon die vorgetragenen allgemeinen Betrachtungen genügen, um zu beweisen, daß der Kampf ums Dasein in der organischen Welt eine ganz ungeheure Rolle spielt, so wollen wir doch bei der Wichtigkeit des Gegenstandes seine Existenz noch an einigen konkreten Beispielen erläutern. Die im achtzehnten Jahrhundert aus Asien eingedrungene Wanderratte (*Mus decumanus*) hat im Laufe der seitdem verflossenen Zeiten die in Europa einheimische Hausratte (*Mus rattus*) fast vollkommen vernichtet und fährt fort, ihr in anderen Weltteilen ebenfalls die Existenz unmöglich zu machen. Einige europäische Distelarten haben sich in den La-Plata-Staaten so enorm vermehrt, daß sie stellenweise die einheimischen Pflanzen vollkommen verdrängt haben. Eine andere europäische Pflanze (*Hypochoeris radicata*) ist in Neu-Seeland zu einem alles überwuchernden Unkraut geworden. Gewisse Menschenrassen, wie *Dravidas* und *Indianer*, sterben in demselben Maße aus, als andere Menschenrassen, wie *Kaukasier*, *Mongolen* und *Neger*, sich ausbreiten. Je mehr man in der erläuterten Weise in das unendlich komplizierte Gewebe der Beziehungen der Tiere zueinander, der Tiere zu den Pflanzen und den klimatischen Verhältnissen einzudringen versucht, wie es Darwin getan hat, um so mehr wird man die Wirkungsweise des Kampfes ums Dasein würdigen lernen. Dann wird man auch auf viele äußerst interessante Erscheinungen aufmerksam werden, welche durch die Lehre vom Kampf ums Dasein ihre Erklärung finden, während sie sonst unverständlich sein würden. — Inseln, welche mitten im Ozean gelegen sind, besitzen unverhältnismäßig viele ungeflügelte Insektenarten, weil geflügelte Formen vom Sturm leicht ins Meer verweht werden. Auf den vom Sturm besonders heimgesuchten Kerguelen z. B. sind sämtliche *Insekten* flügellos, darunter eine *Schmetterlingsart*, mehrere *Fliegen*, zahlreiche *Käfer*. Am interessantesten aber sind die Fälle von sympathischer Färbung und von Mimicry und die Entwicklung der Geschlechtscharaktere infolge der sexuellen Zuchtwahl.

1. Sympathische Färbung nennt man die Erscheinung, daß sehr häufig in Gegenden, welche dauernd oder vorübergehend eine einheitliche Färbung haben, das Kleid der Tiere durch die gleiche oder mindestens eine sehr ähnliche Färbung ausgezeichnet ist. Bewohner der Schneeregion sind weiß gefärbt; Wüstentiere haben die fahlgelbe Farbe der Wüste; Tiere, welche im oberflächlichen klaren Seewasser leben, sind kristallartig durchsichtig. Angehörige der verschiedensten Tierstämme zeigen dieselbe Erscheinung. Die Vorteile, die damit verbunden sind, bedürfen kaum der Erläuterung; jedes Tier, mag es Ursache haben, sich vor seinen Verfolgern zu verbergen, oder darauf angewiesen sein, sich seiner Beute unbemerkt zu nähern, wird hierzu um so befähigter sein, je mehr es seiner Umgebung gleicht. Jeden nach dieser Richtung sich ergebenden Vorteil wird die natürliche Auslese festhalten und im Laufe vieler Generationen steigern.

Sympathische
Färbung.

Mimicry.

2. Auf dasselbe Prinzip ist die „Mimicry“ zurückzuführen, nur daß die Nachahmung sich hier nicht auf die Farbe beschränkt, sondern auch Gestalt und Zeichnung beeinflusst. Außerordentlich häufig werden Pflanzenteile nachgeahmt, seien es Blätter, seien es Stengel. Gewisse Tagsschmetterlinge mit prächtig gefärbten Flügeloberseiten (Fig. 11) entziehen sich während des Fluges durch ihre Schnelligkeit ihren Verfolgern; wenn sie sich zur Ruhe niederlassen, werden sie durch ihre große Ähnlichkeit mit den Blättern der Pflanze, welche sie vornehmlich umschwärmen, geschützt. Indem die Flügel aufwärts geklappt werden, kommt die dunkle Färbung der Unterseiten zur Geltung und verdeckt die Farbenpracht der Oberseiten. Die Teile

Fig. 11. Blattschmetterlinge. A *Callima paralecta*, fliegend, a sitzend (nach Wallace). B *Siderone strigosa*, fliegend, b sitzend (nach C. Sterne).

werden so aneinander gefügt, daß das Ganze Blattform ergibt und gewisse Zeichnungen zur Nachahmung der Blattnervatur zusammenstimmen. Unter den zahlreichen Arten der Blattschmetterlinge gibt es verschiedene Grade der Vervollkommenheit; bei manchen sind sogar die Schäden des Insektenfraßes nachgeahmt; bei anderen ist Form und Zeichnung der Flügel noch unvollkommen blattähnlich, die Zeichnung gleichsamer stimmen. Auch unter den Heuschrecken gibt es Blattschmähmer, so die „wandelnden Blätter“; *Phyllium siccifolium*, *Ph. scythæ*, während andere, ganz nahe verwandte Formen wiederum mehr oder minder vollkommen das Äußere dürre, ab und zu auch dorniger Äste angenommen haben (Fig. 12a und b).

Sehr häufig werden Insekten von anderen Insekten kopiert. Gewisse Schmetterlinge, in Amerika die *Heliconier*, in der Alten Welt die *Danaiden*, fliegen in großen Schwärmen schwerfällig und trotzdem von Vögeln unbehelligt, weil sie einen übel schmeckenden Fettkörper enthalten. Zwischen sie mengen sich andere Schmetterlingsarten, *Pieriden*, welche nicht schlecht schmecken und doch nicht gefressen werden, weil sie im Flug, im Schnitt und in der Zeichnung der Flügel die *Heliconier* so trefflich nachahmen, daß selbst ein Systematiker leicht über ihre systematische Stellung getäuscht werden kann (Fig. 13). Bei manchen Arten äußert sich die Mimicry nur bei den Weibchen, weil diese an Zahl geringer und vermöge ihres schweren Baues der Verfolgung mehr ausgesetzt sind als die Männchen.

So entsteht ein geschlechtlicher Dimorphismus. Hat eine Art ein großes Verbreitungsgebiet, so können in den einzelnen Regionen desselben verschiedene schlecht schmeckende Arten nachgeahmt werden. Die Weibchen von *Papilio Merope* ahmen je nach der Gegend die *Danaiden* *D. chrysippus*, *Amauris echeria* und *A. niarias* nach, während die Männchen stets das gleiche Aussehen besitzen. Ebenso werden die wegen ihres Stachels gefürchteten Bienen und Wespen von anderen Insekten nachgeahmt. In Borneo lebt eine große schwarze Wespe, deren Flügel einen breiten weißen Fleck in der Nähe der Spitze haben (*Mygymia aviculus*); ihr Nachäffer ist ein heteromerer Käfer (*Coloborhombus fasciatipennis*), der ganz der Gewohnheit der

Fig. 12. Heuschrecken-Mimikry.

a) *Acanthoderus wallacei* ♂.b) *Phyllium scythe* ♀.

Käfer entgegen seine Hinterflügel ausgebreitet hält und ihren weißen Fleck an der Spitze zeigt, während die Deckflügel zu kleinen ovalen Schuppen geworden sind (Fig. 14).

3. Unter geschlechtlicher Zuchtwahl verstehen wir einen besonderen Unterfall der natürlichen Zuchtwahl, welcher vorwiegend bei Vögeln und Huftieren beobachtet wird. Zur Befriedigung seiner Lust sucht hier das Männchen seine Konkurrenten aus dem Felde zu schlagen, entweder im Kampf oder indem es die Weibchen durch besondere Vorzüge an sich fesselt. Mit kräftigen Flügeln und den Sporen des Laufknochens suchen die Hähne sich den Besitz ihrer Herde zu sichern, die Hirsche mittelst ihres Geweihes, die Stiere durch ihre Hörner. Durch prächtige Färbung gewinnen die Paradiesvögel, durch Gesang die meisten Singvögel, durch eigentümliche Liebestänze manche Hühnerarten die Ge-

Geschlechtliche Zuchtwahl.

neigtheit des Weibchens. Da alle diese Merkmale vorwiegend dem Männchen zukommen und nur ausnahmsweise und dann minder ausgeprägt auch auf das Weibchen übertragen werden, liegt es nahe, anzunehmen, daß sie beim Männchen durch den Kampf um das Weibchen großgezogen wurden. Bei den Vögeln wird allerdings noch ein zweites Moment mitgewirkt haben, um den enormen Unterschied in der Befiederung, wie er z. B. bei den Paradiesvögeln besteht (Fig. 15), auszuprägen. Für das nistende Weibchen werden unscheinbare Farbe und schlicht anliegendes Federkleid notwendig sein, damit es ungestört von Feinden dem Brutgeschäft obliegen kann.

Im Laufe der letzten Jahrzehnte ist viel darüber gestritten worden, inwieweit die natürliche Auslese für sich allein schon ein artenbildendes

Fig. 13. *Methone psidii*, eine übel-schmeckende *Heliconide*, kopiert von der *Pieride Leptalis orise* (nach Wallace).

Fig. 14. *Mygimnia aviculus*, eine Wespe, nachgeahmt von einem Käfer *Coloborhombus fasciatipennis* (nach Wallace). $\frac{3}{4}$ Gr.

Fig. 14.

Prinzip ist. Eine Reihe von Einwänden wendet sich gegen den Grundgedanken der Selektionslehre; sie bestreiten die Möglichkeit, daß zufällig auftretende Variationen vom Kampf ums Dasein hätten ausgenutzt und zu dauernden Merkmalen fixiert werden können. Bei vielen Merkmalen, speziell solchen, welche in der Systematik verwertet werden, sei gar nicht einzusehen, wie sie den Trägern des Merkmals irgendwelchen Nutzen hätten bringen können. Man müßte für sie die Annahme machen, daß sie sich in Korrelation, d. h. in notwendigem, organischem Zusammenhang mit anderen funktionell wichtigeren Charakteren entwickelt hätten. Was aber die nützlichen Merkmale anlange, so müßten dieselben schon ein ansehnliches Maß erreicht haben, um dem Kampf ums Dasein Angriffspunkte zu bieten und „Selektionswert“ zu

erhalten. Zufällig auftretende Variationen, mit denen der Darwinismus operiere, seien zu geringfügig, um dem Organismus zu nützen und so Gegenstand der natürlichen Auslese zu werden. Auch würde in den meisten Fällen die Abänderung eines Organs für sich allein nicht genügen, um Nutzen zu stiften; vielmehr müßte gleichzeitig eine ganze Reihe von Hilfsapparaten modifiziert werden. Es müßte dabei ein harmonisches Ineinandergreifen, eine Koadaptation (H. Spencer) der Teile erzielt werden, was eine stetige und gleichgerichtete Entwicklung während langer Zeiträume voraussetze, während deren der Kampf ums Dasein keinen rich-
tenden Einfluß ausüben könne. Damit z. B. die Flügel der Vögel zum Flug verwandt werden konnten, mußten sie nicht nur selbst eine bedeutende Größe erreicht haben; es mußten auch die bewegenden Muskeln, die stützenden Skelettstücke, die hinzutretenden Nerven eine bestimmte Ausbildung und Anordnung besitzen. Schwierigkeiten entstehen der Selektionstheorie auch daraus, daß die meisten Tiere bilateral- oder radialsymmetrisch, viele Tiere außerdem gegliedert (segmentiert) sind. In allen diesen Fällen treten dieselben Organe in Zwei- oder Mehr-

Fig. 15 a.

Fig. 15 b.

Fig. 15 a und b. *Paradisca apoda*, Männchen und Weibchen, nach Levaillant.

zahl auf. Symmetrische und meist auch segmental sich wiederholende Organe stimmen untereinander im Bau überein. Man müßte daher annehmen, daß die zufälligen Abänderungen an zwei oder mehr verschiedenen Stellen des Körpers gleichzeitig in vollkommen gleicher Weise zustande gekommen seien.

Ein weiterer Einwand besagt, daß die Wirkungsweise der natürlichen Auslese unter gewöhnlichen Verhältnissen durch die entgegengesetzte Wirkung der unbehinderten Kreuzung der variierenden Formen ausgeglichen werde. Wenn Taubenrassen nicht isoliert gezüchtet werden, kreuzen sie sich untereinander und verlieren so das Charakteristische der Rasse. Endlich ist hervorgehoben worden, daß zur Entstehung neuer Arten eine einfache Umbildung der Formen nicht ausreicht; es muß noch weiter hinzukommen: 1. eine Umbildung nach verschiedenen Richtungen hin, eine divergente Entwicklung des Individuenbestandes einer Art, 2. die Vernichtung der Zwischenformen, welche zwischen den divergenten Formen vermitteln.

Der Einwand, daß der Kampf ums Dasein die zur Artbildung nötige divergente Entwicklung der Individuen nicht veranlassen könne, fällt am wenigsten ins Gewicht. Ohne weiteres muß zugegeben werden, daß von vielen bei einer Art gleichzeitig auftretenden Variationen zwei oder mehr zugleich von Vorteil sein können, daß sich dann ein Teil der Individuen des einen, ein anderer Teil des anderen Vorteils bemächtigen wird, daß beide Teile sich infolgedessen nach verschiedenen Richtungen hin entwickeln werden. Dabei werden die Mittelformen, welche weder nach der einen, noch nach der anderen Richtung hin ausgeprägt sind, in eine ungünstige Stellung geraten; sie müssen mit beiden Gruppen einseitig differenzierter Artgenossen den Kampf ums Dasein aufnehmen und, als minder vollkommen ausgerüstet, in demselben unterliegen.

Wichtiger sind die an erster Stelle genannten Einwände; sie haben zur Auffassung geführt, daß das Selektionsprinzip zum mindesten unzureichend ist, um für sich allein schon die Entstehung neuer beständiger und der Umbildung zweckmäßig angepaßter Formen zu erklären; und so wurden neue Theorien aufgestellt, ältere Theorien wieder in den Vordergrund geschoben, teils um die Selektionstheorie ganz zu beseitigen, teils um Lücken in der Kette ihrer Beweisführung auszufüllen. Der enge Rahmen dieses Lehrbuches gestattet nur, auf die wichtigsten einzugehen, und zwingt mich, auf die Erörterung zu verzichten, ob diese Theorien die Darwinsche Lehre ergänzen oder auch nur mit ihr vereinbar sind, oder ob sie dieselbe ausschließen.

Germinal-
selektion.

Weismanns „Germinalselektion“ ist nach den Ansichten ihres Begründers nur eine Ergänzung der Lehre von der natürlichen Zuchtwahl, der „Personalselektion“; sie setzt eine genaue Kenntnis der modernen Erfahrungen auf dem Gebiete der Vererbungs- und Befruchtungslehre (vergl. Kapitel Befruchtung) voraus und kann daher hier nur skizziert werden. Weismann hält es für sicher, daß alle Variationen, welche durch den Kampf ums Dasein ausgelesen und im Laufe von Generationen fixiert werden, ihrer Anlage nach schon im Keim und, da dieser bei der Befruchtung aus der Vereinigung einer männlichen und einer weiblichen Geschlechtszelle entsteht, in letzter Instanz in diesen enthalten sein müssen. Jede Keimesanlage besteht aus zahllosen Einzelanlagen für die Eigenschaften des Organismus, den „Determinanten“. Je nachdem gewisse Determinanten sich auf Kosten anderer stärker entwickeln oder abgeschwächt oder verändert werden, entstehen aus dem Keim Organismen mit besonderen Eigen-

schaften oder Variationen. Sind einmal besonders geartete Determinanten in größerer Zahl in eine bestimmte Variationsrichtung geraten, so hält dieselbe an, so daß die „Personalselektion“ Zeit hat, Einfluß zu gewinnen.

Eine intensive Umgestaltung der Darwinischen Lehre beabsichtigt die Mutationstheorie von de Vries. Derselbe erhielt bei der Massenkultur der Nachtkerze, *Oenothera lamarckiana*, außer Pflanzen vom *Lamarckiana*-Typus eine nicht unbeträchtliche Minderheit von Formen, welche sich in ganz charakteristischer und bedeutsamer Weise von der Mutterpflanze unterschieden und sich zu verschiedenen scharf umgrenzten Formenkreisen gruppieren ließen, der *Oe. gigas*, *Oe. nanella*, *Oe. scintillans* etc., wie de Vries sie nannte. Diese Formenkreise verhielten sich ganz wie sogenannte „kleine Arten“ insofern von Anfang alle Zwischenformen fehlten und insofern sie, in Reinkultur gezüchtet, immer nur Individuen gleicher Beschaffenheit erzeugten. Derartige, plötzlich auftretende, scharf umschriebene und von Anfang an vollkommen erbliche Variationen nennt de Vries Mutationen. Man kennt sie schon seit längerer Zeit unter dem Namen der „sprungweisen Variationen“; es sind die „single variations“ Darwins. Während man sie aber bisher als einen besonderen Fall der allgemeinen Variabilität behandelte, hält de Vries sie für etwas prinzipiell Verschiedenes: die geringfügigen Variationen, mit denen der Darwinismus bisher mit Vorliebe operierte, sollen um einen mittleren häufigsten Zustand, wie ein Pendel um eine Gleichgewichtslage, oszillieren und keine dauernden Veränderungen hervorruufen; auch bei der Domestikation sei es nicht möglich, durch fortgesetzte Auslese die geringfügigen Unterschiede derartiger „fluktuierender Varietäten“ zu steigern und zu konstanter Erblichkeit zu befestigen; dagegen würden durch die Mutationen stabile Zustände geschaffen, welche zu dauernden werden, wenn gewisse Mutationen den Lebensbedingungen besser angepaßt sein sollten, als ihre Stammform. Insofern auch hier der Kampf ums Dasein eine entscheidende Rolle spielen würde, steht die Mutationstheorie auf dem Boden der Selektionstheorie; sie unterscheidet sich vom Darwinismus, insofern sie eine „explosionsartige“ Form der Artbildung annimmt, bei welcher plötzlich mehrere Arten, und zwar sofort als relativ konstante Gebilde, entstehen würden. Jeder Mutationsperiode würde eine Prämutationsperiode vorausgehen, in welcher latent eine Umgestaltung der Species allmählich angebahnt werde. Für die richtige Würdigung der Mutationstheorie wird es in Zukunft nötig sein, zwei Fragen zu entscheiden: 1. ob in der Tat zwischen Mutation und Variation der von de Vries geforderte scharfe Unterschied existiert; 2. ob die Mutationstheorie imstande ist, die vielfachen Anpassungen der Organismen an ihre Umgebung zu erklären.

Mutations-
theorie.

Durch die Mutationstheorie hat es sich aufs neue herausgestellt, wie nötig es ist, die Erscheinungen der Variabilität und Erblichkeit einer exakteren Prüfung zu unterwerfen, als es lange Zeit über der Fall war. So hat sich besonders auf dem Gebiete der Botanik eine experimentelle Richtung ausgebildet, welche viel zur Klärung der Probleme beigetragen hat und für die Zukunft reichen Erfolg verspricht. Ich nenne an erster Stelle die variations-statistische Forschung, deren Methodik von den Mathematikern Galton und Pearson im Anschluß an den Statistiker Quetelet schon vor längerer Zeit ausgebildet wurde, in der Neuzeit aber durch den Botaniker Johannsen eine wichtige Vervollkommnung erfahren hat. Sie sucht mit Hilfe der Statistik die Frage zu entscheiden, ob die durch fluktuierende Variabilität entstehenden Charaktere durch

Selektion erblich gemacht werden können. Wenn man innerhalb einer „Population“, d. h. einer großen Anzahl von Menschen, Tieren oder Pflanzen, die unter gleichen Bedingungen leben, im übrigen aber von verschiedenen Eltern abstammen, die Ausbildungsweise einer bestimmten Eigenschaft studiert, so ergibt sich — besonders klar, wenn man quantitativ genau bestimmbare Eigenschaften wie Länge, Breite, Schwere, Zahl bestimmter Körperteile wählt — daß die meisten Individuen einen mittleren Ausbildungsgrad der betreffenden Eigenschaft erkennen lassen, daß die Abweichungen von diesem Mittelwert, sei es nach der positiven, sei es nach der negativen Seite, die „Plus- und Minusvarianten“ um so seltener werden, je mehr sie sich vom Mittelwert entfernen. Aus den sich so statistisch ergebenden Zahlen, welche die Häufigkeit der verschiedenen Eigenschaftsgrade angeben, kann man eine meist regelmäßig auf- und absteigende Kurve, die sogenannte „Galtonsche Kurve“, konstruieren.

Wählt man nun aus einer derartig genau untersuchten Population von Tieren oder Pflanzen extreme Plus- oder Minusvarianten zur Weiterzucht heraus und prüft bei der Nachkommenschaft derselben die Ausbildung der zur Untersuchung gewählten Eigenschaft oder prüft man bei Menschen, bei denen Züchtungsexperimente ausgeschlossen sind, die Nachkommenschaft eines Elternpaares, welches extremen Plus- oder Minusvarianten angehörte, so stellt sich „Regression“ heraus, d. h. der sich für die Nachkommenschaft der Plus- und Minusvarianten ergebende Mittelwert nähert sich wieder dem für die gesamte Population festgestellten Mittelwert; große Eltern haben z. B. im Durchschnitt kleinere, kleinere Eltern größere Kinder als sie selbst sind. Da es sich aber herausstellte, daß die Rückkehr zum Mittelwert keine vollkommene ist, schien die Möglichkeit gegeben zu sein, durch fortgesetzte Selektion die Abweichung vom Mittelwert zu einem dauernden Charakter zu gestalten. Anders fallen die Resultate aus, wenn man bei der Züchtung „reine Reihen“ verwendet, wenn man Abkömmlinge eines und desselben Elternpaares oder besser noch einer und derselben hermaphroditen Pflanze benutzt und die gewonnenen Plus- und Minusvarianten immer wieder aufs neue in Inzucht fortpflanzt. Dann tritt sofort ein vollkommener Rückschlag ein. Die Nachkommen der Minusvarianten ergeben dann dieselbe Kurve, den gleichen Mittelwert und dieselben Ausschläge nach der Plus- und Minusseite, wie die Plusvarianten, nämlich die Kurve, welche für die zur Untersuchung verwandte reine Reihe gilt. Innerhalb einer reinen Reihe herrscht somit ein bestimmter, durch die Galtonsche Kurve zum Ausdruck gebrachter „genotypischer Charakter“, an dem nichts geändert wird, gleichgültig ob man Plus- oder Minusvarianten oder mittlere Formen zur Zucht ausliest; dem „genotypischen Charakter“ gegenüber erweist sich die Selektion als machtlos. Auf Grund des so gewonnenen, allerdings noch unzureichenden empirischen Materials wird von vielen Forschern der Satz vertreten, daß die „fluktuierende Variabilität“, auf welche Darwins Selektionslehre das Hauptgewicht legte, für die Entstehung neuer Arten gar nicht in Betracht komme.

Die „Kultur in reinen Reihen“ hat noch weitere wichtige Aufschlüsse über das Wesen der Variabilität ergeben: daß „Mutationen“, d. h. reinzüchtende scharf umschriebene Varietäten viel häufiger sind als man anfänglich annahm, daß es Mutationen gibt, welche vermöge der Geringfügigkeit der unterscheidenden Merkmale leicht für fluktuierende Varianten gehalten werden und von Darwin sicher wohl auch als solche aufgefaßt worden sind. Kultiviert man nämlich die verschiedensten Kulturpflanzen (Gerste, Weizen, Hafer, Wicken, Luzerne), ferner viele Wiesengräser in

reinen Reihen, so erhält man unter der Nachkommenschaft derselben Eltern nicht wenige Varietäten, welche voneinander sich nur durch so geringfügige Merkmale unterscheiden, daß es das Auge eines erfahrenen Züchters bedarf, um die Unterschiede zu erkennen. Sie erweisen sich bei fortgesetzter Reinkultur vollkommen konstant und liefern somit für künstliche und natürliche Zuchtwahl ein vorzügliches Material.

Noch nach einer dritten Richtung hat sich die „Kultur in reinen Reihen“ als außerordentlich fruchtbar erwiesen: es sind die Untersuchungen, welche im Anschluß an die Experimente des Abts Mendel über Erbllichkeit bei Bastardierung von Varietäten, Rassen und Arten angestellt worden sind. Indem ich bezüglich der Erklärung der komplizierten Erscheinungen auf ein späteres Kapitel verweise, hebe ich hier nur hervor, daß, wenn man Rassen kreuzt und in Reinkultur mehrere Generationen lang fortzchtet, man in gewissen Fällen eine bunte Mannigfaltigkeit von Formen erhält, welche ganz den Eindruck neu auftretender Varietäten erwecken. Genaue Prüfung ergibt jedoch, daß es sich nicht um wirklich neue Formen handelt, sondern nur um sehr mannigfaltige Gruppierung von Merkmalen, welche in den zur Kreuzung benutzten Eltern schon vorhanden waren, manchmal freilich in latentem Zustande. Derartige, durch Bastardierung hervorgerufene „analytische Varietäten“ sind zum Teil vollkommen konstant und können ebenfalls das Material zu neuen Arten liefern. — Die Tragweite aller der genannten Untersuchungen kann nicht hoch genug eingeschätzt werden; nicht als ob sie uns jetzt schon ein abschließendes Urteil über die Bedeutung der verschiedenen Formen der Variabilität gestatteten, sondern weil sie das Problem der Artbildung aus dem Bereich vielfach unfruchtbarer theoretischer Erörterungen in das klärende Licht exakter experimenteller Untersuchungen gestellt haben.

Um zu erklären, wie es kommt, daß die durch Variation neu gebildeten Charaktere Bestand haben und nicht durch Kreuzung mit anders gearteten Individuen wieder verschwinden, hat Moritz Wagner die Theorie von der geographischen Isolierung oder die Migrationstheorie aufgestellt. Neue Arten sollen entstehen, wenn von dem Individuenbestand einer Art ein Teil sich auf Wanderung begibt oder passiv verschleppt wird und so nach einem neuen Aufenthaltsort gelangt, an welchem die Kreuzung mit den zurückgebliebenen Artgenossen nicht möglich ist. Das gleiche soll eintreten, wenn ein von einer Art besiedeltes Gebiet durch geologische Ereignisse in zwei Gebiete, zwischen denen kein Formenaustausch mehr möglich ist, geschieden wird. Die unter den alten Verhältnissen verbleibenden Tiere sollen den ursprünglichen Artcharakter beibehalten, die Auswanderer dagegen sich zu einer neuen Art umwandeln. Für die Berechtigung der Theorie sprechen direkte Beobachtungen. Eine am Anfang des 15. Jahrhunderts ausgesetzte Kaninchenzucht hat sich auf der Insel Porto-Santo bis in die Neuzeit enorm vermehrt; dabei hat die Nachkommenschaft die Charaktere einer neuen Art angenommen. Die Tiere sind kleiner und bissiger geworden, sie besitzen eine gleichmäßig rötliche Farbe und lassen sich mit den bei uns einheimischen Kaninchen nicht mehr paaren. Ein weiterer Beweis für die Theorie der geographischen Isolierung ist der eigenartige faunistische Charakter von Territorien, welche von angrenzenden Ländern durch unüberwindliche Barrieren, breite Flüsse oder Meeresarme, hohe Gebirgswüge (cfr. S. 35) getrennt sind. Besonders lehrreich ist in dieser Hinsicht der eigenartige faunistische Charakter fast aller Inseln. Die Fauna einer Insel

Migrations-
theorie.

ähnelt im allgemeinen der Fauna des Festlandes, von dem die Insel durch geologische Ereignisse abgelöst wurde; nur besitzt sie vielfach nicht dieselben, sondern sog. „vikariierende Arten“, d. h. Arten, welche bis auf gewisse Merkmale den Festlandsarten gleichen. Solche vikariierende Arten sind offenbar dadurch entstanden, daß abgelöste Individuengruppen, auf die Insel versprengt, eine von der Ausgangsform divergente Entwicklung genommen haben. — Bei aller Anerkennung der Migrationstheorie wird es niemals möglich sein, aus ihr allein die Vielgestaltigkeit der Organismenwelt zu erklären. Dazu müßte man annehmen, daß früher eine ungeheure Umbildungsfähigkeit der Erdoberfläche bestanden habe, während gerade die neueren Untersuchungen es wahrscheinlich machen, daß die Verteilung von Land und Wasser lange nicht in dem Maße, wie man früher annahm, gewechselt hat. Auch lehrt die Erfahrung der Botaniker, daß mehrere Varietäten an demselben Standort entstehen und sich rein erhalten können.

Während die Migrationstheorie mit dem Darwinismus darin übereinstimmt, daß sie die durch Variation auftretenden neuen Charaktere als ein Produkt des Zufalls betrachtet, ist von anderen Seiten gerade dieser Teil der Lehre zum Gegenstand eingehender Kritik gemacht worden. Manche Zoologen haben auf die kausale Begründung der Deszendenztheorie durch Lamarck zurückgegriffen und erblicken die Ursache der Artumbildung zum Teil in dem unmittelbaren Einfluß der wechselnden Existenzbedingungen, zum Teil in dem durch den Wechsel der Existenzbedingungen veränderten Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe. Beide Prinzipien sollen ausreichen, um auch ohne Zuhilfenahme des Kampfes ums Dasein die Phylogenese der Organismen zu erklären (Neo-Lamarckismus).

Lamarckismus. Inwieweit die Existenzbedingungen durch unmittelbare Bewirkung eine dauernde Veränderung im Bau der Pflanzen und Tiere hervorrufen können, dies zu entscheiden, ist bei der Verschiedenartigkeit der in Frage stehenden Einflüsse kein einheitliches Problem. Bei einem Wechsel der Ernährung verändern sich Organismen in ganz auffälliger Weise und innerhalb kurzer Zeit; aber gerade diese Veränderungen (Ernährungsmodifikationen Naegelis) scheinen für gewöhnlich keinen dauernden Bestand zu haben. Pflanzen, welche aus dem in der Natur ihnen zukommenden mageren Boden in fettes Erdreich versetzt werden, nehmen sehr bald ein ganz anderes Aussehen an und behalten dasselbe auch durch die folgenden Generationen bei, solange diese im fetten Erdreich bleiben; ebenso rasch aber tritt der Rückschlag ein, wenn die Pflanzenart in ihre ursprünglichen Existenzbedingungen zurückgelangt. Eine Veränderung scheint im allgemeinen um so dauerhafter zu sein, je langsamer sie sich entwickelt. Bei Versuchen über den Einfluß der Existenzbedingungen wird man daher am ehesten auf Erfolg rechnen können, wenn man mit langsam wirkenden Faktoren experimentiert, wie Licht und Wärme, trockener oder feuchter Luft, verschiedener Intensität der Schwerkraft, Reizwirkungen, welche von Organismen der Umgebung ausgelöst werden. In dieser Weise schienen in der Tat auch positive Resultate erzielt zu sein. Wenn Puppen von *Vanessa urticae* und *Arctia caja* im Kalten (bis zu -8° C) kultiviert werden, zeigen sich die aus ihnen ausschlüpfenden Schmetterlinge mehr oder minder erheblich verändert; am intensivsten die männlichen Individuen. Wurden nun veränderte Männchen und Weibchen zur weiteren Zucht verwandt, so zeigte ein Teil der männlichen Nachkommenschaft, auch wenn dieselbe unter normalen Bedingungen kultiviert war, die

Kälteveränderung. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß die Kälte in diesen Fällen einen unmittelbaren Einfluß auf die Geschlechtszellen, aus denen die aberranten Falter abstammten, ausgeübt hat.

Was nun die zweite Seite des Lamarckismus anlangt, die funktionelle Umgestaltung des Organismus, so kann es ja keinem Zweifel unterliegen, daß die Erscheinungsweise eines Tiers und einer Pflanze in hohem Maße von der Art, in welcher es seine Organe benutzt, abhängt. Die in Gebrauch stehenden Organe und Organteile werden gekräftigt, die vom Gebrauch ausgeschlossenen werden rückgebildet. Soweit handelt es sich um Erfahrungen des täglichen Lebens. Schwierigkeiten entstehen erst bei Beantwortung der sich anschließenden Frage, ob die so entstehenden, im strengsten Sinne des Wortes neuerworbenen Eigenschaften erblich sind, oder ob nicht vielmehr die Nachkommen, um zum gleichen Ziele zu gelangen, die Übung und Nichtübung von neuem in gleicher Weise beginnen müssen. Im letzteren Falle wäre eine Kumulierung des Charakters und damit die Möglichkeit, daß derselbe zu einem dauernden werde, ausgeschlossen. Leider fehlt es noch immer auf diesem der experimentellen Behandlung zugängigen Gebiete an einwurfsfreien Erfahrungen. Am meisten sprechen zugunsten des Lamarckschen Prinzips zur Zeit die rudimentären Organe. Wenn wir sehen, daß Höhlentiere, welche seit vielen Generationen im Dunkeln leben, blind sind, indem sie entweder gar keine Augen mehr besitzen oder funktionsuntaugliche Reste von solchen, so liegt allerdings die Deutung nahe, daß mangelnder Gebrauch diese Veränderung verschuldet habe, indem er eine von Generation zu Generation zunehmende funktionelle und anatomische Untüchtigkeit herbeiführte. Man sollte nun meinen, was für die Nichtübung gilt, müßte sich im entgegengesetzten Sinne auch bei der Übung äußern.

Weitere Schwierigkeiten des Lamarckismus sind darin gegeben, daß das funktionelle Wachsen eines Organs kein unbegrenztes ist, sondern über ein gewisses Maß nicht hinausgehen kann und somit einer Regulation unterliegt, daß ferner nicht nur vorhandene Organe vervollkommen werden, sondern auch da, wo das Bedürfnis vorliegt, neue Organe gebildet werden. Der Lamarckismus wird so zu dem Satz geführt, daß das Bedürfnis eines Organismus zugleich die Ursache seiner Befriedigung ist, ein Satz, der zunächst wenigstens keiner naturwissenschaftlichen Prüfung zugänglich ist.

Zum Schluß haben wir noch die Umbildung der Arten aus eigenen inneren Ursachen zu betrachten, das, was C. E. von Baer mit dem wenig geeigneten, weil leicht irreführenden Ausdruck „Zielstrebigkeit“, Naegeli als „Vervollkommnungsprinzip“ oder „Prinzip der Progression“ bezeichnet hat. Es kann wohl nicht geleugnet werden, daß eine jede Art aus eigenen inneren Ursachen genötigt ist, sich zu neuen Formen zu entwickeln, unabhängig bis zu einem bestimmten Grad von äußeren Existenzbedingungen und vom Kampf um das Dasein. In allen Tierstämmen sehen wir den Fortschritt vom Niederen zum Höheren sich vollziehen, vielfach in ganz ähnlicher Weise, trotzdem die Grundzüge der Organisation in den einzelnen Tierstämmen so durchaus verschieden sind. Wir sehen, wie das bei niederen Formen oberflächlich gelagerte Nervensystem bei höheren in die Tiefe des Körpers verborgen wird, wie das Auge, zunächst ein einfacher Pigmentfleck, bei *Würmern*, *Arthropoden*, *Weichtieren* und *Wirbeltieren* mit Hilfseinrichtungen, wie Linse, Glaskörper, Iris, Chorioidea etc., ausgerüstet wird. Darin erblicken wir eine Energie zur Vervollkommenung, welche, da sie

Naegelis
Prinzip der
Progression.

überall vorkommt, von den durch die jeweilige Organisation gegebenen Bedingungen unabhängig sein und in der Reaktionsweise der lebenden Substanz gegen Licht selbst ihre besondere Erklärung haben muß.

Es ist keineswegs richtig, eine Auffassung, wie sie hier ausgesprochen wurde, eine teleologische zu nennen und als unnaturwissenschaftlich zu verwerfen. Vielmehr erscheint in ihr der Organismus ebenso mechanisch bedingt, wie eine Billardkugel, deren Verlauf doch nicht nur von der Reibung an den Wandungen des Billards, sondern zum guten Teil von der ihr innewohnenden, durch den Stoß ihr übertragenen Kraft bestimmt wird. Auch ein Organismus ist ein Kräfte-reservoir, welches sich mit Notwendigkeit aus sich heraus entwickeln muß, nur daß es von außerordentlicher Komplikation und in gleichem Maße von der Außenwelt unabhängiger ist. Eine vollkommene Unabhängigkeit wird natürlich niemals vorhanden sein. Nebenher wird vielmehr stets eine „Bewirkung“ (Naegeli) der Außenwelt einhergehen, ein modifizierender Einfluß, der von den äußeren Existenzbedingungen entweder direkt oder in der oben besprochenen Weise durch Vermittelung von Übung und Nichtübung ausgeübt wird.

Wir haben hier ausführlicher bei der Darstellung der Deszendenztheorie verweilt, weil sie unzweifelhaft in der Geschichte der Zoologie die bedeutsamste Erscheinung ist. Keine andere Theorie hat so sehr in den Entwicklungsgang der zoologischen Forschung eingegriffen, keine ihr so viele neue Probleme gestellt und neue Forschungsgebiete eröffnet. Keiner zoologischen Forschung kommt somit ein gleich hervorragender „heuristischer“ Wert zu. Auf die vielen Einwände, welche gemacht worden sind, die Theorie sei ungenügend begründet, läßt sich nur erwidern, daß sie bei dem derzeitigen Stande unseres Wissens die einzige Theorie ist, welche mit unseren Erfahrungen übereinstimmt und dieselben auf einheitliche Weise und auf naturwissenschaftlicher Basis erklärt. In diesem Satz ist zugleich das Lob der Deszendenztheorie, zugleich aber auch eine Einschränkung für ihre Gültigkeit gegeben. Denn einerseits leitet der Satz die Ansprüche der Theorie auf Gültigkeit aus dem Bedürfnis des menschlichen Geistes nach einer einheitlichen Erklärung der naturwissenschaftlichen Tatsachen ab; andererseits macht er den Grad der Berechtigung von dem jeweiligen Stand unserer Erfahrung abhängig. Das sind aber beides sehr variable Faktoren. Viele Naturforscher haben nicht das Bedürfnis, die Erfahrungen der Paläontologie, der Tier- und Pflanzenkunde in ursächlichen Zusammenhang zu bringen; ihnen wird man daher die Darwinsche Theorie ebenso wenig wie jede andere gleiches anstrebende Theorie beweisen können. Indessen auch reflektierende Naturforscher werden immer im Auge behalten müssen, daß unsere Naturerkenntnis in beständigem Fortschreiten begriffen ist und zusehends eine Erweiterung und Vertiefung erfährt. Es ist möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß diese Fortschritte auch zu manchen Umgestaltungen der Theorie führen werden. Die Vorstellung von der Art, in welcher die Formen sich auseinander entwickelt haben, läßt, wie die Mutationstheorie lehrt, sehr verschiedene Fassung zu. Noch mehr wird die Lehre von den Ursachen, welche die Bildung neuer Arten veranlassen, noch vielfachem Wandel unterworfen sein. Dagegen kann man wohl mit großer Sicherheit behaupten, daß das Deszendenzprinzip, welches durch den Darwinismus zum ersten Male zur Herrschaft gelangt ist, einen dauernden Grundpfeiler der zoologischen Forschung ausmachen wird.

Allgemeine Zoologie.

In den Lebenserscheinungen der Tiere läßt sich ein gewisses Maß von Gleichartigkeit durch das ganze Tierreich verfolgen: die Art, wie sich die Tiere ernähren und fortpflanzen, wie sie sich bewegen und wie sie empfinden, ist in großen Gruppen im wesentlichen die gleiche und kann sogar bei weit entfernten Formen mancherlei Übereinstimmung bieten. Demgemäß müssen auch die Einrichtungen, welche für die genannten Funktionen getroffen sind, die Organe der Ernährung und Fortpflanzung, der Bewegung und Empfindung, in ihrem gröberen und feineren Bau und in ihrer Entwicklungsweise einander ähnlich sein und einige stets oder häufig wiederkehrende Grundzüge erkennen lassen. Alles dies bedarf einer allgemeinen Erörterung, bevor wir auf die Schilderung der einzelnen Tierstämme eingehen können. Diese Erörterung ist Gegenstand der allgemeinen Zoologie, speziell der allgemeinen Anatomie und Entwicklungsgeschichte oder der tierischen Morphologie.

An die allgemeine Morphologie der Tiere reihen wir die Lehre von den Beziehungen der Tiere zu ihrer Umgebung, die Ökologie oder Biologie. Wir haben hierher die geographische Verbreitung der Tiere — ihre Verteilung über die Oberfläche der Erde und in den verschiedenen Meerestiefen — zu rechnen, ferner die Wechselbeziehungen zwischen Tier- und Pflanzenreich und der Tiere untereinander, wie sie in Staatenbildung, Symbiose, Parasitismus zu besonderem Ausdrucke gelangen.

Bei der allgemeinen Anatomie, mit welcher wir beginnen werden, wollen wir den Gedanken zugrunde legen, wie sich ein Organismus aus seinen Bestandteilen aufbaut. Wir werden dabei im Geiste das entgegengesetzte Verfahren befolgen von dem, welches die Anatomie tatsächlich einschlägt, wenn sie den tierischen Körper in seine Elementarteile, seine Organe, Gewebe und Zellen, auflöst. Anstatt analytischer werden wir synthetische Anatomie treiben.

Die Synthese eines Organismus, wie wir sie in der allgemeinen Anatomie nur der Idee nach vornehmen können, vollzieht sich tatsächlich in der Natur während der Entwicklung eines jeden Tieres. Entwicklungsgeschichtlich ist jeder Organismus vorübergehend ein einfaches Element, eine Zelle: die Zelle teilt sich und es entstehen Gewebe, aus den Geweben Organe, und aus den Organen setzt sich das gesetzmäßig gegliederte Ganze eines Tierkörpers zusammen. Wenn somit die all-

gemeine Entwicklungsgeschichte synthetisch verfährt, so schließt sie sich bei ihrer Darstellung den Vorgängen an, welche sich in der Natur abspielen und der direkten Beobachtung zugänglich sind.

I. Allgemeine Anatomie.

Den Ausdruck „Bestandteile des tierischen Körpers“ kann man in doppeltem Sinne anwenden. Man kann von Mischungsbestandteilen reden: das sind die chemischen Verbindungen, welche die Gewebe bilden; sie sind Gegenstand der Tierchemie und können daher hier übergangen werden. Man kann aber auch von Formbestandteilen des tierischen Körpers reden: das sind die Zellen. Diese und ihre Umbildung zu Geweben, Organen und ganzen Tieren sind für uns von viel größerer Bedeutung.

1. Die Formbestandteile des tierischen Körpers.

Die Lehre von den Formbestandteilen der organischen Körper hat eine feste Grundlage erst durch die Zelltheorie gefunden. Jede wissenschaftliche Tier- und Pflanzenanatomie muß daher von der Zellenlehre ihren Ausgangspunkt nehmen.

Geschichte
der Zell-
theorie.

Der Begriff der Zelle, wie er in der Morphologie der Tiere und Pflanzen eingebürgert ist, hat im Laufe der Zeit viele Wandlungen erfahren, welche man einigermaßen kennen muß, um Namen und Begriff vollkommen zu verstehen. Als Hooker, Marcello Malpighi und Nehemiah Grew im 17. Jahrhundert den Namen in die Pflanzenanatomie einführten, verstanden sie darunter kleine Kämmerchen, umgeben von festen Wandungen und von Luft oder flüssigem Inhalt erfüllt. Dieses Erkenntnis wurde am Anfang des 19. Jahrhunderts zu der Lehre erweitert, daß die Zelle die anatomische und physiologische Einheit des Pflanzenkörpers sei, aus deren Umwandlung alle übrigen Teile sich bilden. Für die weitere Entwicklung der Zelltheorie wurde es von großer Bedeutung, daß der englische Botaniker Brown im Innern der Zelle ein bis dahin übersehenes Körperchen, den Nucleus oder Zellkern, auf fand. Diese Entdeckung veranlaßte Schleiden, welcher im übrigen an dem überkommenen Zellbegriff festhielt, zu einer neuen, sachlich durchaus verfehlten Theorie der Zellentstehung, daß sich in einer Art Mutterlauge, dem Cytoblastem, zunächst ein Korn bilde, das Kernkörperchen, daß um dieses Korn eine Niederschlagsmembran entstehe, die Kernmembran, und um den damit fertiggestellten Kern eine weitere Niederschlagsmembran, die Zellmembran. So sei für die Entstehung der Zelle der Kern von der allergrößten Bedeutung.

Da in dem Körper der Tiere die Kerne der Zellen am leichtesten gefunden werden und auch jetzt noch zur Orientierung über das Vorkommen von Zellen vornehmlich benutzt werden, so ist es verständlich, daß die Schleidensche Lehre, welche den Zellkern so sehr in den Vordergrund stellte, für Schwann Veranlassung werden konnte, die Zelltheorie auf das Tierreich zu übertragen und damit zu einem allgemeingültigen Prinzip

zu erheben. Man spricht daher meist von einer Schwann-Schleiden-schen Zellentheorie.

Dieser Theorie zufolge soll für die Funktion der Zelle ihre Wandung, die Zellmembran, das Wichtigste sein: durch die Zellmembran hindurch sollen Diffusionsströme zwischen Umgebung und flüssigem Zellinhalt sich vollziehen: der Charakter der Membran und des Zellsaftes solle nach allgemein physikalischen Gesetzen die Beschaffenheit der Diffusionsströme und damit auch den funktionellen Charakter der Zelle bestimmen; das verschiedene Aussehen der Gewebe sei vornehmlich dadurch bedingt, daß die anfangs kugeligen Zellen ihre Gestalt verändern, indem sie beim fibrillären Bindegewebe z. B. enorm in die Länge zu den feinen Fibrillen auswachsen (Zellmetamorphose). Da das Leben des Organismus nun nichts anderes ist als das Zusammenwirken aller seiner Zellen, so schmeichelte man sich, durch die Zellentheorie und die durch sie bewirkte Entdeckung der physikalischen Einheiten des tierischen und pflanzlichen Körpers dem großen Problem der physikalischen Erklärung der Lebenserscheinungen um ein gutes Stück näher gerückt zu sein. — Auch die Zellgenese schien nach dieser Lehre ein physikalisch erklärbarer Prozeß zu sein, wie die Bildung eines Kristalls. Im Cytoblastem sollen ja Kernkörperchen, Kernmembran und Zellmembran ähnlich den Vorgängen bei der Kristallisation durch Niederschlag gebildet werden.

Schwann-Schleiden-sche Zellentheorie.

In der Zwischenzeit haben sich unsere Auffassungen vom Wesen der Zelle vollkommen verändert. Die Zelle entsteht nicht nach Art eines Kristalls als eine Neubildung in einer Mutterlauge, sondern sie setzt die Existenz einer lebenden Mutterzelle voraus, von welcher aus sie durch Teilung oder Knospung erzeugt wird. Ebenso ist auch die Zelle nicht eine physikalische Einheit, sondern selbst wieder ein Organismus, welcher uns alle die Rätsel des Lebens erkennen läßt, deren physikalische Erklärung unserer Forschung immer als Ziel vorschweben muß, wenn auch als ein Ziel, das noch in weite, gar nicht absehbare Entfernung gerückt ist. Für das Wesen der Zellen sind ferner Membran und Zellsaft von gänzlich untergeordneter Bedeutung; das Wichtigste an der Zelle ist vielmehr eine lange Zeit über gar nicht berücksichtigte Substanz, das „Protoplasma“. Nach unserer neueren Auffassung ist die Zelle vornehmlich ein Plasmaklumpchen, ausgerüstet mit einem oder mehreren Kernen. Diese neuere Auffassung vom Wesen der Zelle hat sich nun so allmählich entwickelt und die Schwann-Schleiden-schen Ansichten so langsam verdrängt, daß der alte Name, obwohl er für die neue Auffassung gar nicht mehr paßte, beibehalten wurde. Man hatte sich schon so sehr an den Namen gewöhnt, daß man gar nicht mehr den Widerspruch empfand, der darin lag, daß man ein solides Klumpchen ohne Membran eine „Zelle“ nannte.

Reform-bewegungen.

Die Reform der Zellentheorie wurde durch Entdeckungen angebahnt, welche auf sehr verschiedenen Gebieten gewonnen und erst spät in einem Brennpunkt vereinigt worden sind.

1. Schon an der Grenze des 18. und 19. Jahrhunderts hatten Bonaventura Corti und Treviranus gesehen, daß die Chlorophyllkügelchen, welche die grüne Farbe der Pflanzen bedingen, bei vielen Arten lebhaft im Innern der Zelle herumströmen, aber erst Mohl fand heraus, daß ihre Bewegung keine aktive sei, daß sie vielmehr von einer homogenen Substanz, in welcher sie eingebettet sind, bewegt werden. Diese Substanz, welche Mohl, um sie in den Vordergrund zu stellen, Protoplasma nannte, gewann durch eine zweite Beobachtung noch größere Bedeutung.

Bei der Fortpflanzung der einfachsten Algen ergab sich, daß das Protoplasma mancher Zellen samt den Chlorophyllkörnern sich zu einem ovalen Körper zusammenballte, daß dieser Körper das Gehäuse der Zellmembran verließ, um im Wasser frei herumzuschwimmen. Da das Zellgehäuse keine Lebenserscheinungen mehr zeigte, der Protoplasmakörper dagegen zur Ruhe kam und eine neue Pflanze bildete, so war unzweifelhaft bewiesen, daß dieser der wichtigste Bestandteil der Pflanze sei (vergl. Fig. 114).

2. In der tierischen Gewebelehre kam die Bedeutung der eigentlichen Zellsubstanz, des Protoplasmas, noch eindringlicher zur Geltung. Hier führte, trotz lange Zeit herrschender, vorgefaßter Meinungen, die vorurteilsfreie Untersuchung zum Resultat, daß die meisten tierischen Zellen überhaupt keine Membran besitzen.

3. Sehr wichtig war endlich das Studium der niedersten Organismen, der *Protozoen*. Dujardin suchte durch äußerst sorgfältige Beobachtungen den Beweis zu führen, daß diese Tiere keine Organe besäßen, sondern aus einer gleichförmigen, körnchenführenden Substanz beständen, der Sarcod e. Die Sarcod e solle alle sonst auf viele Organe verteilten Lebensäußerungen, Bewegung, Empfindung, Ernährung, allein vermitteln. Dujardins Lehre wurde durch Ehrenberg und seine Schule lebhaft bekämpft, gelangte schließlich aber durch die bahnbrechenden Arbeiten von Max Schultze und Haeckel zu allgemeiner Geltung.

Auf Grund obiger drei Beobachtungsreihen hat endlich Max Schultze die schon kurz skizzierte Reform der Zellentheorie durchgeführt, indem er durch ein genaues Studium des Aussehens und der Lebenserscheinungen und durch Experimente den Nachweis führte, daß Zellsubstanz der Tiere, Sarcod e der *Protozoen* und Protoplasma der Pflanzen identisch seien. Die zweite wichtige Reform betrifft die Lehre von der Umbildung der Zellen zu Geweben. Dieselbe erfolge weniger durch Formveränderungen und Auswachsen der Zellen zu den Gewebeelementen, wie Schwann meinte, sondern durch chemische Umwandlung. Vermöge seiner formativen Tätigkeit erzeuge das Protoplasma Strukturteile, welche nicht mehr Protoplasma sind, wie die Bindegewebsfibrillen, Muskelfibrillen, Nervenfasern etc. Dieselben bedingen den spezifischen Charakter der einzelnen Gewebe und leisten die Funktionen derselben. Neben ihnen erhalten sich dann als Lebens- und Bildungsherde die nicht verbrauchten Reste der Zellen, die Bindegewebskörperchen, Muskelkörperchen etc. Diese beiden Grundgedanken der Max Schultzeschen „Protoplasmatheorie“ wollen wir nun weiter ausführen und dabei die Grundzüge der modernen Gewebelehre kurz skizzieren.

Die Größe der tierischen Zellen schwankt in bedeutenden Breiten; die kleinsten Elemente sind wohl die männlichen Samenzellen, die Spermatozoen, deren Körper — nach Abzug des Schwanzfadens — namentlich bei Säugetieren oft nur 0,003 mm mißt; die größten Zellen dagegen sind, abgesehen von den Riesenplasmodien einiger *Mycetozoen*, die Eizellen. Das Gelbe des Vogeleies, welches allein das Ei im engeren Sinne, befreit von seinen Hüllen, darstellt, besitzt vorübergehend den Formenwert einer Zelle und kann bei Straußeneiern einen Durchmesser von mehreren Zentimetern erreichen.

Die Form der Zelle ist ebenfalls variabel. Freilebende, durch ihre Umgebung in ihrer Gestalt nicht bestimmte Zellen sind meist im Ruhezustand kugelig oder oval, wie die Eizellen lehren; zu Geweben vereint, können sich dagegen die Zellen zu polygonalen oder prisma-

Schultzes
Proto-
plasma-
theorie.

Charakte-
ristik der
Zelle.

tischen Körpern zusammendrängen oder sich in spindelige oder sternförmige, verästelte Ausläufer verlängern.

So bleibt für die Charakteristik der Zellen nur die Beschaffenheit ihrer Substanz übrig: die Zelle ist ein Klümpchen Protoplasma mit einem oder mehreren Kernen (Nuclei). Von einer chemischen Charakteristik des Protoplasma müssen wir Abstand nehmen. Wir wissen nicht einmal, ob das Protoplasma ein bestimmter chemischer Körper ist, der vermöge seiner Konstitution unendliche Variationen zuläßt, oder ob es ein wechselndes Gemisch verschiedener chemischer Körper darstellt. Ebenso wissen wir noch keineswegs sicher, ob diese Körper, wie man geneigt ist anzunehmen, den an und für sich rätselhaften Proteinsubstanzen angehören. Wir können nur sagen: die Beschaffenheit des Protoplasma muß bei einer gewissen Gleichartigkeit zugleich auch eine ganz außerordentliche Verschiedenartigkeit gestatten. Denn wenn wir sehen, daß aus dem Ei eines Hundes stets nur ein Hund, und zwar ein Tier mit allen seinen individuellen Eigentümlichkeiten wird, daß das Ei eines Seeigels, unter die wechselndsten Bedingungen gebracht, stets einen Seeigel liefert, daß eine Amöbenart stets nur die für sie charakteristischen Bewegungen ausführt, so müssen wir annehmen, daß der funktionierende Bestandteil dieser Zellen, das Protoplasma, in jedem Falle seine Besonderheiten hat. Wir werden zur Annahme einer fast unbegrenzten Verschiedenartigkeit des Protoplasma gezwungen, auch wenn wir dem später zu besprechenden Kern einen hervorragenden Anteil an den hervorgehobenen Unterschieden einräumen.

Die bei aller Verschiedenheit doch unverkennbare Gleichartigkeit des Protoplasma äußert sich in seinem Aussehen und in seinen Lebenserscheinungen. Bei schwachen Vergrößerungen erscheint das Protoplasma als eine mattgraue, seltener durch Imbibition mit Farbstoffen gelblich, rötlich oder anderweitig gefärbte Substanz, in welcher zahlreiche, stark lichtbrechende Körnchen, darunter öfters auch Pigmentkörnchen, eingebettet sind. Die Lebenserscheinungen dieser Substanz sind: Bewegung, Reizbarkeit, Fähigkeit zur Ernährung und Fortpflanzung.

Mit Hilfe starker Vergrößerungen kann man in der Grundlage des Protoplasma, dem „homogenen Protoplasma“ früherer Autoren, eine feinere Struktur erkennen; sie erscheint unter dem Bild eines feinmaschigen Gerüsts (Filarsubstanz, Spongioplasma, Zellreticulum), dessen Zwischenräume von anderweitiger Substanz (Interfilarsubstanz, Enchylem) erfüllt sind. Ein Teil der Histologen deutet die Struktur in der Tat als ein Gerüst feiner Bälkchen und Fäden, ein anderer Teil nimmt dagegen eine Schaum- oder Wabenstruktur an, wie man sie erhält, wenn man verschiedenerlei

Fig. 16. *Amoeba proteus*, nach Leidy. *ek* Ectosark, *en* Entosark, *cv* kontraktile Vakuole, *n* Kern, *N* Nahrungskörper.

sich nicht mischende, sondern ein feinstes Gemenge ergebende Flüssigkeiten, z. B. Olivenöl und Sodalösung, miteinander schüttelt. Die Vorstellung, daß das Protoplasma Wabenstruktur besitzt und somit ein Ge-

menge zweier Flüssigkeiten darstellt, hat den Vorzug, daß sie verständlich macht, wie im Protoplasma ein flüssiger Aggregatzustand und feinere Strukturverhältnisse vereinigt sein können.

— Ueber den Aggregatzustand des Protoplasma, den man lange Zeit als „festflüssig“ bezeichnete, ist viel gestritten worden. Exakte Untersuchungen über seine physikalische Beschaffenheit haben zu dem Resultat geführt, daß das Protoplasma die Eigenschaften von Flüssigkeiten besitzt.

Fig. 17. *Gromia oviformis* (aus Lang nach M. Schultze).

Die Bewegung äußert sich in Gestaltsveränderungen des gesamten Protoplasma — amöboide Bewegung —, ferner in Lageveränderungen der kleinen Körnchen — Körnchenströmung. Zur amöboiden Bewegung (Fig. 16) gehören namentlich die später zu beschreibenden Bewegungen der *Protozoen* und der farblosen Blutzellen vieler vielzelliger Tiere; die Protoplasmakörper schicken hier gröbere und feinere Fortsätze aus, die wieder eingezogen werden, zur Ortsveränderung dienen und daher Pseudopodien oder Scheinfüßen heißen. Die Körnchenströmung kann sowohl im Innern des Zellkörpers selbst als auch an den von diesem ausgehenden Pseudopodien wahrgenommen werden. Mögen die Pseudopodien noch so fein sein und an der Grenze der Sichtbarkeit mit unseren stärksten Vergrößerungen stehen (Fig. 17), so kann man an ihnen doch wahrnehmen, daß die Körnchen

wie Spaziergänger auf einer Promenade hin und her wandern, gleichzeitig in zentripetaler und zentrifugaler Richtung, in beiden Richtungen einige mit größerer, andere mit geringerer Geschwindigkeit. Und doch bewegen sich die Körnchen nicht aktiv, sondern werden durch

die Grundsubstanz des Protoplasma, in welche sie eingebettet sind, bewegt. Denn wenn man willkürlich gewählte Farbkörnchen, z. B. fein verteilten Karmin, durch Fütterung den Pseudopodien einverleibt, so zeigen dieselben ebenfalls die merkwürdige Körnchenströmung. Nichts ist wohl geeigneter, um die große Komplikation im Bau des Protoplasma zu erläutern, als diese äußerst verwickelten Bewegungserscheinungen auf so feinen Bahnen, wie meist die Pseudopodien sind.

Daß amöboide Bewegung und Körnchenströmung durch mechanische, chemische und thermische Reize hervorgerufen, zum Stillstand gebracht und modifiziert werden können, ist ein sicherer Beweis für die Reizbarkeit des Protoplasma. Am wichtigsten sind die thermischen Reize. Steigert man die gewöhnliche Temperatur der Umgebung, so werden zunächst die Bewegungen beschleunigt bis zu einem Maximum; von da tritt eine Verlangsamung ein, endlich vollkommener Stillstand, die Wärmestarre. Hält die hohe Temperatur noch länger an, oder erfährt sie gar eine weitere Steigerung, so erfolgt der Tod. Die letale Temperatur ist für die meisten Organismen zwischen 40 und 50° C gegeben; ihr Einfluß erklärt einen Teil der schädlichen Folgen, welche hohe Fiebertemperaturen auf den menschlichen Organismus haben. Wie eine Wärmestarre, so gibt es auch eine Kältestarre, herbeigeführt durch ein starkes Sinken der Temperatur unter die normale. Eingeleitet wird dieselbe durch eine allmähliche Abnahme der Beweglichkeit; ihren Schluß findet sie im Kältetod, welcher aber nicht so leicht wie der Tod durch Erwärmen herbeigeführt wird.

Es ist bemerkenswert, daß viele Tiere und demgemäß auch ihre Zellen einfrieren und in diesem Zustand starke Kälte vertragen können, ohne zu sterben (z. B. *Goldfische* Temperaturen von —8 bis —15°, *Frösche* bis —28°, *Blindschleichen* bis —25° C). Die Tiere erwachen zu neuem Leben, vorausgesetzt, daß sie mit genügender Vorsicht aufgetaut werden.

Erregbarkeit und Bewegungsfähigkeit sind wichtig für die Ernährung. Letztere ist bei den meisten tierischen Zellen, wie z. B. fast allen Gewebszellen, nicht gut zu verfolgen, weil dieselben von flüssiger Nahrung leben. Gewisse Zellen höherer Tiere, die farblosen Blutzellen, und die meisten einzelligen Tiere können aber auch mit festen Substanzen gefüttert werden; sie nehmen die Nahrungskörper, indem sie sie mit Pseudopodien umfließen, in das Innere des Protoplasma auf, entziehen ihnen alles Assimilierbare und stoßen das Unverdauliche wieder aus (Fig. 17). Bei der Ernährung kommt nicht nur in Betracht, daß die Zellen die aufgenommene Nahrung zum eigenen Wachstum und zum Ersatz des Verbrauchten benutzen: sie haben meist auch die Fähigkeit, anderweitige Stoffe als Protoplasma zu erzeugen, wie z. B. manche *Protozoen* organische, oft mit Kiesel oder Kalk erhärtete Gehäuse bilden. Diese bildnerische Tätigkeit, die Erzeugung von „Protoplasmaprodukten“, ist der Ausgangspunkt für die sogleich zu besprechende Gewebebildung.

Die Fortpflanzung der Protoplasmakörper ist gleichbedeutend mit der Teilung der Zelle; um diese aber zu verstehen, müssen wir zuvor noch den zweitwichtigen Bestandteil, den Kern, besprechen.

Der Zellkern oder Nucleus ist ein im Protoplasma eingeschlossener Körper, dessen Gestalt zwar für jede Zellenart feststeht, im übrigen aber sehr mannigfaltig ist. Meist ist er ein kugeliges oder ovales Bläschen; er kann aber auch zu einem Stab verlängert, hufeisenförmig gebogen, rosenkranzartig eingeschnürt oder sogar baumförmig verästelt

Reizbarkeit
des Proto-
plasma.

Ernährung
und Fort-
pflanzung.

Zellkern.

sein (Fig. 18). In vielen lebenden Zellen ist der Kern vom umgebenden Protoplasma nur wenig durch sein Aussehen unterschieden und auch jetzt noch gelingt sein Nachweis öfters nur mit großer Mühe und unter Anwendung einer besonderen Technik, welche sich auf das mikrochemische Verhalten der Kernsubstanz stützt. Letztere unterscheidet sich vom Protoplasma unter anderem durch ihre größere Gerinnungsfähigkeit in gewissen Säuren, z. B. Essig- und Chrmsäure, welche daher vielfach zum Kernnachweis verwandt werden. Wenn in einer lebenden Zelle der Kern wegen der Gleichartigkeit seiner Lichtbrechung vom Protoplasma nicht unterscheidbar ist, so genügt vielfach der Zusatz von 2% Essigsäure, um ihn scharf konturiert hervortreten zu lassen.

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 18. Abweichende Kernformen. a hufeisenförmiger Kern einer *Acinete*, b verzweigter Kern aus dem Malpighischen Gefäß einer *Sphingidenraupe*, c rosenkranzförmiger Kern von *Stentor coeruleus*.

Fig. 19. Zellen mit Chromidialapparat. I Muskelzelle eines *Spulwurms* mit Chromidien (nach Goldschmidt). II *Arcella vulgaris* mit 2 Kernen und aufgelockertem Chromidialnetz. III *Euglypha* mit kompakter Chromidialhülle des Kerns. o Nahrungskörper, ch Chromidialmasse, n Kern, cs Reservestücke zur Bildung einer neuen Schale.

Struktur
des Kerns.

In seiner feineren Struktur liefert der Kern je nach den zur Untersuchung verwandten Objekten eine ganz außerordentliche Mannigfaltigkeit von Bildern. Nach ihrem Verhalten gegen Farbstoffe kann man vornehmlich zweierlei Kernsubstanzen unterscheiden: das Chromatin oder Nuclein (Fig. 20 ch), welches in gewissen Farbstoffen, wie z. B. in Lösungen von Karmin, Hämatoxylin, Safranin, sehr leicht gefärbt wird, und das Achromatin oder Linin, welches sich gar nicht oder nur unter besonderen Verhältnissen färbt.

Das Achromatin bildet ein von Flüssigkeit, dem Kernsaft, durchsetztes Gerüst — nach anderer Auffassung ein Wabenwerk —, welches nach außen von einer bei großen Kernen leicht insolierbaren Kernmembran abgegrenzt wird. Ist wenig Kernsaft vorhanden und in-

folgedessen das Kerngerüst sehr engmaschig, so macht der Kern einen kompakten Eindruck. Ist dagegen der Kernsaft reichlich, so erhält man den Eindruck eines Bläschens. Letzteres ist besonders dann der Fall, wenn die Stränge des Kerngerüsts durch ansehnliche Flüssigkeitsansammlungen auseinander gedrängt werden (Fig. 20, 4).

Das Chromatin steht in enger Beziehung zu einer minder färbaren, vom Achromatin gleichwohl scharf unterschiedenen Substanz, der Nucleolarsubstanz [Plastin oder Paranuclein (*p*)]. In den Kernen der Protozoen sind gewöhnlich Nukleolarsubstanz und Chromatin innig verbunden, indem die erstere das Substrat bildet, in welchem letzteres eingelagert (*chp*) ist. Die aus Vereinigung beider Substanzen gebildete Masse ist am häufigsten auf dem Kerngerüst in Form feiner Körnchen dicht verteilt, so daß der gesamte Kern gleichförmig

Nucleolar
substanz.

Fig. 20. Bläschenförmige Kerne mit achromatischem Kerngerüst und verschiedener Anordnung des Chromatins und der Nucleolarsubstanz; *p* Plastin (Nucleolarsubstanz), *ch* Chromatin, *chp* Chromatin + Plastin, 1 und 2 Kerne von *Actinosphaerium*, 3 Kern von *Ceratium hirundinella* nach Lauterborn, 4 Keimbläschen von *Urocoela* nach Flemming, 5 und 6 Kerne vielzelliger Organismen, 5 mit echten Nucleoli, 6 Kern mit vielen Chromatinkörnchen.

chromatisch erscheint (Fig. 18). Seltener ballt sich die Masse zu einem oder mehreren besonderen, neben dem Kerngerüst bestehenden Körpern, den chromatischen Nucleoli, Amphinucleoli oder Caryosomen, zusammen (1, 2). Der Nucleolus ist gewöhnlich ein rundlicher Brocken, seltener ist er verästelt (Fig. 20, 1).

Auch bei den Kernen vielzelliger Tiere kann die beschriebene innige Vermengung von Nucleolarsubstanz und Chromatin vorkommen (6). Doch ist die Regel, daß die Nucleolarsubstanz — wahrscheinlich nicht die Gesamtmasse, sondern ein Überschuß derselben — sich vom Chromatin sondert. So findet man in den Kernen vieler Eier Nucleoli, die aus zwei voneinander unterscheidbaren Teilen bestehen, einer chromatinhaltigen und einer chromatinfreien Partie (4). In den Gewebszellen besitzt meist nur die Nucleolarsubstanz im engeren Sinne die Anordnung in Nukleolen [echte, chromatinfreie Nukleolen (5)], während das Chromatin in feinen Körnchen auf dem Kernnetz ausgebreitet ist (chromatisches

Reticulum. Etwas Ähnliches kann auch bei *Protozoen* vorkommen (Fig. 19, 3).

Chromidial-
apparat.

Neben und nach außen von den Kernen kommt bei vielen einzelligen Organismen der „Chromidialapparat“ vor, eine in ihrer Färbbarkeit mit der Kernsubstanz übereinstimmende Masse, deren Zugehörigkeit zum Kern auch dadurch bewiesen ist, daß sowohl ihre Entstehung aus dem Kerne (*Actinosphaerium*) als auch ihre Umbildung zu Kernen (*Radiolarien*, *Monothalamien*) wiederholt beobachtet wurde. Die Chromidialmasse kann den Kern wie eine Rindenschicht umgeben (*Euglypha* Fig. 19 III, *Radiolarien*), oder mit einem lockeren Netz das Protoplasma durchsetzen (II) oder Klumpen und gewundene Fäden bilden. In letzterer Anordnung scheint die Chromidialmasse auch in stark funktionierenden Zellen vielzelliger Tiere weit verbreitet vorzukommen (I); wahrscheinlich sind mit ihr identisch die unter dem Namen „Mitochondrien“ beschriebenen Strukturen.

Funktion
des Kerns.

Lange Zeit war die funktionelle Bedeutung des Kerns in völliges Dunkel gehüllt, so daß man schon anfangs, ihn als ein im Vergleich zum Protoplasma nebensächliches Ding zu behandeln. Der Nachweis, daß der Kern bei allen Befruchtungsprozessen eine ausschlaggebende Rolle spielt, hatte eine Veränderung der Auffassung zur Folge. Man kam zur Ansicht, daß der Kern den Charakter der Zelle bestimmt, daß alle Tätigkeit des Protoplasma vom Kern aus beeinflußt wird. Wenn sich aus dem Ei ein bestimmt geartetes Tier entwickelt, wenn eine Zelle im Tierkörper einen bestimmten histologischen Charakter annimmt, so sind wir jetzt geneigt, dies in erster Linie dem Kern zuzuschreiben. Daraus folgt dann weiter, daß der Kern der Träger der Vererbung ist; denn die Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Kinder, welche uns die tägliche Erfahrung des Lebens lehrt, kann nur durch die Geschlechtszellen der Eltern, durch Ei- und Samenzellen bewirkt werden. Da nun der Charakter der Geschlechtszellen zufolge der soeben vorgetragenen Auffassung wiederum vom Kern bestimmt wird, so wird die Übertragung in letzter Instanz vom Kern vermittelt. Eine weitere Stütze hat diese Auffassung durch Experimente an *Protozoen* gewonnen. Wenn man diese einzelligen Tiere durch einen Schnitt in eine kernhaltige und kernlose Hälfte zerlegt, lebt erstere weiter und regeneriert die verloren gegangenen Teile; die kernlose Partie dagegen ist zwar eine Zeitlang noch bewegungsfähig, offenbar so lange die in ihr aufgespeicherten Spannkkräfte reichen; sie vermag dagegen nicht zu assimilieren und demgemäß auch verloren Gegangenes nicht zu regenerieren; sie muß daher schließlich zugrunde gehen. — Von den Substanzen, welche wir oben am Kern unterschieden haben, scheint das Chromatin die Substanz zu sein, welche den bestimmenden Einfluß auf die Funktionen des Protoplasma ausübt und demgemäß auch der Träger der Vererbung ist. Das achromatische Netz ist dagegen Sitz der Kontraktilität und spielt bei den zur Teilung führenden Bewegungen des Kerns die Hauptrolle.

Centrosoma.

Neben dem Kern findet sich im Protoplasma häufig noch ein besonderes Körperchen, das Centrosoma, welches wegen seiner Kleinheit, und da es sich Farbstoffen gegenüber wie Achromatin verhält, lange Zeit übersehen worden ist und auch jetzt noch dem Nachweis Schwierigkeiten bereitet; es scheint bei vielzelligen Tieren allgemein verbreitet zu sein, fehlt dagegen den meisten *Protozoen*. Bei manchen *Protozoen*

tritt es nur zu bestimmten Zeiten auf, um wieder zu verschwinden. Was man dann über seine Entwicklungsweise ermittelt hat, macht es wahrscheinlich, daß das Centrosoma ein Abkömmling des Kerns ist, ein aus dem Kern herausgetretener Teil des achromatischen Reticulums, in anderen Fällen vielleicht auch ein zweiter Kern, der das Chromatin verloren und nur die motorische Kernsubstanz, das Achromatin, behalten hat. Funktionell ist das Centrosoma ein spezifisches Teilungsorgan der Zelle, welches die Teilung des Kerns und die Teilung des Zellkörpers gleichmäßig beherrscht. Indem so für das harmonische Ineinandergreifen der einzelnen Kern- und Plasmaveränderungen bei der Teilung größere Sicherheit erzielt wird, bedingt das Auftreten des Centrosoma eine Vollkommnung der Zellorganisation.

Die Zellvermehrung findet ausschließlich durch Teilung Zellteilung. (Divisio) oder Knospung (Gemmatio) statt. Die gewöhnlichste

Fig. 21 a. Spindelbildung und Teilung des Centrosoma in den Spermatocyten von *Ascaris megalocephala* (nach Brauer); *ch* Chromosomen, *c* Centrosomen.

Fig. 21. Zellteilung in der Haut von *Salamandra maculosa* (nach Rabl). *a* Chromosomen zur Äquatorialplatte zusammengetreten (Mutterstern); *b* Teilung der Chromosomen in die Tochterchromosomen, Spaltung der Äquatorialplatte in die Seitenplatten; *c*, *d*, *e* Auseinanderweichen und Polwanderung der Tochterchromosomen (Tochtersterne, Seitenplatten); *f* Umbildung der Tochterchromosomen (Seitenplatten) zu den Tochterkernen.

Form ist die Zweiteilung, bei welcher auf der Oberfläche des Zellkörpers eine ringförmige Furche entsteht, die, tief einschneidend, den Körper in zwei gleiche Stücke zerlegt. Seltener und nur bei vielkernigen Zellen möglich ist die Vielteilung. Die Zelle zerfällt bei derselben simultan in viele (unter Umständen viele Hunderte) von Tochterzellen, so viele Tochterzellen, als Kerne in der Mutterzelle vorhanden waren. Insofern hier dasselbe erreicht wird, was in anderen Fällen das Resultat vieler aufeinanderfolgender Zweiteilungen ist, kann man von einer überstürzten Teilung reden. Für alle Formen der Teilung ist die gleichartige Beschaffenheit der Teilprodukte charakteristisch, während bei der Knospung die aus der Vermehrung resultierenden Stücke in Größe einander ungleich sind. Bei der Knospung werden von einer größeren Mutterzelle eine oder mehrere kleine Tochterzellen (die Knospen) abgeschnürt (Fig. 22).

Jede Zellteilung wird von einer Kernteilung begleitet oder setzt, ^{Direkte Kernteilung} wenigstens voraus, daß eine solche vorher stattgefunden hat. Man unterscheidet direkte und indirekte Kernteilung. Direkte Kern-

teilung (Fig. 22, 148, 153) findet sich vornehmlich bei *Protozoen* und hier wieder besonders bei chromatinreichen Kernen. Der Kern streckt sich in einer Richtung und wird durch eine Furche, senkrecht zu der betreffenden Richtung, ähnlich dem gesamten Zellkörper durchschnürt. Da das Protoplasma keine bestimmte Anordnung zu dem in Teilung begriffenen Kern einnimmt, letzterer außerdem seine Membran bewahrt, muß man schließen, daß der Kern sich selbsttätig teilt, daß er nicht passiv geteilt wird. Sitz der die Teilung bewirkenden Kräfte ist das achromatische Kerngerüst, welches demgemäß auch oft eine bestimmte Anordnung — eine faserige Struktur in der Richtung des sich streckenden Kerns — erkennen läßt.

Indirekte
Kernteilung,
Mitose,
Karyo-
kinese.

Die indirekte Kernteilung, Karyokinese oder Mitosis, ist am schönsten ausgeprägt bei chromatinarmen Kernen, welche ein Centrosoma besitzen. Der Prozeß wird durch die Teilung des Centrosoma eingeleitet (Fig. 21a). Die Tochtercentrosomen wandern an zwei einander opponierte Punkte des Kerns, welcher nunmehr seine

Fig. 22. Zellknospung. *Podophrya gemmipara* mit Knospen *a*, die sich ablösen und zum Schwärmer *b* werden, *N* Kern.

Membran verliert und zur Kernspindel wird. Das Charakteristische der Kernspindel besteht darin, daß ihr Körper nach zwei durch die Lage der Centrosomen bezeichneten Punkten, den Polen, zu Spitzen ausgezogen ist, daß von diesen Polen nach den mittleren Partien des Kerns, dem Äquator, feine Fäden verlaufen, die die Spindelfasern, die in manchen Fällen sicherlich nur dem achromatischen Kernnetz entstammen, während in anderen Fällen ein größerer oder geringerer Anteil am Aufbau der Spindelfasern dem Protoplasma eingeräumt wird (Fig. 21). Ein

strittiger Punkt ist das Verhalten der Spindelfasern in der Äquatorialebene der Spindel, ob die Fasern in der Gegend des Äquators enden, so daß die Spindel aus zwei im Äquator getrennten Faserkegeln bestände, oder ob sie kontinuierlich von einem Pol zum anderen durchverlaufen, oder ob in derselben Spindel beiderlei Fasern zugleich vorkommen. Es scheinen in dieser Hinsicht bei den einzelnen Objekten Verschiedenheiten obzuwalten.

Im Äquator der Spindel liegt das gesamte Chromatin des Kerns zu der „Äquatorialplatte“ vereint, worunter man jedoch nicht eine zusammenhängende Masse verstehen darf, sondern eine Lage voneinander getrennter Körperchen, der Chromosomen (Fig. 21a); diese entwickeln sich schon zu Beginn der Kernteilung, indem die im ruhenden Kern diffus über das Reticulum verbreiteten Chromatinkörnchen sich zu stark färbbaren Körpern vereinen, die selten als rundliche Körper oder gerade Stäbchen erscheinen, meistens die Form U-förmiger Schleifen besitzen. Es ist eine Tatsache von der größten Tragweite, daß die Zahl dieser Chromosomen für alle Gewebszellen einer und derselben Species genau die gleiche ist.

Der erste auf die Bildung von Tochterkernen hinzielende Schritt der Karyokinese ist die Teilung der Chromosomen (*b*), welche

sich meist in der Äquatorialplatte (Spaltung der Äquatorialplatte), seltener schon auf einem früheren Stadium vollzieht. Die Teilung ist eine genaue Halbierung. Die untereinander gleichen Spaltprodukte eines Mutterchromosoms, die Tochterchromosomen, rücken unter dem richtenden Einfluß der Spindelfasern nach entgegengesetzten Polen des Kerns (c, d, e). So bilden sich aus der Spaltung der Äquatorialplatte die beiden Seitenplatten, deren Elemente sich untereinander vereinigen und die Tochterkerne erzeugen (f). Die Centrosomen erhalten sich gesondert, als Teilorgane für die nächste Kernvermehrung.

Was nun die beschriebene indirekte Kernteilung noch weiter von der direkten unterscheidet, ist die lebhaftete Beteiligung des Protoplasma. Das Centrosoma ist Ausgangspunkt einer intensiven Protoplasmastrahlung (Aster), d. h. einer radialen Anordnung des Protoplasmaagerüstes zu dem den Mittelpunkt abgebenden Centrosoma (Fig. 21a). Wenn das Centrosoma sich teilt, tritt eine Umordnung der zunächst einfachen Strahlung in ein doppeltes Strahlensystem ein. Der Monaster wird zum Amphias-ter. Von den Tochtercentrosomen strahlen somit nicht nur die Spindelfasern aus, sondern auch die Protoplasmastrahlen. Da die Anordnung und der Grad der Ausbildung der Protoplasmastrahlen zu den einzelnen Phasen der Zellteilung in ganz bestimmten Beziehungen stehen, müssen wir in den Strahlungen den Ausdruck der im Protoplasma tätigen, die Zellteilung bewirkenden Kräfte erblicken. Es liegt am nächsten, an Kontraktionen zu denken.

Zwischen den besprochenen beiden extremen Fällen der direkten und indirekten Kernteilung gibt es alle möglichen Übergänge, welche erkennen lassen, wie sich der Mechanismus der Kernteilung Schritt für Schritt vervollkommen hat: 1. durch die faserige Anordnung des Kernreticulums (Spindelstruktur), 2. durch Entwicklung der Centrosomen, durch welche die Kernteilung Einfluß auf das Protoplasma gewinnt, 3. durch die Organisation der Chromosomen. Was letztere anlangt, so ist die Halbierung der regellos verteilten Chromatinmasse bei der direkten Teilung eine relativ rohe Einrichtung im Vergleich zu den komplizierten Vorgängen, welche in der Bildung und Teilung der Chromosomen gegeben sind. Die Vorgänge werden verständlich, wenn wir das Chromatin als die die Zellvorgänge bestimmende und die Vererbung vermittelnde Substanz (vergl. Befruchtung) deuten. Je höher ein Tier organisiert ist, je mehr die Zellen zu vererben haben, um so wichtiger wird es, daß die „Vererbungssubstanz“ bei der Teilung möglichst genau, d. h. in gleichen Mengen und gleicher Konstitution auf die Tochterzellen verteilt wird, wie es durch die Mitose geschieht. — Mit dieser hohen funktionellen Bewertung der Chromosomen als „Eigenschaftsträger“ der Zelle stehen zwei viel umstrittene Probleme im Zusammenhang: 1. Die „Individualitätslehre der Chromosomen“. Dieselbe erblickt in den Chromosomen dauernde Organisationen der Zelle, welche in der Zwischenzeit zwischen zwei Teilungen erhalten bleiben und nur deswegen als solche nicht zu erkennen sind, weil ihre Substanz aufgelockert und auf einen großen Raum verteilt wurde. Diese Auffassung schließt selbstverständlich nicht aus, daß die Chromosomen wie alle lebende Substanz einer allmählichen Erneuerung unterliegen, indem verbrauchte Teilchen durch neue ersetzt werden, daß sie ferner ein Wachstum, eine Vermehrung ihrer Teilchen erfahren, ohne die ja eine Fortpflanzung der Chromosomen bei der Teilung nicht möglich wäre. 2. Die Lehre von der funktionellen Verschiedenartigkeit der

Chromosomen. Wenn die Chromosomen Eigenschaftsträger sind, so ist es von Haus aus wahrscheinlicher, daß nicht ein jedes Chromosom, die Anlage zu sämtlichen Eigenschaften des Organismus enthält, sondern daß eine Art Arbeitsteilung besteht, vermöge deren den verschiedenen Chromosomen verschiedene Eigenschaften zuerteilt sind. Zugunsten der funktionellen Verschiedenwertigkeit spricht der Umstand, daß man in vielen Fällen konstante morphologische Unterschiede der Chromosomen nachweisen kann (verschiedene Größe, verschiedene Gestalt und Färbbarkeit). Daß in letzteren Fällen von jeder Kategorie mindestens zwei Exemplare (ein väterliches und ein mütterliches) vorhanden sind, erklärt sich aus den später zu erörternden Erscheinungen bei der Befruchtung, vermöge deren jeder Kern zur Hälfte von der Mutter, zur andern Hälfte vom Vater geliefert wird. — Von der direkten Kernteilung ist sehr wohl die Kernzerstückelung zu unterscheiden, eine Zerlegung des Kerns in einige wenige oder zahlreiche Stücke. Solche Kernzerstückelungen sind nicht selten bei *Infusorien*, kommen aber auch gelegentlich bei vielzelligen Tieren vor (Riesenzellen des Knochenmarks [Fig. 23], Osteoblasten, gewissen Entwicklungsstadien der Genitalzellen); sie sind in folgender Weise zu erklären. Zwischen Kernmasse und Protoplasamasse existiert normalerweise ein bestimmtes Größenverhältnis, die „Kern-Plasma-Relation“. Bei starker Zelltätigkeit, z. B. bei *Infusorien*, welche andauernd reichlich gefüttert werden, wächst der Kern auf Kosten des Protoplasma, bis ein Grad erreicht wird, welcher weitere Assimilation und Vermehrung unmöglich macht („Depressionszustände der Infusorien“). Derartige Tiere resp. Zellen können dann zu normaler Lebenstätigkeit zurückkehren, wenn die Kernmasse verkleinert wird, was durch Kernzerstückelung eingeleitet und durch daran anschließende Resorption von Kernsubstanz erreicht wird. Viele früher mit Unrecht als „Amitosen“ gedeutete Kernzerstückelungen sind somit funktionell zu erklärende Zustände von Kernen stark funktionierender Zellen und haben mit Unrecht zu der Vorstellung geführt, daß Amitosen die Zeichen beginnender Degeneration der Zellen seien.

Fig. 23. Riesenzelle mit vielen Kernstücken.

funktionierender Zellen und haben mit Unrecht zu der Vorstellung geführt, daß Amitosen die Zeichen beginnender Degeneration der Zellen seien.

Kernteilung und Zellteilung bilden gewöhnlich einen wohlgeordneten Mechanismus, dessen einzelne Phasen gesetzmäßig ineinander greifen; die Teilungsebene der Zelle steht senkrecht auf der die beiden Pole verbindenden Längsachse der Spindel; ferner entspricht gewöhnlich jeder Teilungsphase des Kerns auch eine bestimmte Teilungsphase des Protoplasmakörpers. Das Wechselverhältnis von Protoplasma und Kern ist nun aber keineswegs ein unabänderliches und unlösbares; vielmehr sind sehr wohl Kernteilungen ohne Beteiligung des Protoplasma möglich. Wenn dieser Prozeß sich häufig wiederholt, entstehen Protoplasma-massen mit vielen Kernen (Fig. 24), die nun ihrerseits wieder zu vielen Zellen werden können, wenn nachträglich das Protoplasma nach der Zahl der Kerne sich zerklüftet. Vielkernige Protoplasma-massen sind somit Zwischenstufen zwischen der einfachen einkernigen Zelle (vielfach „Energide“ genannt) und dem Haufen vieler einkerniger Zellen und sind infolgedessen bald als Äquivalent einer Zelle, bald als Äquivalent vieler Zellen (Energiden) angesehen und bald vielkernige Zellen, bald Zellen- oder Energidenkomplexe, Syncytien, genannt worden. Im

Viel-
kernigkeit.

folgenden wollen wir eine vielkernige Protoplasma-masse stets als eine einzige Zelle auffassen, weil bei der Charakteristik der Zelle das Hauptgewicht darauf gelegt werden muß, daß sie einen Lebensherd für sich, eine physiologische Individualität bildet. Nach dieser Hinsicht aber verhält sich eine vielkernige Protoplasma-masse genau so wie eine einkernige. Wie die Gewebszellen und die *Protozoen* lehren, wird durch Vielkernigkeit die Organisationsstufe nicht im geringsten gehoben. Eine Änderung tritt erst mit dem Augenblick ein, wo viele gegeneinander abgegrenzte Protoplasma-klümpchen gebildet und damit viele Lebensherde geschaffen werden, d. h. wenn an Stelle der Vielkernigkeit die echte Vielzelligkeit tritt.

Außer der Zellvermehrung und der Bildung vielkerniger Protoplasma-massen gibt es noch eine dritte Art der Zunahme lebender Substanz: die außergewöhnliche Vergrößerung einkerniger Zellen, wie sie vornehmlich bei Eiern und manchen Protozoen vorkommt. In diesen Fällen wächst auch der Kern zu bedeutender Größe heran, ein Beweis für den oben schon erläuterten und auch durch Experimente bewiesenen Satz, daß normalerweise ein bestimmtes Massenverhältnis von Protoplasma und Kern-substanz (Kernplasmarelation) besteht. Die Art, wie aus einem solchen Riesenkern viele (oft Tausende) kleine Kerne entstehen, so daß die Riesenzelle sich dann in einen Haufen vieler kleiner Zellen verwandeln kann, ist namentlich bei *Protozoen* in mannigfacher Weise variiert.

2. Die Gewebe des tierischen Körpers.

Bei der Bildung von Geweben treten zwei Prozesse in Wirksamkeit: 1. die Vermehrung der Zellen durch Teilung zu Zellkomplexen, 2. die histologische Differenzierung der Zellen. Man kann ein Gewebe daher als einen Komplex histologisch gleichartig differenzierter Zellen definieren.

Die histologische Differenzierung äußert sich zunächst darin, daß die Zellen bestimmte Gestalt und bestimmte Lagebeziehung zu Nachbarzellen erhalten. Dazu kommt fast stets noch als zweites und wichtigeres Moment die histologische Umwandlung der Zelle. Wir haben schon oben hervorgehoben, daß die Zelle die Nährstoffe vielfach nicht nur zum eigenen Wachstum, zur Vermehrung des Protoplasma benutzt, sondern auch anderweitige Stoffe, Protoplasmaprodukte, bilden kann, entweder in ihrem Inneren (innere Plasmaproducte) oder häufiger oberflächlich (äußere Plasmaproducte). Die histologische Umwandlung ist nun die Bildung spezifisch funktionierender

Wesen der
histologi-
schen Diffe-
renzierung.

Fig. 24. Bildung der Muskelfibrillen beim Frosch (Schema).
a Bildungszelle, b Bildungszelle mit zwei quergestreiften Muskelfibrillen, c Bildungszelle mit zahlreichen Muskelfibrillen.

Plasmaproducte. Nehmen wir als Beispiel die Art, wie eine Zelle zur Muskelfaser wird (Fig. 24), so sehen wir, daß dieselbe auf ihrer Oberfläche immer neue Fäden von spezifischer Muskelsubstanz, bei den Wirbeltieren neue quergestreifte Muskelfibrillen, ausscheidet, bis schließlich die Bildungszelle nur noch in Resten als „Muskelkörperchen“ in einem

Mantel von Muskelfibrillen erhalten ist. In analoger Weise zeigen sich die meisten Gewebe bei histologischer Untersuchung zusammengesetzt aus Zellen und Plasmaprodukten; erstere besorgen die Bildung, Erneuerung und Ernährung des Gewebes, diese sind Träger seiner physiologischen Funktion. Die Vorteile der Gewebebildung sind die Vorteile, wie sie allgemein mit jeder Arbeitsteilung verbunden sind. Solange die Zelle alle Lebensfunktionen in sich vereint, sind dieselben unvollkommen, weil sie sich gegenseitig in ihrer freien Entfaltung hemmen. Das Plasmaprodukt dagegen dient nur einer einzigen, ihm eigentümlichen Funktion und kann dieser daher mit größerer Vollkommenheit Genüge leisten. Die von der Zelle gebildeten Muskelfibrillen, die charakteristischen Elemente der Muskulatur, haben von den Eigenschaften des Protoplasmas vornehmlich die Kontraktilität bewahrt; dieselbe ist aber viel energischer und rascher als die Protoplasma-bewegung. Die Nervenfasern vermitteln nur die Leitung der Reize, aber außerordentlich viel schneller und geordneter als das Protoplasma.

Einteilung
der Gewebe.

Da an jedem Gewebe uns am meisten seine Funktion interessiert, so ist es am naturgemähesten, bei der Einteilung der Gewebe die Funktion und den hiermit aufs innigste zusammenhängenden feineren Bau zugrunde zu legen. Man hat so schon seit längerer Zeit 4 Gewebsgruppen aufgestellt: 1. Epithelgewebe, 2. Binde substanz, 3. Muskelgewebe, 4. Nervengewebe. Dabei finden gewisse Bestandteile des tierischen Körpers keine Unterkunft, Bestandteile, auf die der Begriff „Gewebe“ allerdings auch kaum anwendbar ist; es sind das die Geschlechtszellen, und die Lymphe. Erstere sollen im Anschluß an das Epithel, letztere im Anschluß an die Stützsubstanzen besprochen werden.

1. Epithelgewebe.

Aus mehrfachen Gründen müssen die Epithelien an die Spitze der Gewebe gestellt werden. Sie sind die ältesten Gewebe; sie treten in der Tierreihe zuerst auf, so daß es Tiere gibt, welche nur aus Epithelien bestehen. Ferner besteht jeder einzelne Organismus während der ersten Stadien des embryonalen Lebens nur aus Epithelschichten, den Keimblättern. Damit hängt dann weiter zusammen, daß im Epithelgewebe die Zellen den geringsten Grad von histologischer Umbildung erfahren, insofern es nur in ungeordnetem Maße zur Bildung von Plasmaprodukten kommt.

Funktion
des
Epithels.

Die vornehmste Aufgabe der Epithelien ist es, über Oberflächen einen schützenden und abschließenden Überzug zu bilden, gleichgültig, ob die Oberflächen nach außen gewandt sind (Körperoberfläche) oder durch Hohlräume im Innern des Körpers bedingt werden (Darm lumen, Lumen der Blutgefäße, Leibeshöhle). Wie wichtig hierbei die Epithelien sind, geht am besten daraus hervor, daß Entzündungen entstehen, wenn die schützenden Decken entfernt werden, und so lange anhalten, bis eine Regeneration des Epithels eingetreten ist. Nur ausnahmsweise kommen epithelfreie Strecken vor; die Zähne der Wirbeltiere, die Geweihe der Hirsche sind Teile des Körpers, welche vermöge ihrer Festigkeit wenigstens eine mehr oder minder beträchtliche Zeit lang ohne epithelialen Überzug bestehen können.

Durch die oberflächliche Lage sind die Epithelien geeignet, zwei weiteren Funktionen vorzustehen: alle Stoffe, welche aus dem Körper entfernt werden sollen, teils weil sie unbrauchbar und infolgedessen

schädlich geworden sind (Exkrete), teils weil sie, wie die Verdauungssäfte, noch weitere wichtige Funktionen zu leisten haben (Sekrete), müssen die Oberfläche passieren und werden daher von Epithelien ausgeschieden; das sind die Drüsenepithelien. Ferner dringen auf die Körperoberfläche zunächst alle Einwirkungen der Außenwelt ein, welche die Sinnesempfindungen veranlassen; daher denn auch gewisse Epithelien für das Zustandekommen der sinnlichen Wahrnehmungen von der größten Bedeutung werden und zum Hören, Sehen, Riechen, Schmecken und Tasten dienen. Derartige Epithelstrecken nennt man Sinnesepithelien.

Unsere Aufmerksamkeit gilt zunächst dem gewöhnlichen Deckepithel, soweit dasselbe ausschließlich zum Schutz dient oder nur nebenbei sekretorische und sensorielle Funktionen erfüllt.

Fig. 25. Verschiedene Formen des einschichtigen Epithels. a Plattenepithel von *Sycandra raphanus*, a' auf dem Querschnitt, a'' von der Fläche gesehen, b und c Pflasterepithel und Cylinderepithel einer Schnecke (*Haliotis tuberculata*), d Geißelepithel einer Actinie (*Calliactis parasitica*), e Flimmerepithel aus dem Darm der Teichmuschel, f Epithel mit Cuticula einer Blattwespenlarve (*Cimbex coronatus*).

Das Deckepithel besteht aus Zellen, welche durch geringe Mengen einer für die Funktion des Gewebes gleichgültigen Kittsubstanz untereinander vereinigt werden. Man spricht von einschichtigen und vielschichtigen Epithelien, je nachdem man auf Schnitten, welche senkrecht zur Oberfläche geführt werden, eine oder zahlreiche Lagen von Zellen übereinander antrifft (Fig. 25, 26).

Einschichtige Epithelien finden sich bei allen wirbellosen Tieren ausschließlich vor, werden dagegen bei den Wirbeltieren vielfach durch vielschichtiges Epithel ersetzt; sie erhalten sich bei letzteren nur selten im Bereich der Haut (*Amphioxus*), häufiger dagegen als Auskleidung der Hohlräume des Körpers. Nach der Form der Zellen unterscheidet man kubisches oder Pflasterepithel, Plattenepithel und Zylinderepithel. Beim Pflasterepithel (Fig. 25 b) sind die Zellen nach allen Richtungen des Raumes nahezu gleichmäßig entwickelt und sehen, weil sie durch

Deck-
epithel.

Einschich-
tiges
Epithel.

gegenseitigen Druck abgeplattet werden, wie würfelförmige Stücke oder Pflastersteine aus; beim Zylinderepithel ist die Längsachse, die Entfernung vom zentralen zum peripheren Ende der Zelle, besonders groß (Fig. 25c), der Zellkörper zylindrisch oder fadenförmig (Fadenepithel); beim Plattenepithel endlich ist die Längsachse stark verkürzt (Fig. 25a), die einzelne Zelle zu einem dünnen Schüppchen umgeformt.

Weitere Unterschiede, welche für die drei genannten Epithelformen gelten, werden durch den Mangel oder die Anwesenheit von Zellfortsätzen bedingt, von Geißeln oder Wimpern. Beides sind feine Fädchen, welche aus dem Zellkörper entspringen, über die Oberfläche hervorragen und hier eine äußerst lebhafte Bewegung unterhalten. Beim Geißelepithel (Fig. 25d) besitzt jede Zelle nur einen schwingenden Fortsatz, welcher aber besonders kräftig entwickelt ist; bei dem Flimmerepithel (Fig. 25e) ist dagegen die Oberfläche der Zelle von einem dichten Wald kleiner, gemeinsam schwingender Fädchen bedeckt.

Cuticula.

Die meisten einschichtigen Epithelien erfahren auf ihrer Oberfläche einen festen Abschluß durch die Cuticula, eine Membran, welche von den Epithelzellen gemeinsam ausgeschieden wird und daher nicht selten die Abdrücke der Zellen als eine polygonale Zeichnung erkennen läßt. In vielen Fällen dünn und unscheinbar, kann sie sich in anderen zu einer gewaltigen Lage verdicken, welche viel mächtiger ist, als die mit der Ausscheidung der Cuticula betraute Matrixschicht, das Epithel selbst. Die Cuticula ist dann deutlich der Oberfläche parallel geschichtet und bildet einen wirksameren Schutz der Körperoberfläche als das Epithel; sie wird zu einem Panzer, wie uns die Kalkschalen der *Mollusken*, die aus Chitin bestehenden Körperbedeckungen der *Insekten* (Fig. 25f) und andere Beispiele lehren.

Vielschichtiges Epithel.

Was beim einschichtigen Epithel die Cuticula zum Schutze beiträgt, kann beim vielschichtigen Epithel unmittelbar durch eine chemische Umwandlung eines Teils der Zellen erreicht werden.

Beim vielschichtigen Epithel sind die Zellen der einzelnen Schichten stets durch ihre Formen unterschieden; die tiefste Zellenlage besteht aus Zylinderzellen, die oberflächlichste dagegen aus mehr oder minder abgeplatteten Elementen. Dazwischen liegen mehrere Lagen von Übergangsformen, so daß man, von den Zylinderzellen ausgehend, durch kubische Zellen hindurch allmählich zu den Zellplatten der Oberfläche geführt wird. Wie schon diese Anordnung erkennen läßt, besteht ein genetischer Zusammenhang zwischen den Zellenlagen; die unteren zylindrischen Zellen sind in beständiger Vermehrung begriffen, ihre Abkömmlinge rücken unter allmählicher Gestaltsveränderung in die oberflächlichen Lagen, um hier in gleichem Maße, als sich die Zellen abnutzen, einen Ersatz zu schaffen. Bei dieser Verlagerung können nun die Protoplasmakörper eine Umwandlung erfahren; bei *Reptilien*, *Vögeln* und *Säugetieren* (Fig. 26b) verhornen sie, d. h. zunächst wird die Zellenrinde, dann die innere Partie der Zelle in die durch größere Widerstandsfähigkeit ausgezeichnete Hornsubstanz (Keratin) umgewandelt. Von der lebenden Zelle erhält sich einige Zeit noch der Kern, bis auch dieser schwindet und damit die Zelle vollkommen in ein totes Hornschüppchen verwandelt wird. In der Haut der höheren Wirbeltiere sind die Zonen der lebenden protoplasmatischen und der nicht mehr lebensfähigen verhornten Zellen scharf gegeneinander abgegrenzt; man unterscheidet sie auf dem Querschnitt leicht als das Stratum corneum (*sc*) und das Stratum Malpighi (*sM*) der Haut. Bei vielschichtigen Epithelien

hat die Cuticula ihre Bedeutung verloren, sie ist entweder ein unansehnlicher Grenzsaum (Fig. 26 a *CS*) oder fehlt ganz.

Das Drüsenepithel unterscheidet sich physiologisch vom gewöhnlichen Deckepithel dadurch, daß es zugleich auch Ausscheidungen, Sekrete oder Exkrete liefert. Anatomisch läßt sich das an der Anwesenheit von „Drüsenzellen“ erkennen, von Zellen, welche die Ausscheidung besorgen und mehr oder minder auffällig durch ihre Struktur ihren Charakter verraten. Charakteristische Drüsenzellen sind z. B. die Becherzellen: hier ist das Sekret, wohl meist Schleim, im Innern der

Drüsen-
epithel.

Fig. 26 a. Schnitt durch die Haut von *Petromyzon Planeri*. *Ep* das vielschichtige Epithel der Epidermis, darinnen *B* Becherzellen, *Kö* Körnerzellen, *Ko* Kolbenzellen, *CS* Cuticula, *Co* Lederhaut mit Blutgefäßen (*G*) bestehend aus horizontal geschichteten (*W*) und senkrecht aufsteigenden Bündeln fibrillären Bindegewebes (aus Wiedersheim).

Fig. 26 b. Vielschichtiges Epithel der menschlichen Haut. *sM* Stratum Malpighi, *sc* Stratum corneum.

Fig. 27. Einsichtiges Epithel einer Schnecke, *c* Cuticula, *d* Becherzellen.

Zelle zu einer glasigen Masse angehäuft, das Protoplasma dadurch zu einer dünnen, an einen Becher erinnernden Wandschicht zusammengeedrängt, in welcher der Kern lagert (Fig. 26 a *B*, Fig. 27 d). Andere Drüsenzellen sind die Körnchenzellen, bauchig aufgetriebene Körper, die in ihrem Innern von Sekretkörnern ganz durchsetzt sind (Fig. 26 a *Kö*). Zwischen Deck- und Drüsenepithel gibt es natürlich alle Übergänge. Den letzteren Namen wird man gewöhnlich nur dann anwenden, wenn die Drüsenzellen besonders häufig sind und damit der Epithelstrecke in erster Linie sekretorische Bedeutung verleihen. Das ist vornehmlich in den Apparaten der Fall, welche man mit einem besonderen Namen „Drüsen“ nennt, unter denen man einzellige und vielzellige Drüsen unterscheidet.

Einzellige
Drüsen.

Einzellige und vielzellige Drüsen führen zu einer Vergrößerung der sekretorischen Oberfläche durch Einstülpung. Einstülpung einer einzigen Zelle liefert die einzellige Drüse, welche vornehmlich bei wirbellosen Tieren vorkommt (Fig. 28); eine Drüsenzelle wächst hier so enorm an, daß sie im Epithel keinen Platz hat, sondern in die Tiefe, in die subepithelialen Schichten hineindringt; hier lagert der von Sekret geblähte Zellkörper mit Kern, reicht aber mit einem dünnen Fortsatz, einem Ausführgang, bis zur epithelialen Oberfläche vor.

Vielzellige
Drüsen.

Bei der Bildung der vielzelligen Drüsen wächst eine ausgedehnte Strecke Drüsenepithels als zylindrischer Strang oder Rohr von der Oberfläche aus in die tiefere Gewebsschicht; selten bleibt derselbe einfach, meist verästelt er sich und bildet die zusammengesetzte

Fig. 28.

Fig. 28. Einzellige Drüsen aus dem Mantelrande von *Helix pomatia*. *e* Epithel, *d* einzellige Drüsen, *p* Pigmentzellen.

Fig. 29.

Fig. 30.

Fig. 29. Tubulöse Drüsen. Links Brunner'sche Drüsen des Pferdes (nach Ellenberger), rechts Rectaldrüse der Maus (nach Bizozzero).

Fig. 30. Acinöse Speicheldrüsen von *Orthetzia cataphracta* (nach List); in den Acini sind die Kerne und Grenzen der Zellen eingetragen.

Drüse, die aus Hunderten oder Tausenden von Drüsenschläuchen bestehen kann, welche sämtlich in einen gemeinsamen Ausführgang münden. Man unterscheidet unter den vielzelligen Drüsen tubulöse und acinöse (alveoläre) Formen. Bei den tubulösen Drüsen (Fig. 29) besitzen die einfachen oder verästelten Drüsenschläuche dasselbe röhrlige Kaliber vom Anfang bis zum Ende, bei den acinösen (alveolären) Drüsen (Fig. 30) dagegen erweitert sich das blinde Ende des Drüsen Schlauchs zu einer Anschwellung, welche vorwiegend die sekretorischen Zellen enthält und an dem vorderen Abschnitt des Drüsen Schlauchs, dem Ausführgang, ansitzt, wie eine Weinbeere an ihrem Stiel. Zu den tubulösen Drüsen gehören Leber, Niere und Schweißdrüsen des Menschen, zu den acinösen die Speicheldrüsen nicht nur der Wirbeltiere, sondern auch der Arthropoden und Mollusken.

An das Drüsenepithel schließen wir zweckmäßigerweise die Besprechung der Geschlechtszellen an; denn diese bilden ein vollkommenes Seitenstück zu den Drüsenzellen. Wie das Sekret der letzteren aus dem Körper befördert werden muß, so bilden auch die Geschlechtszellen Elemente, die dem Organismus fremdartig gegenüberstehen und nach außen gelangen müssen, um in Funktion zu treten.

Geschlechts-
epithelien.

Fig. 31. Keimepithel einer Meduse. *ek* Ectoderm, *en* Entoderm, *o* Eier, *e* Epithel.

Fig. 32. Schnitt durch den Eierstock eines neugeborenen Kindes (nach Waldeyer). *ke* Keimepithel, *ue* Ureier im Keimepithel, *esch* Eischläuche, *eib* durch Abschnürung aus diesen hervorgegangene Eiballen, *f* einzelne Eifollikel, *gg* Gefäße.

Fig. 33. Eiröhre eines Insekts, *Vanessa urticae*. *a* Bildungszellen, bei *a₁* noch zusammenhängend, bei *a₂* getrennt, *b* Follikel-epithel, *c* Nährzellen, bei *e₁* und *e₂* in Desorganisation, *d* Eizellen, *f* fibröse Umbüllung, in den Endfaden *g* auslaufend. (Nach Waldeyer.)

Fig. 33.

Wie Drüsenzellen meist zwischen gewöhnliche Epithelzellen eingestreut sind, so liegen auch fast ausnahmslos die Geschlechtszellen im Epithel eingebettet, sei es im Epithel der Haut (Fig. 31), des Darms, der Leibeshöhle oder abgeschnürter Teile derselben (Fig. 32). Diese Verbindung der Sexualzellen mit dem Epithel hat noch einen weiteren Grund darin, daß viele Organismen, und besonders Organismen von niederem Bau,

ausschließlich aus Epithel bestehen und daher notwendigerweise im Epithel ihre Geschlechtsprodukte entwickeln müssen. Geschlechtszellen und Epithelzellen sind, mit anderen Worten, die ältesten Elemente des vielzelligen Tierkörpers und dadurch schon früh in Beziehung zueinander gebracht.

Geschlechtsepithelien, oder, wie man sie auch häufig nennt, Keimepithelien, haben wie Drüsenepithelien die Tendenz, in das subepitheliale Gewebe in Form von isolierten oder verästelten Schläuchen hineinzuwachsen (Fig. 32), und so kommt es, daß in vielen Tiergruppen die Geschlechtsorgane den Charakter von Drüsen tragen, weshalb man im allgemeinen ebenso häufig von Geschlechtsdrüsen wie von Geschlechtsorganen spricht (Fig. 33).

Was nun die spezifischen Elemente der Geschlechtsepithelien und Geschlechtsdrüsen anlangt, so besteht ein großer Unterschied zwischen den weiblichen und den männlichen Elementen, der schon darin zum Ausdruck kommt, daß die ersteren, die Eier, zu den größten, die letzteren, die Spermatozoen oder Samenfäden, zu den kleinsten Zellen des tierischen Körpers gehören.

Eizelle.

Die Eizelle oder Ovocyte (Fig. 34), wie sie im Ovarium gebildet wird, hat eine je nach der Tiergruppe wechselnde Größe; bei den mikroskopisch kleinen *Gastrotrichen* mißt sie 0,04 mm, beim Menschen fast 0,2 mm, bei den Fröschen mehrere Millimeter, und bei den großen Vögeln mehrere Zentimeter, wobei zu beachten ist, daß als Eizelle nur das sogenannte Gelbei angesehen werden kann, während das Eiweiß und die Schale Bildungen sind, die außerhalb des Eierstocks in dem Eileiter entstehen. Diese enormen Größenunterschiede sind weniger durch den Gehalt an eigentlicher Zellsubstanz, an Protoplasma (Bildungs- oder Hauptdotter) bedingt, als durch die Anhäufung von Deutoplasma (Nahrungs- oder Nebendotter, auch Dotter kurzweg genannt). Der Nebendotter hat die Aufgabe, den in Entwicklung begriffenen Embryo zu ernähren; er besteht daher aus fett- und eiweißreichen Stoffen, welche in feinen Körnchen oder polygonalen Körpern, den Dotterplättchen, oder in rundlichen Ölkugeln abgelagert sind. Er ist in um so größeren Quantitäten vorhanden und bedingt daher auch um so bedeutendere Dimensionen des Eies, je länger die Zeit dauert, in welcher das Ei von jeder Nahrungszufuhr abgeschnitten ist. Die größten Eier finden wir im allgemeinen bei eierlegenden Tieren, welche eine hohe Organisation besitzen, bei denen zur Anlage der vielfältigen Organe ein lange dauernder Entwicklungsgang innerhalb der Eischalen nötig ist.

Fig. 34. Unreifes Ei von *Strongylocentrotus lividus*.

Außer Bildungsdotter (Protoplasma) und Nahrungsdotter (Deutoplasma) findet sich im Ei stets noch der Zellkern oder das Keimbläschen (Vesicula germinativa) vor, ein auffallend großes Bläschen, welches bei großen Eiern schon mit unbewaffnetem Auge erkannt werden kann und von einer festen Membran umgeben ist. Sein Inhalt ist vorwiegend Kernsaft. In demselben breitet sich ein achromatisches Kernnetz aus und liegt ferner das Kernkörperchen, nach dem Entdecker auch Wagnerscher Fleck oder Keimfleck (Macula germinativa) genannt.

Häufig sind multinukleoläre Keimbläschen, besonders bei Eiern, welche sehr viel Dotter enthalten.

Die Spermatozoen, die Formelemente des männlichen Samens, sind so klein, daß sie nur mit den stärksten Vergrößerungen auf ihren feineren Bau hin untersucht werden können (Fig. 35 I und II). Am leichtesten ist an ihnen der Kopf (2) zu erkennen, welcher häufig durch seine sehr verschiedenartige Gestalt, indem er kugelig, oval, sichelförmig usw. ist, die spezifische Bestimmung der Spermatozoen ermöglicht. Der Kopf ist der fest zusammengeballte chromatische Teil des Kerns und färbt sich daher in geeigneten Farbstoffen sehr stark. Nach

Spermato-
zoen

Fig. 35. Verschiedene Spermatozoenformen. I vom *Chamaeleon* (nach Retzius), IIa eupyrene, b oligopyrene Spermatozoen von *Paludina* nach Meves, III von *Pagurus striatus* nach Koltzoff, IV vom *Flusskrebs* nach Grobben, V vom *Spulwurm*. 1 Perforatorium, 2 Kern oder Kopf, 3 Centrosomen, 4 Mittelstück, 5 Schwanzfaden, 6 stark lichtbrechender Körper.

vorn verlängert sich der Kopf oft in eine scharfe Spitze (1), das Perforatorium, welches, wie schon der Name sagt, als ein Apparat gedeutet wird, der die Aufgabe hat, das Eindringen des Samenfadens in das Ei bei der Befruchtung zu ermöglichen; nach rückwärts setzt sich an den Kopf das bald kurz gedrungene, bald lang ausgezogene, bei Kernfärbung farblos bleibende Mittelstück (4), an das letztere wiederum der Schwanzfaden (5), eine lange Geißel, welche die lebhafte Beweglichkeit der reifen Spermatozoen vermittelt. Protoplasma kann nur in äußerst geringen Spuren vorhanden sein, welche in dünner Schicht den Kern umgeben. Dagegen findet sich wohl stets ein achromatisches Centrosoma, welches seinen Sitz im Mittelstück hat (3).

Nach dem beschriebenen Schema, welches aber meist eine außerordentlich komplizierte Ausgestaltung erfährt, sind die Spermatozoen fast bei

sämtlichen Tieren gebaut, mit Ausnahme der *Nematoden*, der meisten *Crustaceen*, mancher *Myriapoden*. Gewöhnlich sind hier die Spermatozoen auffallend groß und unbeweglich und umschließen einen sonst nicht vorkommenden homogenen, stark lichtbrechenden Körper, dessen Bedeutung ganz unklar ist. Die Spermatozoen der Spulwürmer (Fig. 35 V) haben die Gestalt eines Zuckerhuts mit abgerundetem, breitem, den Kern enthaltenden Ende. Die Spermatozoen der *decapoden Crustaceen* (III, IV) besitzen 3 oder mehr starre, wie Pseudopodien einer *Heliozoë* aussehende Fortsätze, die vom Umkreis des schüssel- oder walzenförmigen Körpers entspringen; sie enthalten einen stark lichtbrechenden Einschuß (*b*) und in diesem wieder ein dem Perforatorium wahrscheinlich zu vergleichendes Stäbchen (III 1). Bei anderen *Crustaceen* sind die Spermatozoen Fäden von kolossaler Länge (7 mm lang bei manchen *Ostracoden*). Am merkwürdigsten schließlich ist das bei einigen Tieren beobachtete Auftreten von zweierlei Spermatozoen. Bei *Paludina vivipara* (ähnlich auch bei manchen anderen *Prosobranchiern*) entstehen im Hoden eines und desselben Tieres nebeneinander haarförmige Spermatozoen mit korkzieherartig gewundenen Köpfen und wurmförmige Spermatozoen mit einem Wimperbüschel am hinteren Ende; erstere enthalten die normale Chromatinmasse (*eupyrene Sp.*), letztere enthalten sehr wenig Chromatin (*oligopyrene Sp.*). Bei vielen Spinnern, z. B. den *Pygaera*-Arten, wo ein ähnlicher Dimorphismus vorkommt, sind die zweiten Spermatozoen völlig chromatinfrei (*apyren*). Die Vermutung, daß der Dimorphismus der Spermatozoen mit der Geschlechtsbestimmung zu tun hat, findet eine Stütze in den Erfahrungen über die Spermatogenese der Wanzen. Die Hälfte der hier vorkommenden Spermatozoen enthält ein Chromosom (das accessorische Ch.) mehr, als die andere Hälfte. Die

Fig. 36. Sinnesepithel, α einer Actinie, β aus der Geruchsschleimhaut des Menschen, *d* Stützzellen, *s* Sinneszellen.

Eier, welche von der zweiten relativ oligopyrenen Spermatozoenart befruchtet werden, liefern männliche Tiere.

Sinnes-
epithel.

Die letzte Modifikation des Epithels, welche wir noch zu besprechen haben, ist endlich das Sinnesepithel. Seinen besonderen Charakter erhält dasselbe durch die Verbindung, welche einige seiner Zellen, die Sinneszellen, mit den feinsten Endästen verzweigter, vom Zentralnervensystem kommender Nerven eingehen. Diese Verbindung kann in zweierlei Weise bewerkstelligt werden. Im ersten Falle verlängern sich die Sinneszellen (primäre S.) direkt in feine Nervenfasern; sie sind fadenförmige Zellen, in denen durch die Einlagerung des Kerns eine Verdickung herbeigeführt wird (Fig. 36). Der nach außen vom Kern gelegene periphere Teil der Zelle vermittelt die Aufnahme der Sinnesempfindung, während der zentrale Teil sich kontinuierlich in die Nervenfasern fortsetzt und sich demgemäß in zwei oder mehr feinste, den Charakter von Nervenfasern annehmende Ausläufer verzweigt. Im zweiten Falle endet der Sinnesnerv in einer unter dem Epithel gelegenen Ganglienzelle, welche in das Epithel Ausläufer entsendet. Diese

enden frei zwischen den Epithelzellen oder legen sich an besondere Sinneszellen, mit denen sie nur im Kontakt stehen, an (sekundäre S.). Beiderlei Sinneszellen können an ihrem peripheren Ende besondere, zur Sinnesempfindung in Beziehung stehende Anhänge tragen: Hörhaare, Tasthaare, stiftchenartige Aufsätze bei Geruchs- und Geschmacksorganen, ansehnliche Stäbchen bei den Sehzellen. Fast ausnahmslos gilt der Satz, daß die Sinnesepithelien Teile der Haut (Ectoderm) sind oder wenigstens entwicklungsgeschichtlich von ihr abstammen. Selbst für Sinnesorgane, die von der Haut abgelöst und durch reichliches Zwischengewebe von ihr getrennt sind, wie Auge und Gehörorgan der Wirbeltiere, läßt sich die ectodermale Abstammung ihrer Sinnesepithelien (Retina, Crista acustica) beweisen.

Im Bereich des Sinnesepithels und zwischen den Sinneszellen finden sich noch anderweitige Epithelzellen, welche nicht mit Nerven in Verbindung stehen und mannigfache Nebenfunktionen zu leisten haben; sie dienen zur Stütze der Sinneszellen, können beim Auge Pigment enthalten, beim Gehörorgan die „Hörsteine“ tragen usw. Man kann sie mit dem allgemeinen Namen „Stützzellen“ belegen.

2. Bidesubstanzen.

Histologisch genommen, gibt es keinen größeren Unterschied als zwischen Epithelien einerseits und Bidesubstanzen andererseits; gehören jene der Oberfläche an, so finden sich diese im Innern des Körpers; spielen bei jenen die Zellen die Hauptrolle, so sind sie umgekehrt bei diesen von untergeordneter Bedeutung gegenüber den Plasmaprodukten, den „Intercellularsubstanzen“, welche den Charakter der verschiedenen Bidesubstanzarten vornehmlich bedingen.

Trotz dieses Gegensatzes hängen die Bidesubstanzen mit dem Epithel genetisch zusammen. Bei Tieren, deren Körper anfänglich nur aus Epithelien besteht, kann man durch direkte Beobachtung den Zusammenhang erweisen. Die Epithelien scheiden auf ihrer inneren Seite eine gallertige Masse ab, in welche einzelne ihrer Zellen eindringen. So entsteht der Bidesubstanzkeim oder das Mesenchym (Fig. 108).

Primäre Aufgabe der Bidesubstanzen ist es, die Zwischenräume, welche sich im Innern des Körpers zwischen den einzelnen Organen ergeben, auszufüllen und dabei die Einzelteile des Organs, sowie auch die verschiedenen Organe untereinander zu verbinden. Die Bidesubstanzen tragen infolgedessen auch zur Festigkeit des Körpergefüges bei und werden häufig zum Aufbau des Skeletts verwandt. Um das zu erreichen, bilden die Zellen auf ihrer Oberfläche Substanzen, welche meist eine größere Festigkeit haben als das Protoplasma und, da sie zwischen die Zellen eingeschlossen sind, Intercellularsubstanzen heißen. Je mehr die Intercellularsubstanzen an Masse zunehmen, um so mehr verbrauchen sich die Zellen und werden zu unscheinbaren Körperchen, den Bidesubstanzkörperchen, oder verschwinden sogar, was jedoch selten ist, gänzlich. Da die Intercellularsubstanzen das wichtigste in der Bidesubstanz sind, ist es begreiflich, daß vornehmlich auf ihrer verschiedenen Beschaffenheit die Unterschiede der einzelnen Arten der Bidesubstanz beruhen. Man unterscheidet folgende Formen: 1. zellige Bidesubstanz, 2. homogene Bidesubstanz, 3. faserige Bidesubstanz, 4. Knorpel, 5. Knochen.

Zellige
Binde-
substanz.

Die zellige Binde-substanz, welche, streng genommen, nicht hierher gehört, da sie nicht vom Mesenchym stammt, sondern direkt aus umgewandeltem Epithel entsteht, zeigt die Merkmale der Gruppe am wenigsten ausgeprägt: sie hat ihren Namen daher, daß die Zellen die Hauptmasse ausmachen, während die Zellprodukte nur in den ersten Anfängen vorhanden sind. Die Zellen sind große, blasige Körper, welche nach Analogie pflanzlicher Zellen fest gegeneinander gepreßt sind und sich polygonal abgeplattet haben; sie haben zwischen sich eine feste, wenn auch dünne Schicht von Intercellularsubstanz ausgeschieden (Fig. 37).

Homogene
Binde-
substanz.

Bei der homogenen Binde-substanz ist die Intercellular-substanz meist reichlich vorhanden als eine glasartig durchsichtige und daher unter dem Mikroskop fast gar nicht wahrnehmbare, bald gallert-artig weiche, bald derbere Masse (Fig. 38). Die in ihr liegenden Zellen sind entweder kugelig oder senden verästelte Fortsätze in die Grund-substanz hinein. Solche Verästelungen können zu einem Netzwerk verschmelzen, welches wie ein Pseudopodiennetz Zelle mit Zelle verbindet.

Fig. 37.

Fig. 38.

Fig. 37. Zellige Binde-substanz. Querschnitt durch die Chorda einer eben ausgeschlüpften Forelle. n Kerne der Chordazellen.

Fig. 38. Homogene Binde-substanz von *Sycandra raphanus* (nach F. E. Schulze).

Nicht selten wird außerdem die homogene Binde-substanz von isolierten festen Fäden oder Strängen durchsetzt, welche vermöge ihrer physikalischen Eigenschaften elastische Fasern heißen und aus einer gegen die meisten Reagentien äußerst widerstandsfähigen Substanz, dem Elastin, bestehen. Endlich können sich in der Grundsubstanz die feineren Binde-substanzfibrillen entwickeln, welche das charakteristische Element der nächsten Gruppe bilden und zu dieser überleiten, je mehr sie durch Zunahme an Zahl in den Vordergrund treten und den Charakter des Gewebes bestimmen.

Faserige
Binde-
substanz.

Die faserige Binde-substanz ist ausgezeichnet durch die reichliche Anwesenheit der Bindegewebsfibrillen; dieselben sind Fädchen von außerordentlicher Feinheit und liegen in einer homogenen Grundsubstanz, die sie um so mehr verdecken, je reichlicher sie sind. In ihrem Verlaufe sind sie entweder wirr angeordnet und nach allen Richtungen gekreuzt, oder sie verlaufen im wesentlichen parallel und in bestimmten Richtungen. Zwischen ihnen finden sich die rundlichen, spindelförmigen oder verästelten Binde-substanzkörperchen (Fig. 39). Für die *Wirbeltiere* ist es charakteristisch, daß die Fibrillen zu Bündeln gruppiert sind. Jedes Bündel wird gewöhnlich von den zu platten Zellen gewordenen

Bindegewebskörperchen umscheidet. Die Bündel verlaufen locker gekreuzt nach allen Richtungen (lockeres Bindegewebe, Zellgewebe der früheren Autoren, Fig. 40), oder sie sind selbst wieder genau parallel gestellt und zu einer straffen Fasermasse zusammengefügt (straffes Bindegewebe der Bänder, Sehngewebe, Fig. 41). Da nun die Fibrillen der faserigen Bindesubstanz der Wirbeltiere noch eine weitere, sonst nicht

Fig. 39. Faserige Bindesubstanz einer *Actinie*.

Fig. 40. Lockeres faseriges Bindegewebe (nach Gegenbaur).

Fig. 41. Sehngewebe (nach Gegenbaur).

vorkommende Eigentümlichkeit besitzen, daß sie aus Glutin bestehen und beim Kochen Leim liefern, ist es zweckmäßig, für diese Gewebsform den besonderen Namen „Bindegewebe“ zu reservieren.

In allen faserigen Bindesubstanzen können als weitere Formelemente die elastischen Fasern auftreten; sie können sogar die gewöhnlichen Bindegewebsfibrillen verdrängen und zum dominierenden Bestandteil der Bindesubstanz werden, weshalb man dann von elastischem Gewebe spricht.

Knorpel und Knochen sind gleichfalls Gewebe, welche ihre charakteristische Ausbildung nur bei Wirbeltieren finden. Der Knorpel

hat in seinem Aussehen viel Ähnlichkeit mit der homogenen Bindesubstanz mancher wirbelloser Tiere: seine Grundsubstanz ist homogen und auf den ersten Blick ganz strukturlos (Fig. 42), nimmt aber unter dem Einfluß gewisser Reagentien eine faserige Beschaffenheit an. Letzteres Verhalten, sowie der Umstand, daß der Knorpel durch Umwandlung des Perichondrium, einer dünnen, faserigen, seine Oberfläche überziehenden Haut, wächst, läßt es sicher erscheinen, daß er ein homogenisiertes, faseriges Bindegewebe ist und sich somit wesentlich von der homogenen Bindesubstanz unterscheidet, da er nicht wie diese eine niedere, sondern eine höhere Stufe der Gewebsbildung bezeichnet. — Be-

Fig. 42. Knorpel (nach Gegenbaur). *a* Perichondrium, *b* Uebergang zum typischen Knorpel *c*.

achtenswert in dieser Hinsicht ist ferner, daß auch die Knorpelgrundsubstanz (Chondrin) beim Kochen Leim liefert, Chondrinleim, der sich aber vom Glutinleim des Bindegewebes dadurch unterscheidet, daß er von Essigsäure ausgefällt wird. In der Grundsubstanz liegen die Knorpelzellen zu Gruppen und Nestern vereinigt, eine Gruppierungsweise, die auf ihre Entstehung hinweist, da jede Zellengruppe durch successive Teilung aus einer einzigen Mutterzelle entstanden ist. — Auch im Knorpel können elastische Fasern auftreten; eine große Zahl derselben wandelt den bläulich schimmernden, hyalinen Knorpel in den gelblich gefärbten, elastischen Knorpel um.

— Vom Wirbeltierknorpel unterscheidet sich der „Kopfknorpel“ der *Cephalopoden* dadurch, daß die Knorpelkörperchen reichliche verästelte Ausläufer besitzen.

Knochen.

Fig. 43. Querschnitt durch einen Mittelhandknochen des Menschen. *a* Fläche des Periosts mit angrenzenden periostalen Grundlamellen, *b* Fläche des Markraumes mit angrenzenden Markraumgrundlamellen, *c* Querschnitte der Haversischen Kanäle und ihrer Lamellensysteme, *d* Schaltlamellen, *e* Knochenkörperchen resp. deren Hohlräume (nach Frey).

Der Knochen ist die komplizierteste Bildung in der Binde substanzreihe. Er besteht aus einer dem Glutin sehr nahestehenden Grundsubstanz, dem Ossein, welche mit anorganischen Bestandteilen so innig verbunden ist, daß man unter dem Mikroskop nur eine homogene Masse sieht. Das Verhältnis von anorganischer und organischer Substanz wechselt nach Alter und Art des Tieres; beim Menschen z. B. kommen 65 Proz. anorganische Substanz auf 35 Proz. organische, bei der Schildkröte 63 Proz. auf 37 Proz. Unter den anorganischen Bestandteilen ist am wichtigsten der phosphorsaure Kalk, 84 Proz. der Gesamtmasse der anorganischen Verbindungen; daneben finden sich noch in geringeren Quantitäten Verbindungen von Fluor, Chlor, Kohlensäure und Magnesia. Bei kompakten Knochen ist die Grundsubstanz zusammengesetzt aus den Knochenlamellen (Fig. 43), deren Anordnung von den in und an dem Knochen vorhandenen Oberflächen bestimmt wird. In einem Röhrenknochen (wie dem Oberarmbein oder einem Mittelhandknochen) ist eine Oberfläche durch die Begrenzung nach außen gegeben, wo eine faserige Haut, die Beinhaut oder das Periost, ihr dicht auflagert. Eine zweite Oberfläche ist nach dem Innern nötig geworden durch die Anwesenheit der Markhöhle. Endlich ist das

Massiv des Knochens noch durchsetzt von den Haversischen Kanälen, welche, vorwiegend in der Längsrichtung angeordnet, durch quere oder schräge Kanäle aber zu einem Netz untereinander verbunden sind und dem Verlauf von Blutgefäßen dienen. Indem nun die Knochenlamellen sich parallel den besprochenen Oberflächen anordnen, lassen sich auf dem

Querschnitt zwei Systeme unterscheiden, die Grundlamellen und die Haversischen Lamellen. Jene sind den Oberflächen des Periosts und des Markraums parallel gestellt und bilden einen Mantel von konzentrischen Schichten um die Markhöhle herum. In diesen Grundstock des Knochens sind nun die Haversischen Kanäle mit ihren Lamellen eingefügt, indem sie die ihnen in den Weg tretenden Grundlamellen bis auf Reste, die Schalllamellen, zerstört und ersetzt haben. Die Haversischen Lamellen sind um das Lumen der Haversischen Kanäle ebenso konzentrisch geschichtet wie die Grundlamellen um den Markraum.

Die Schichtung des Knochens ist durch die Entstehungsweise begründet. Wo die Knochengrundsubstanz an die Haversischen Kanäle, den Markraum oder das Periost angrenzt, findet sich vorübergehend oder dauernd eine epithelartige Lage von Zellen, den „Osteoblasten“, welche die Knochengrundsubstanz ausscheiden, was, wie in allen derartigen Fällen, der ausgeschiedenen Substanz eine geschichtete Struktur verleiht. Bei dieser Ausscheidung geraten einige Zellen mit in die Grundsubstanz hinein und liefern hier die Knochenkörperchen, welche sich von den Knorpelzellen durch die reichlichen, die Grundsubstanz durchsetzenden Ausläufer unterscheiden. Die von einem Knochenkörperchen entspringenden Ausläufer verästeln sich und verschmelzen mit den ihnen entgegenkommenden Verzweigungen benachbarter Zellen; ihre Anordnung ist am schönsten am getrockneten Knochen zu erkennen, weil hier die Hohlräume und Kanäle der Grundsubstanz mit Luft gefüllt sind. — Bei spongiösen Knochen vereinfacht sich der Bau, indem hier die Haversischen Kanäle mit ihren Lamellensystemen, oft auch die Schichtung in Grundlamellen fehlen. — Als besondere Modifikationen des Knochengewebes sind noch zu nennen das Gewebe der Fischschuppen und das Zahnbein, auch Elfenbein oder *Substantia eburnea* genannt.

Blut und Lymphe, welche wir hier im Anschluß an die Bindestoffen abhandeln, sind, streng genommen, gar keine Gewebe, sondern nur ernährende Flüssigkeiten. Zweierlei ernährende Flüssigkeiten finden sich bei den *Wirbeltieren* vor, das rot gefärbte Blut und die farblose oder schwach opalisierende oder weißlich getrübbte Lymphe. Am Blut des Menschen und der Wirbeltiere haben wir zunächst die flüssigen und die geformten Bestandteile auseinanderzuhalten. Die Blutflüssigkeit oder das Blutplasma ist, abgesehen von anorganischen Bestandteilen, besonders reich an Eiweißsubstanzen, von denen sich jedoch nach der Entleerung des Blutes aus den Gefäßen ein Teil durch Gerinnung ausscheidet und den aus Fibrin bestehenden Blutkuchen liefert, während eine an Eiweiß ärmere Flüssigkeit, das Blutserum, übrig bleibt. Die geformten Elemente, die Blutzellen, werden als rote und weiße Blutkörperchen unterschieden. Letztere (die Leukocyten) sind in geringerer Zahl vorhanden und haben große Ähnlichkeit mit den im Wasser vorkommenden *Amöben*; sie sind Protoplasmaklumpchen, welche einen Kern enthalten, Fremdkörper, wie z. B. in das Blut gespritzte Karminkörnchen, fressen und sich „amöboid“, d. h. durch Ausenden von Pseudopodien fortbewegen (Fig. 44a).

Blut und
Lymphe.

Die roten Blutkörperchen der *Wirbeltiere* (Fig. 45) sind im ausgebildeten Zustand kreisrunde oder ovale Scheiben, welche durch Einwirkungen von außen, durch Druck und Zug, vorübergehend gebogen, eingeschnürt oder anderweitig in ihrer Form modifiziert werden, aktiv aber ihre Gestalt nicht verändern können, weil sie nicht mehr aus Proto-

plasma bestehen. Entwicklungsgeschichtlich entstehen sie zwar aus echten, kernhaltigen protoplasmatischen Zellen „Erythroblasten“; allmählich jedoch wird der protoplasmatische Zellenleib ganz in ein Plasmaprodukt, das Stroma des Blutkörperchens, verwandelt. Wenn sich bei dieser Metamorphose der Kern erhält, so bildet er im Zentrum der Scheibe beiderseits eine schwache Hervorwölbung; wird der Kern ebenfalls rückgebildet, dann bilden sich an Stelle der beiderseitigen Hervorwölbungen flache Dellen. Im letzteren Fall hat man, streng genommen, kein Recht mehr, von Blutzellen zu reden, da alle charakteristischen Bestandteile der Zelle, Kern und Protoplasma, geschwunden sind. — Systematisch sind die roten Blutkörperchen insofern von Interesse, als kernlose Formen nur bei den *Säugetieren* (Fig. 45 a, b), kernhaltige bei allen übrigen Wirbeltieren (c—d) gefunden werden. Auch besitzen die *Säugetiere* kreisrunde, die übrigen *Wirbeltiere* ovale Scheiben. In letzterer Hinsicht kommen jedoch Ausnahmen vor, indem unter den Säugetieren die *Tylopoden* (*Kamel*, *Lama*) ovale, unter den Fischen die *Cyclostomen* kreisrunde Blutkörperchen haben.

Fig. 44. Weiße Blutkörperchen, a'—a''' vom Menschen, b vom Krebs (n der Kern).

Fig. 45. Rote Blutkörperchen, a vom Menschen, b vom Kamel, c von der Natter, d' von Proteus (Kantenansicht), d'' Flächenansicht, e eines Rochen, f von Petromyzon, n Kern. (Alle Blutkörperchen 700mal vergrößert, mit Ausnahme von d, welche 350mal vergrößert sind.)

Die roten Blutkörperchen sind sowohl Ursache der Farbe des Blutes, als auch Träger einer seiner wichtigsten Funktionen, der Vermittlung des Gasaustausches; beides hängt damit zusammen, daß das Stroma den Blutfarbstoff oder das Hämoglobin enthält. Das Hämoglobin gehört zu den wenigen krystallisierbaren Eiweißkörpern und ist ausgezeichnet durch einen geringen Gehalt an Eisen und durch seine Wahlverwandtschaft zu Sauerstoff. Sauerstoffhaltiges Hämoglobin oder Oxyhämoglobin bedingt die karminartige Farbe des sogenannten arteriellen Blutes, welches von den Atmungsorganen abströmt und an die funktionierenden, Kohlensäure produzierenden Gewebe den Sauerstoff abgibt: sauerstofffreies, „reduziertes“ Hämoglobin bedingt die dunkelrote, ins Bläuliche schimmernde Farbe des venösen Blutes, welches die bei der Funktion entstandene Kohlensäure von den Geweben aufnimmt.

Vom Blut unterscheidet sich die Lymphe durch den gänzlichen Mangel der roten Blutkörperchen und die geringere Gerinnungsfähigkeit ihres Plasmas. Lymphe ist somit eine eiweißhaltige Flüssigkeit mit weißen Blutzellen, welche deshalb auch die Lymphkörperchen heißen.

Bei den meisten wirbellosen Tieren ist nur eine Art von ernährender Flüssigkeit vorhanden und auch diese nicht einmal bei allen Klassen; die Flüssigkeit wird Blut genannt, obwohl sie gewöhnlich farblos ist. Wo Färbung vorkommt, ist dieselbe am häufigsten eine gelblichrote oder intensiv rote: sie kann sogar, ähnlich wie bei den *Wirbeltieren*, durch Hämoglobin bedingt sein (unter den *Mollusken* bei *Planorben*, *Arca tetragona*, *A. noae*, *Solen legumen*, *Tellina planata*, *Pectunculus glycymeris* und anderen, unter *Anneliden* bei *Capitelliden*, *Glycera*, *Polycirrus*, *Leprea*, *Blutegel*, *Regenwürmern*, unter *Insekten* bei *Chironomus*). Anstatt des Hämoglobins finden sich vielfach andere Farbstoffe: bei *Tintenfischen*, manchen *Schnecken* und *Muscheln*, beim *Hummer* und manchen *Krabben* das bei Sauerstoffzutritt sich bläuende schwach kupferhaltige Hämocyanin, bei *Sipunculiden* Hämerithrin etc. Sitz der Färbung ist in der Regel das Blutplasma (*Chironomus*, *Hirudineen*, *Regenwürmer* und die meisten *Anneliden*); nur ausnahmsweise kommen gefärbte Blutkörperchen vor, wie bei *Arca*, *Solen* und den übrigen obengenannten *Muscheln*, ferner bei der Gattung *Phoronis*. Gefärbte, mit Blutkörperchen identische, Hämoglobin enthaltende Elemente finden sich außerdem in der Leibeshöhlenflüssigkeit mancher *Anneliden* (*Capitelliden*, *Glycera*, *Leprea*, *Polycirrus*) und in den Ambulacralgefäßen von *Echinodermen* (*Ophiactis viridis*, einigen *Holothuriern*) vor. — Am verbreitetsten sind bei wirbellosen Tieren die Leukocyten, welche sich durch lebhaft amöboide Beweglichkeit auszeichnen; indessen können sie ebenfalls fehlen, so daß dann das Blut eine Flüssigkeit ohne geformte Körperchen ist.

3. Muskelgewebe.

Funktionell am schärfsten charakterisiert ist das Muskelgewebe, insofern es Träger der aktiven Bewegungen im tierischen Körper ist. Da nun auch dem Protoplasma aktive Beweglichkeit zukommt, ist es wichtig, die Unterschiede zwischen beiden Bewegungsweisen zu erörtern. Die Unterschiede sind gegeben in der Richtung und in der Intensität der Bewegung. Ein Protoplasmaklumpchen hat die Fähigkeit, nach allen Richtungen hin zu wandern, weil in seinem Innern eine hochgradige Verschiebbarkeit der kleinsten Teilchen gegeneinander besteht. Alle Muskeln, und dementsprechend auch ihre einzelnen Elemente, die Muskelfasern und Muskelfibrillen, besitzen dagegen nur die Fähigkeit der Verkürzung unter gleichzeitiger Zunahme des Querschnitts (Fig. 46); sie können daher auch nur Bewegungen in einer bestimmten Richtung, in der Richtung der Muskelachse, vollziehen. Ist die Muskelsubstanz somit in ihrer Bewegung beschränkter als das Protoplasma, so bietet sie auf der anderen Seite die Vorteile größerer Energie und größerer Schnelligkeit. Ein mit der Natur der verschiedenen Bewegungsarten vertrauter Beobachter wird schon aus der Intensität und Schnelligkeit mit ziemlicher Sicherheit entscheiden können, ob in einem gegebenen Fall eine Bewegung durch Protoplasma oder durch kontraktile Substanz im engeren Sinne (Muskelsubstanz) ausgeführt wird.

Diese physiologischen Betrachtungen weisen schon darauf hin, daß Protoplasma und kontraktile Substanz auch morphologisch verschiedenere Dinge sind, und daß man daher im Muskelgewebe scharf zwischen Bildungszelle oder Muskelkörperchen und Bildungsprodukt oder kontraktile Substanz unterscheiden muß, wie im Bindegewebe zwischen Bindegewebskörperchen und Bindegewebsfibrillen. Tatsächlich ist auch dieser Unterschied vorhanden, nur ist er optisch nicht immer gleich gut wahrnehm-

bar. Man kennt in der tierischen Histologie zwei Arten oder, man kann auch sagen, zwei Ausbildungsstufen der Muskelsubstanz, die homogene oder glatte und die quergestreifte. Da erstere dem körnchenfreien Protoplasma sehr ähnlich sieht, ist ihre Abgrenzung gegen das Muskelkörperchen schwieriger zu erkennen als bei der quergestreiften Muskelsubstanz, welcher durch ihre feinere Struktur ein ganz anderes Aussehen als dem Protoplasma gegeben wird. Bei der quergestreiften Muskulatur besteht die kontraktile Substanz aus zwei in der Kontraktionsrichtung des Muskels regelmäßig, oft in sehr komplizierter Weise miteinander alternierenden und bei der Kontraktion ihre Anordnung verändernden Substanzen, von denen die eine doppelt, die andere einfach lichtbrechend ist (Fig. 24, 46, 49).

Glatte
und quer-
gestreifte
Muskel-
fasern.

Die glatte Muskelsubstanz stellt eine niederere Entwicklungsstufe als die quergestreifte dar, indem sie vorwiegend bei minder hoch organisierten und trägeren Tierformen vorkommt. Interessant ist in dieser Hinsicht die Erscheinung, daß von zwei Entwicklungszuständen einer und

Fig. 46. Vier quergestreifte Muskelfibrillen a im ruhenden, b im kontrahierten Zustand (nach Rollet).

derselben Art der einfach gebaute und träge *Polyp* glatte, die in jeder Hinsicht vollkommenere und beweglichere *Meduse* quergestreifte Muskeln hat. Der Unterschied in der Leistungsfähigkeit hat bei den Wirbeltieren zu der eigentümlichen Verteilung der Muskelsubstanz geführt, daß die glatte Muskulatur vorwiegend den Eingeweiden, deren Bewegung nicht dem Willen unterworfen ist, angehört (organische, unwillkürliche Muskulatur), während die dem Willen unterworfenen und zu schnellerer Handlung berufene Körpermuskulatur (willkürliche Muskulatur) quergestreift ist. Man muß sich hüten, daraus den Schluß zu ziehen, als ob der Unterschied von glatter und quergestreifter Muskulatur sich mit dem Unterschied von Eingeweide- und Körpermuskulatur decke. Das Irrtümliche einer derartigen Auffassung erhellt schon daraus, daß fast die gesamte Körpermuskulatur der *Mollusken* glatt, dagegen die Eingeweidemuskulatur vieler *Insekten*

und *Krebse* und die Herzmuskulatur der *Wirbeltiere* wie ihre Körpermuskulatur quergestreift ist.

Epithel-
und Binde-
substanz-
muskeln.

Im ersten und zweiten Abschnitt der Gewebelehre haben wir im Epithel und in der Bindesubstanz zwei grundsätzlich verschiedene Gewebeformen kennen gelernt. Dieser Gegensatz hat auch für die Beschreibung der Muskulatur seine Bedeutung; denn es zeigt sich, daß sowohl Epithelzellen wie Bindesubstanzzellen die Fähigkeit haben, kontraktile Substanz zu bilden, und daß sich genetisch daher zwei Muskelarten ergeben, die Epithelmuskeln und die Bindesubstanzmuskeln, für welche letztere wir den seit langem gebräuchlichen Namen „kontraktile Faserzellen“ beibehalten wollen. Beide Arten Muskelzellen können a priori sowohl glatte wie quergestreifte Muskelsubstanz bilden; nur hat die Anhäufung der Bindesubstanz um innere Organe es begünstigt, daß die kontraktile Faserzellen meist glatt sind.

Epithelmuskelzellen sind Zellen, welche mit dem einen Ende an die Körperoberfläche oder die Begrenzung eines Innenraumes (Leibeshöhle, Darmlumen) heranreichen und hier sogar eine Cuticula, Geißeln und Flimmern besitzen können, während sie am anderen Ende kontraktile Substanz in Form von Muskelfibrillen ausgeschieden haben (Fig. 47; auf

einem senkrecht zum Fibrillenverlauf angefertigten Querschnitt sind die Fibrillen in Fig. 25d als kleine Körner zu sehen); sie vereinigen in sich die Doppelfunktion der Epithelzelle und der Muskelzelle. Kontraktile Faserzellen sind dagegen Binesubstanzzellen, welche sich meist allseitig mit einem Mantel kontraktiler Substanz umhüllt haben; ihrer Entstehung entsprechend haben sie die Form von Binesubstanzzellen und sind spindelförmig oder verästelt. Wo Verästelungen vorkommen, sind sie namentlich an den Enden angebracht (Fig. 48). Die Gleichartigkeit der Gestalt erschwert die Unterscheidung der gewöhnlichen Binesubstanzzellen und Faserzellen; ist die kontraktile Schicht auf der Oberfläche schwach entwickelt, so

Fig. 47. Epithelmuskelzellen, a einer Meduse (quergestreift), b einer Actinie (glatt).

Fig. 48.

Fig. 48. Kontraktile Faserzellen, a vom Menschen, b—e Beroë (*Ctenophore*), b junge Fasern, c verästeltes Ende, d Mittelteil, e Querschnitt einer ausgebildeten Faser.

Fig. 49.

Fig. 49. Quergestreiftes Primitivbündel, n Kerne, s Stelle, an der durch Zerreißen der Fibrillen das Sarcolemma deutlich geworden ist (nach Gegenbaur).

kann die Unterscheidung sogar zur Unmöglichkeit werden. In anderen Fällen dagegen ist die ein- oder vielkernige Protoplasmamasse, die „Achsensubstanz“, von der Muskelmasse, der „Rindenschicht“, durch eine scharfe Linie abgegrenzt (Fig. 48 c, d, e). Die regelmäßige Neben-

einanderlagerung der Epithelzellen bringt es mit sich, daß die von ihnen gebildeten Muskelfibrillen regelmäßig und parallel nebeneinander lagern und so eine Schicht bilden, welche sich in Falten legt, wenn auf einem gegebenen beschränkten Raum mehr Muskelsubstanz erzeugt werden soll (vergl. Fig. 188, 205, 206 und ihre Erklärung).

Bei *Wirbeltieren* und *Arthropoden* besteht die Körpermuskulatur aus quergestreiften Muskelfasern, den *Primitivbündeln* (Fig. 49). Ein Primitivbündel ist ein zylindrischer Schlauch, der durch eine strukturlose Haut, das *Sarcolemma*, nach außen begrenzt und umhüllt wird. Sein Inhalt besteht aus feinen Fibrillen, welche streng parallel zueinander und dicht zusammengefügt von einem Ende des Schlauches zum anderen verlaufen. Jede Fibrille wird von einfach- und doppeltbrechenden Teilen gebildet, welche in mehr oder minder komplizierter Anordnung miteinander alternieren. Da nun die doppeltbrechenden Teile der Fibrillen innerhalb eines Bündels immer genau auf gleicher Höhe liegen, so fügen sie sich zu einer queren, das ganze Bündel durchsetzenden Streifung zusammen. Zwischen die Muskelfibrillen sind endlich hier und da eingesprengt die Muskelkörperchen, spindelige Protoplasmakörper mit Kernen, die Reste der Zellen, welche die Muskulatur gebildet haben. Obwohl diese Primitivbündel in ihrer Struktur keinen epithelialen Charakter verraten, so läßt sich gleichwohl entwicklungsgeschichtlich ihre Abstammung vom Epithel der primitiven Leibeshöhle (einem als *Urwirbel* bezeichneten abgesonderten Abschnitt derselben) erweisen.

4. Nervengewebe.

Wie das Muskelgewebe die Bewegungen vermittelt, so dient das Nervengewebe der Übertragung von Erregungszuständen; es pflanzt die in der Peripherie in den Sinnesorganen entstehenden Erregungen nach dem Zentralnervensystem fort und vermittelt hier ihre Wahrnehmung (zentripetale Nervenbahnen); es überträgt ferner die Willensimpulse und reflektorischen Erregungen vom Zentralorgan nach der Peripherie, vor allem auf Muskulatur und Drüsengewebe (zentrifugale N.). Im Nervengewebe des Zentralorgans werden endlich die an verschiedenen Orten entstehenden Erregungszustände kombiniert und so die Elemente geliefert zu dem, was wir selbständige seelische Tätigkeit nennen. Der Träger der Reizleitung ist unzweifelhaft eine spezifische, vom Protoplasma verschiedene Substanz, die Nervensubstanz, über deren Beschaffenheit wir noch nichts Sicheres wissen. Die herrschende Auffassung ist folgende. Man teilt die Elemente des Nervensystems ein in Ganglienzellen und Nervenfasern, wobei jedoch zu beachten ist, daß beiderlei Elemente nicht unabhängig voneinander bestehen, sondern daß die Nervenfasern die weithin verlängerten Ausläufer der Ganglienzellen sind. In den Ganglienzellen sowohl wie in den Nervenfasern hat man nun feinste Fibrillen nachweisen können, welche untereinander zusammenhängen und vergleichbar den Drähten eines Telegraphennetzes als die leitenden Bahnen und somit als die spezifischen Elemente des Nervensystems angesehen werden.

Im Wirbeltierkörper sind die Ganglienzellen von sehr verschiedener Größe und Form. Neben kleinen Elementen gibt es ansehnliche Kugeln, welche nur noch von den Eiern an Größe übertroffen werden und dementsprechend auch einen wie ein Keimbläschen aussehenden Kern besitzen. Nach der Form unterscheidet man unipolare,

bipolare und multipolare Ganglienzellen, je nach der Zahl von Nervenfasern oder Fortsätzen, die von der Zelle ausgehen. Deren Zahl ist bei den multipolaren Ganglienzellen (Fig. 50) eine außerordentlich große. Sie sind von zweierlei Art: Dendriten (Protoplasmafortsätze) und Neuriten (Nerven- oder Achsenfortsätze). Die Dendriten verdanken ihren Namen dem Umstand, daß sie nicht weit von ihrem Ursprung aus der Zelle sich reichlich zu verästeln beginnen, in immer feinere Ausläufer sich verteilend. Die Neuriten dagegen, von denen in der Regel nur einer auf eine Ganglienzelle kommt, lassen sich weithin verfolgen, ohne daß sie sich verästeln, nur daß sie hie und da seitliche Fäden (Kollateralen) unter rechtem Winkel abgeben; sie gehen häufig in einen peripheren Nerven über. An ihren Enden sind sie

Fig. 50.

Fig. 51.

Fig. 50. Multipolare Ganglienzelle des Menschen (nach Gegenbaur).

Fig. 51. Motorische Ganglienzelle vom Brust-Rückenmark des Hundes; n Kern (nach Bethe).

sicherlich auch verästelt, so daß ihre Besonderheit im Vergleich zu den Dendriten nur in dem weiten Abstand ihres Verästelungsgebietes von der Ganglienzelle zu suchen ist. — Bei den bipolaren Ganglienzellen zeigen beide an gegenständigen Enden der Zelle entspringenden Ausläufer die Beschaffenheit von Neuriten; will man gleichwohl einen derselben als einen Dendriten mit weit entferntem Verästelungsgebiet deuten, so muß man zur morphologischen Charakteristik des Neuriten noch die physiologische hinzufügen, daß er bestimmt ist, die Erregungszustände von der Ganglienzelle abzuleiten, während die Dendriten zuleitende Bahnen sind. — Die unipolaren Ganglienzellen der Wirbeltiere sind als bipolare Zellen zu deuten, deren Fortsätze an eine gemeinsame Ursprungsstelle zusammengedrückt sind und eine Strecke weit vereinigt verlaufen, ehe sie nach entgegengesetzten Richtungen auseinandergehen, wodurch die Figur eines T entsteht.

Diese Auffassung wird ohne weiteres verständlich, wenn man die Nervenfasern als Träger der Reizleitung betrachtet. Jeder Ausläufer einer Ganglienzelle (Fig. 51)

Fig. 52. Ganglienzellen und Nervenfasern einer Actinie.

besteht dann aus mehr oder minder zahlreichen Fibrillen, welche in den Körper der Ganglienzelle eintreten, sich hier mit den von anderen Ausläufern stammenden Fibrillen durchkreuzen und dabei eine Verteilung auf andere Ausläufer erfahren. Die Verästelung der Ausläufer ist dann eine allmähliche Verteilung der in ihnen enthaltenen Fibrillen, die Ganglienzelle eine Stätte, in welcher ein Fibrillenaustausch zwischen den einzelnen Ausläufern vor sich geht. Bei dieser Auffassung muß es ganz gleichgültig sein, ob zwei Fibrillenbündel

gleich an der Oberfläche der Ganglienzelle divergieren oder eine Strecke weit wie in einem Kabel vereint miteinander verlaufen.

Je nach der Zahl der in ihnen enthaltenen Fibrillen und der Struktur ihrer Umhüllung kann man verschiedenerlei Nervenfasern unterscheiden. Im Zentralnervensystem

der Wirbeltiere findet man als feinste Elemente die isoliert verlaufenden Nervenfasern, die sich durch den Mangel der Querstreifung von den Muskelfibrillen, durch ihre leichte Verletzlichkeit — daß sie bei Konservierung gern verquellen und Varikositäten bilden — von den Bindegewebsfasern unterscheiden (Fig. 53). Viele Fibrillen, zu einem Bündel vereint, bilden eine Nervenfasern (Fig. 54 A), die man die graue Nervenfasern nennt, im Gegensatz zur weißen oder markhaltigen. Bei letzterer (Fig. 54 B) ist die Fasern, der „Achsenzylinder“, noch von einer dünnen Scheide von Nervenmark oder Myelin umhüllt, einer fettähnlichen Substanz, die stark lichtbrechend ist, in Osmiumsäure sich schwärzt und leicht zu mannigfach gestalteten Tropfen, „Myelintropfen“, auseinanderfließt. Die „Markscheide“ scheint wie ein

Fig. 53.

Fig. 54.

Fig. 55.

Fig. 53. Nervenfasern (aus Hatschek).
Fig. 54 und 55. Einfach konturierte (A) und doppelt konturierte (B) Nervenfasern, in Fig. 54 ohne, in Fig. 55 mit Schwannscher Scheide und Kernen (aus Hatschek).

Isolator zu wirken. Marklose (graue) und markhaltige (weiße) Nervenfasern können noch von der Schwannsche Scheide (Fig. 55 A, B) umhüllt sein. Dieselbe ist eine Besonderheit der das periphere Nervensystem zusammensetzenden Fasern, fehlt somit im Hirn- und Rückenmark; sie ist eine zarte Hülle, in die von Strecke zu Strecke Kerne eingelagert sind. Zeitweilig bildet sie Einschnürungen, welche die Markscheide durchsetzen und bis zum Achsenzylinder vordringen (Ranviersche Schnürringe).

Bei den wirbellosen Tieren kommen ebenfalls multi- und bipolare Ganglienzellen vor, am verbreitetsten bei *Cölenteraten* (Fig. 52), seltener bei *Würmern* (z. B. bei *Lumbricus*), *Arthropoden* und *Mollusken* und dann vornehmlich im Bereich des peripheren Nervensystems. In den Ganglienknoten, den Zentralorganen der letztgenannten drei Tierstämme, entsenden die Ganglienzellen meist nur einen starken Fortsatz, der aber reichlich mit verästelten Seitenzweigen (Dendriten) besetzt ist (Fig. 73). — Was die Nervenfasern anlangt, so fehlt in der Regel die Markscheide und Schwannsche Scheide auch bei den peripheren Nerven. Nur selten wurde bei *Arthropoden* und *Anneliden* eine dünne Myelinlage beobachtet. Dagegen ist es geglückt, auch bei den wirbellosen Tieren in den Nervenfasern Fibrillen als die eigentlichen Elemente nachzuweisen und bis in die Ganglienzellen zu verfolgen, in denen die zu- und ableitenden Fibrillen durch ein Gitterwerk verbunden sein sollen.

Eine Ganglienzelle mit ihrem System von Ausläufern, ihren Dendriten und ihrem Neuriten, von denen der letztere, indem er sich vom Zentralorgan (Hirn- und Rückenmark) bis an seine periphere Endigung, den Muskel, ausdehnt, bei großen Tieren viele Meter lang werden kann, bildet eine physiologische Einheit und wird daher als ein „Neuron“ bezeichnet. Die Anhänger der „Neuronentheorie“ nehmen nun an, daß zwei Neuronen zwar mit ihren Ausläufern einander derart genähert sind, daß die Erregungszustände des einen auf den anderen wie die Funken einer elektrischen Bürste überspringen können, daß dagegen kein kontinuierlicher Zusammenhang besteht, daß die Ausläufer somit nicht untereinander anastomosieren. Von den Gegnern der Neuronentheorie wird dagegen ein derartiger Zusammenhang behauptet; er scheint für die riesigen Ganglienzellen der *Nematoden* sicher erwiesen zu sein. — Ein zweiter strittiger Punkt der Neuronenlehre ist in der Annahme gegeben, daß jedes Neuron auch eine histologische Einheit sei, daß alle Ausläufer, selbst die riesigsten Neuriten von der Ganglienzelle aus hervorzüchsen und somit in ihrer ganzen Länge Bildungsprodukte derselben seien. Demgegenüber geben die Gegner der Theorie an, daß die Neuriten, welche die peripheren Nervenfasern zusammensetzen, von besonderen Nervenbildungszellen oder Neuroblasten erzeugt würden, welche den aus der Ganglienzelle entspringenden Neuriten nach der Peripherie weiter verlängern. Bei vielen wirbellosen Tieren (*Hirudineen*) findet man in der Tat derartige Nervenbildungszellen dauernd in den Verlauf der peripheren Nervenfasern eingefügt; auch kann das periphere Nervensystem bei wirbellosen Tieren aus einem Netzwerk anastomosierender Neuroblasten bestehen (gangliöser Plexus der *Medusen* und *Chaetognathen*). Wenn wir schließlich berücksichtigen, daß bei primitiven *Cölenteraten* (*Hydroïdtypen*) Zentralorgane fehlen und das gesamte Nervensystem nur ein Plexus von gleichartigen Nervenzellen ist, so kommen wir zu der Auffassung, daß aus diesen primitiven Zuständen die höheren Entwicklungsformen des Nervensystems durch eine Arbeitsteilung der Nervenzellen entstanden sind, indem an begünstigten

Stellen, den Zentralorganen, gewisse Zellen zu Ganglienzellen wurden, während die übrigen Zellen des Plexus zu leitenden Bahnen umgewandelt wurden.

Zusammenfassung der wichtigsten Punkte aus der Gewebelehre.

a) Zelle.

1. Das wichtigste Formelement aller Gewebe ist die Zelle.
2. Die Zelle ist ein Klümpchen Protoplasma, das einen oder mehrere Kerne enthält (einkernige, vielkernige Zellen).
3. Der Kern bestimmt wahrscheinlich den spezifischen Charakter der Zelle, indem er die Funktionen derselben beeinflusst; demgemäß ist er auch Träger der Vererbung.
4. Zellen und Kerne vermehren sich ausschließlich durch Teilung oder Knospung, die Kerne vielzelliger Tiere fast ausnahmslos mitotisch, die Kerne der Protozoen häufig mittelst direkter Durchschnürung.

b) Gewebe.

5. Gewebe sind Komplexe zahlreicher, histologisch gleichartig differenzierter Zellen.
6. Die histologische Differenzierung beruht zum Teil darauf, daß die Zellen eine bestimmte Form und Anordnung annehmen, zum Teil auf der Bildung von Plasmaprodukten, welche den Charakter des Gewebes ausmachen (Muskel-, Nerven-, Bindegewebsfibrillen).

c) Einteilung der Gewebe.

7. Nach der Funktion und der Struktur unterscheidet man 1. Epithelien, 2. Binde-substanzen, 3. Muskelgewebe, 4. Nervengewebe.
8. Der funktionelle Charakter der Epithelien ist darin gegeben, daß sie die Oberfläche des Körpers überziehen, ihr morphologischer Charakter darin, daß sie aus dichtgedrängten, nur durch Kittsubstanz verbundenen Zellen bestehen.
9. Nach ihrem weiteren funktionellen Charakter teilt man die Epithelien in Drüsenepithelien (einzellige, vielzellige Drüsen), Sinnesepithelien, Keimepithelien, Deckepithelien ein.
10. Nach der Struktur unterscheidet man einschichtige (kubische, zylindrische, Plattenepithelien) und vielschichtige Epithelien, Geißel- und Flimmerepithelien, Epithelien mit und ohne Cuticula.
11. Der physiologische Charakter der Binde-substanzen beruht darauf, daß sie im Innern des Körpers die Zwischenräume zwischen anderen Geweben ausfüllen.
12. Der morphologische Charakter der Binde-substanzen ist in der Anwesenheit der Inter-cellularsubstanz gegeben.
13. Nach der Masse und der Struktur der Inter-cellularsubstanz teilt man die Binde-substanzen ein: 1. in zellige (spärliche Inter-cellularsubstanz), 2. homogene, 3. faserige Binde-subsubstanz, 4. Knorpel, 5. Knochen.
14. Der physiologische Charakter des Muskelgewebes ist in der gesteigerten Kontraktionsfähigkeit gegeben.
15. Der morphologische Charakter beruht darauf, daß die Zellen Muskelsubstanz ausgeschieden haben.
16. Nach der Beschaffenheit der Muskelsubstanz unterscheidet man glatte und quergestreifte Muskelfasern.
17. Nach dem Charakter und der Abstammung der Zellen (Muskelkörperchen) teilt man die Muskulatur in epitheliale (Epithelmuskelzellen, Primitivbündel) und bindegewebige (kontraktile Faserzellen).
18. Der physiologische Charakter des Nervengewebes beruht auf der Fortleitung der sinnlichen Reize und Willensimpulse und auf der Kombination derselben zu einheitlicher seelischer Tätigkeit.

19. Die Leitung wird vermittelt durch Nervenfasern (marklose und markhaltige Fibrillenbündel und Fibrillen), die Kombination der Reize durch Ganglienzellen (unipolare, bi- und multipolare Ganglienzellen).

20. Blut und Lymphe sind eiweißhaltige Flüssigkeiten; selten zellenlos, enthalten sie entweder nur farblose amöboide Zellen (weiße Blutkörperchen, Leukocyten) oder neben diesen noch gefärbte (rote) Blutkörperchen.

21. Gefärbte Blutkörperchen finden sich vorwiegend bei Wirbeltieren und sind hier Ursache der Blutfarbe; sie fehlen den meisten wirbellosen Tieren.

22. Wenn wirbellose Tiere gefärbtes (rotes, gelbes, grünliches) Blut haben, so ist die Ursache davon meist im Blutplasma zu suchen.

23. Die roten Blutkörperchen sind kernlos bei Säugetieren, kernhaltig bei allen übrigen Wirbeltieren.

3. Umbildung der Gewebe zu Organen.

Aus den Geweben bauen sich die Organe auf. Ein Organ kann man einen Gewebekomplex nennen, welcher gegen die übrigen Gewebe abgegrenzt ist und eine in sich abgeschlossene Gestalt angenommen hat, um eine einheitliche Funktion zu vollziehen. So ist der einzelne Muskel ein Organ, welches aus einer gewissen Menge von Muskelgewebe besteht, mit Skalpell und Schere aus seiner Umgebung als ein zusammenhängendes Ganze herausgeschält werden kann und eine bestimmte Bewegung ausführt.

In jedem Organ ist ein Gewebe, welches die Funktion des Organs vermittelt und daher den physiologischen Charakter desselben ausschließlich bestimmt: wir wollen es das Hauptgewebe nennen. Neben ihm können noch weitere Gewebe vorhanden sein, welche nur den Zweck haben, die Funktion des Hauptgewebes zu unterstützen oder zu ermöglichen, die Nebengewebe. So findet man in den Muskeln der Wirbeltiere außer den Muskelfasern noch Bidesubstanz, welche als eine Art Zement die Muskelbündel untereinander verkittet, ferner Blutgefäße, welche zur Ernährung dienen, endlich Nerven, durch welche die Muskeln erregt werden. In der Leber des Menschen sind ebenfalls außer den funktionell wichtigsten Teilen, den Leberzellen, noch Blutgefäße, Nerven und Bidesubstanz vorhanden. Derartige Nebengewebe pflegen im allgemeinen nur bei einer hohen Entwicklungsstufe des Organs vorhanden zu sein; bei niederen Tieren können sie fehlen. So besitzt der Darm der *Cölenteraten* nur eine epitheliale Auskleidung; ihr Nervensystem besteht nur aus einem Plexus von Nervenfasern und Ganglienzellen.

Für den dauernden Bestand des Organs ist es von der größten Bedeutung, daß seine Gewebe in Funktion erhalten werden. Die lebende Substanz unterscheidet sich von der unbelebten darin, daß sie, obwohl sie durch den Gebrauch ebenfalls abgenutzt wird, einen Ersatz erfährt, welcher oft mehr als hinreichend ist, um die Verluste zu decken. Funktionierende Gewebe und Organe nehmen unter günstigen Bedingungen infolge erhöhter Ernährung an Masse zu; funktionslos gewordene Teile erfahren dagegen einen allmählichen Schwund, welcher schließlich zu ihrem Untergang führt. Insofern funktionierende Gewebe

auf Kosten nicht funktionierender wachsen, spricht man von einem „Kampf der Teile im Organismus“ (Roux). Dieser „Kampf der Teile“ gilt auch für die Strukturelemente innerhalb eines und desselben Gewebes, wie man es am schönsten für den Bau stark in Anspruch genommener Knochen. z. B. Femur, Tibia nachweisen kann. Vom Knochengewebe erhalten sich hier nur die beim Tragen des Körpers in Anspruch genommenen Teile, die äußere Röhre und am oberen und unteren Ende diejenigen Bälkchen des schwammigen Gerüsts, welche den mathematisch berechenbaren Druck- und Zugkurven entsprechen, während alles übrige resorbiert und von Knochenmark eingenommen wird. Ändern sich die Druckbedingungen, wie z. B. bei gebrochenen und in falscher Stellung geheilten Knochen, so ändert sich in entsprechender Weise auch die Anordnung der Knochenbälkchen.

Funktions-
wechsel der
Organe.

Die zwei erörterten Momente, daß der Fortbestand der Gewebe anhaltende Übung voraussetzt, und daß meist mehrere Gewebe in den Bau eines Organs eintreten, sind wichtig zum Verständnis des Prinzips des Funktionswechsels, welches bei der Umbildung der Tierformen eine hervorragende Rolle spielt. Es kann vorkommen, daß ein Organ unter veränderte Bedingungen gebracht wird und nicht mehr Gelegenheit hat, in der bisherigen Weise zu funktionieren. Dann geht zwar allmählich das funktionierende Gewebe aus Mangel an Gebrauch zugrunde, das Organ kann aber noch vermöge seiner Nebengewebe weiter existieren, wenn die neuen Bedingungen es ermöglichen, daß eines der Nebengewebe zur Funktion gelangt und dem Organ einen neuen physiologischen Charakter verleiht. Ein Muskel z. B. kann durch Veränderungen in benachbarten Geweben an seiner Funktion verhindert werden. Wenn dann das Muskelgewebe schwindet, so bleibt zunächst noch die Summe der Hilfgewebe, vor allem das von Blutgefäßen durchsetzte Bindegewebe übrig; es kann erhalten bleiben und ein schützendes Band, eine Sehne oder Fascie liefern. Wir haben dann morphologisch dasselbe Organ, nur daß es seinen physiologischen Charakter geändert hat; der Muskel hat einen Funktionswechsel erfahren und ist ein ligamentöser Strang geworden. Ein anderes Beispiel sind die Visceralbögen der *Fische*; dieselben sind ihrer ersten Bedeutung nach Träger der Kiemen; wenn nun die Kiemen beim Übergang zum Landleben verloren gehen, so werden die Visceralbögen funktionslos und bilden sich dementsprechend auch teilweise zurück; ein Teil aber erhält sich, weil er neue Funktionen gewonnen hat, und liefert die Kiefer, das Zungenbein und die Gehörknöchelchen, welche trotz ihrer ganz anderen Funktionen dieselben morphologischen Gebilde sind wie die Kiemenbögen.

In der Geschichte der Zoologie (S. 12) haben wir gesehen, wie die vergleichende Anatomie dazu geführt wurde, homologe oder morphologisch gleichwertige und analoge oder physiologisch gleichwertige Organe zu unterscheiden, d. h. Organe, welche in gleichen Lagebeziehungen und Verbindungsweise auftreten, und Organe, welche dieselbe Funktion besitzen. Was wir über den Bau der Organe kennen gelernt haben, macht es verständlich, warum morphologischer und physiologischer Charakter sich nicht notwendig decken, warum morphologisch gleichartige Organe (Lunge der Säugetiere, Schwimmblase der Fische) verschiedene Funktionen, morphologisch differente Organe (Lunge der Säugetiere, Kiemen der Fische) dieselben Funktionen haben können.

Organe, welche vollkommen gleichartig oder doch wenigstens im gleichen Sinne funktionieren, können in demselben Körper in größerer Menge vorkommen. Ein Mensch hat viele Muskeln, vielerlei Organe, welche die Verdauung unterhalten. Man faßt daher die Organe, die im Körper gleichartig oder ähnlich funktionieren, zu einer ideellen, höheren Einheit zusammen und spricht von Organsystemen. Man kennt im ganzen 10 solcher Systeme: 1. Skelettsystem, 2. Integument oder Haut, 3. Verdauungssystem, 4. Respirationssystem, 5. Blutgefäßsystem, 6. Exkretorisches System, 7. Genitalsystem, 8. Muskelsystem, 9. Nervensystem, 10. System der Sinnesorgane. Sie müssen nicht alle vorhanden sein; das Skelett z. B. fehlt vielen Tieren. Verschiedenerlei Funktionen, welche beim Menschen auf mehrere komplizierte und spezialisierte Organe verteilt sind, können bei niederen Tieren durch einen und denselben Apparat vermittelt werden. Überall aber kann man nach den Grundfunktionen des Lebens folgende Organgruppen aufstellen: I. Organe der Ernährung (3—6), II. Organe der Fortpflanzung (7), III. Organe der Bewegung (8), IV. Organe der Empfindung (9 und 10).

Die Organe der Ernährung und Fortpflanzung (I und II) faßt man als vegetative Organe, die übrigen als animale (III und IV) Organe zusammen. Die älteren Zoologen wollten damit sagen, daß Ernährung und Fortpflanzung Funktionen seien, welche in gleicher Weise Tieren und Pflanzen zukommen, daß dagegen Empfindung und Bewegung den Pflanzen fehlen und sich nur bei Tieren finden. Die in der Grundidee auf etwas Richtiges hinielende Lehre bedarf nach unserem jetzigen Wissen einer wesentlich veränderten Fassung. Wir haben gesehen, daß das Protoplasma bei Pflanzen und Tieren nicht nur die Fähigkeit sich zu ernähren und fortzupflanzen besitzt, sondern auch Bewegungsfähigkeit und Reizbarkeit. Letztere Eigenschaften können somit auch der gesamten Pflanze nicht vollkommen abgehen, wenn sie dem wichtigsten Bestandteil derselben zukommen. In der Tat zeigen auch manche Pflanzen, wie Mimosen, die Kompaßpflanze, die insektenfressenden Pflanzen, große Reizbarkeit, und viele niedere Pflanzen, die Fortpflanzungszustände der Algen, bewegen sich ebenso lebhaft oder noch lebhafter als manche niedere Tiere. Umgekehrt gibt es zahlreiche Tiere, welche wie Pflanzen festgewachsen sind. Viele *Protozoen* und *Würmer*, die meisten *Pflanzen-tiere*, einige *Stachelhäuter*, wie die *Seeilien*, ja sogar manche *Krebse*, die *Cirripeden*, zeigen nur während der frühesten Entwicklungsstadien Ortsbewegung und sind später auf die Bewegung einzelner Körperteile, der Arme, Tentakeln, Scheinfüßchen etc. beschränkt. Bei den meisten *Schwämmen* sind sogar die auf bestimmte Körperstellen lokalisierten Bewegungen so unbedeutend, daß sie mit bewaffnetem Auge gar nicht und selbst mit Hilfe des Mikroskops nur schwierig nachgewiesen werden können. Gleichwohl müssen die beiden Bezeichnungen: animal und vegetativ, beibehalten werden. Denn wenn auch Bewegung und Empfindung den Pflanzen nicht fremd sind, so sind sie doch im Pflanzenreich zu keiner hohen Ausbildung gelangt. Man kann sogar sagen, daß sie mehr und mehr in den Hintergrund gedrängt werden, je höher sich die Pflanze entwickelt. Umgekehrt entfalten sie sich im Tierreich zu außerordentlicher Vervollkommnung und bedingen die charakteristische Erscheinungsweise desselben.

Vegetative
und
animale
Organe.

Haut und Skelett.

Mit seltenen Ausnahmen, die noch nicht vollkommen aufgeklärt sind (*Cestoden*, *Trematoden*, *Nematoden*) finden wir die Oberfläche des

Körpers von einem typischen Epithel überzogen, welches gewöhnlich Epidermis, seiner Entstehung nach oft auch Ectoderm genannt wird. Bei Wirbellosen und *Amphioxus* stets einschichtig, ist es bei den übrigen *Wirbeltieren* dagegen vielschichtig. Diesem wichtigen Teil der Haut kann sich vom Innern des Körpers aus Bindegewebe hinzugesellen, welches dann den mesodermalen Teil der Haut, die besonders bei Wirbeltieren stark entwickelte Lederhaut (Cutis oder Corium) erzeugt. Die Haut wird häufig zur Skelettbildung verwandt, sei es, daß die Epidermis auf ihrer Oberfläche starke als Panzer wirkende, oft verkalkende, cuticulare Ausscheidungen liefert (*Cöenteraten*, *Mollusken*, *Arthropoden*), sei es, daß in der Lederhaut Verkalkung (*Echinodermen*) oder Verknöcherung (Schuppen der *Fische*, Knochenplatten vieler *Reptilien* und *Säugetiere*) eintritt. Diesem Haut- oder Integumentskelett stellt man das vornehmlich den Wirbeltieren zukommende Achsenskelett gegenüber, Verknorpelungen und Verknöcherungen im Innern des Körpers, welche diesem eine feste Stütze verleihen.

Vegetative Organe.

A. Organe der Ernährung.

Wenn wir den Begriff der Ernährung im weitesten Sinne fassen, so haben wir in diesem Abschnitte alle Einrichtungen zu besprechen, welche getroffen sind, um zur Zeit der aufsteigenden Entwicklung das Wachstum zu ermöglichen und auch später nach beendigem Wachstum den mit jeder Arbeitsleistung verbundenen Verlust an Spannkraft auszugleichen und dem Körper seine Leistungsfähigkeit zu bewahren. Bei jeder Arbeitsleistung werden organische Verbindungen oxydiert oder, wie man sich bildlich ausdrückt, verbrannt. Verbindungen, welche besonders reich an Kohlenstoff und verhältnismäßig arm an Sauerstoff sind, welche außer dem Wasserstoff meist auch Stickstoff und Schwefel enthalten, werden durch Zutritt von Sauerstoff zerlegt in Kohlensäure, Wasser und verschiedenerlei stickstoffhaltige Oxydationsprodukte, wie Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure usw. Ein Gleichgewicht im Stoffwechsel wird herbeigeführt werden, wenn nicht nur das unbrauchbar Gewordene entfernt, sondern auch den Geweben Ersatz für das verbrauchte Material von Sauerstoff und von kohlenstoffreichen Verbindungen geliefert wird. Eine scheinbare Ausnahme machen die sogenannten „anaëroben“ Organismen, welche an sauerstoffarmen oder sauerstofffreien Orten leben und, wie auch das Experiment gelehrt hat, ohne Sauerstoff leben und sich bewegen, also Arbeit leisten können. Abgesehen von einigen hier nicht in Betracht kommenden Bakterien sind es Entoparasiten (cfr. S. 154); dieselben nehmen von ihren Wirten sauerstoffreiche Verbindungen auf, bauen aus ihnen Kohlenhydrate (z. B. Glykogen) auf und zersetzen sie durch einen der Gärung analogen Vorgang in Kohlensäure und sauerstoffarme Verbindungen.

Niedrig organisierte Tiere erledigen alle den Stoffwchelsaustausch vermittelnden Prozesse mit Hilfe eines und desselben Organs, des Darmes; bei höheren Tieren ist dagegen eine Spezialisierung eingetreten, und sind für die vielerlei Einzelvorgänge, die in ihrer Gesamtheit das Bild der normalen Ernährung ausmachen, besondere Einrichtungen getroffen. Zwischen höheren und niederen Tieren gibt es

selbstverständlich Übergänge, bei denen die Spezialisierung früher oder später Halt gemacht hat.

Jeder Stoffwechsel beginnt mit der Zufuhr der geeigneten Nahrung; es müssen die festen und flüssigen Bestandteile dem Körper einverleibt und verdaut, d. h. in einen Zustand übergeführt werden, in welchem sie resorbiert und den Geweben zugeleitet werden können. Das alles geschieht durch den oft mit Anhangsorganen, den Verdauungssäfte liefernden Drüsen versehenen Darm (Tractus intestinalis), welcher zugleich auch alle unverdaut gebliebenen Massen (die Fäkalien) entfernt. Das zum Lebensunterhalt nötige Gas, der Sauerstoff, wird dagegen gewöhnlich durch besondere Körperteile, die Respirationsorgane, durch Kiemen oder Lungen aufgenommen. Der Sauerstoff und die verdauten und dadurch in gelösten Zustand übergeführten organischen und anorganischen Verbindungen müssen weiter im Körper verteilt und nach Bedarf den funktionierenden Organen und Geweben zugeleitet werden. Dazu sind zumeist die Blutgefäße oder die Zirkulationsorgane da, welche den Körper nach allen Richtungen hin durchsetzen. Die Gewebe bedürfen nun aber nicht allein der Zufuhr neuen Materials, sondern auch der Entfernung der unbrauchbar gewordenen Stoffe. Die bei den Arbeitsleistungen entstehenden Oxydationsprodukte, die Stoffe der „regressiven Metamorphose“, sind dem Organismus, wenn sie in ihm angehäuft werden, schädlich und zum Teil geradezu giftig. Damit sie entfernt werden können, werden sie ebenfalls vom Blutgefäßapparat oder ähnlich funktionierenden Einrichtungen gewöhnlich in gelöstem Zustande aufgenommen und an die zur Ausscheidung oder Exkretion bestimmten Stellen gebracht; solche exkretorische Stellen sind für die Flüssigkeiten die Nieren der *Wirbeltiere*, die Malpighischen Gefäße der *Insekten*, die Wassergefäße der *Würmer*, Einrichtungen, welche man samt ihren Hilfsapparaten unter dem gemeinsamen Namen „Exkretionsorgane“ zusammenfaßt. Exkrete sind sehr wohl von Fäkalien zu unterscheiden; sie sind Stoffe, welche die Gewebe des Körpers passiert haben und durch Oxydation unbrauchbar geworden sind, während die von Anfang an unbrauchbaren Teile, welche die Fäkalien bilden, streng genommen, niemals dem Körper angehört haben, sondern von den Geweben stets durch die Grenzschicht des Darmepithels getrennt geblieben sind. Das gasförmige Oxydationsprodukt des tierischen Körpers, die Kohlensäure, wird durch die Respirationsorgane entfernt. Indem in den Respirationsorganen ein Austausch der unbrauchbaren Kohlensäure gegen den zum Leben nötigen Sauerstoff stattfindet, haben dieselben eine Doppelstellung, sie sind Exkretionsorgane und Organe der Nahrungsaufnahme zugleich.

Nach diesem allgemeinen Überblick müssen wir noch auf die einzelnen Organsysteme etwas genauer eingehen.

I. Darmsystem. Da die Nahrungsaufnahme und Assimilation die für die Erhaltung des Tieres wichtigsten Funktionen sind, ist es begreiflich, daß der Darm zuerst von allen Organen in der Tierreihe auftritt und auch entwicklungsgeschichtlich sich fast überall am frühesten anlegt. An diesem Satz wird dadurch nichts geändert, daß manche Würmer (*Cestoden*) und Krebse (*Rhizocephalen*) keinen Darm besitzen; denn wir können mit Bestimmtheit sagen, daß diese Tiere durch Anpassung an eine besondere Lebensweise, den Parasitismus, den Darm verloren haben. Die niedrigst organisierten, vielzelligen, freilebenden Tiere sind einfache oder verzweigte Darmschläuche, welche nur eine einzige als Mund und After funktionierende Öffnung besitzen (Fig. 56). Ein derartiges

Ver-
schiedene
Organe der
Ernährung.

Archen-
teron oder
Urdarm.

Tier muß mindestens zwei epitheliale Schichten haben, von denen die eine den Darm auskleidet, die andere die Körperoberfläche bedeckt. Diese beiden fundamentalen Zellschichten nennen wir Entoderm und Ectoderm. Sie sind bei vielen *Cölenteraten* die einzigen Körperschichten. Bei den meisten Tieren werden sie durch dazwischen gelagerte Gewebe, die man unter dem Namen Mesoderm zusammenfaßt, voneinander getrennt. Je höher organisiert ein Tier ist, um so

Fig. 56.

Fig. 57.

Fig. 58.

Fig. 56. Längsschnitt durch den Freßpolypen einer *Siphonophore*. o Mundöffnung, en Entoderm, ek Ectoderm. (Nach Haeckel.)

Fig. 57. *Stenostoma leucops* in Teilung. a ectodermaler Anfangsdarm, bei a für das hintere Tier neu gebildet, m blind geschlossener, entodermaler Mitteldarm, e ectodermales Flimmerepithel, g Ganglion mit Flimmergrube f, w Wassergefäßkanal, g' Ganglion des hinteren Tieres.

Fig. 58. Bienenlarve kurz nach dem Ausschlüpfen von der Bauchseite gesehen; Darm aus 3 Abschnitten, a Anfangsdarm, m Mitteldarm, e Enddarm (mit dem Mitteldarm noch nicht verbunden), sg Segmentgrenzen, st Stigmen, t Tracheen, n Bauchmark, v Vasa Malpighi (nach Bütschli).

mannigfaltiger ist diese mesodermale Körperschicht. Der von Entoderm ausgekleidete primitive Darm heißt der Urdarm oder das Archenteron; er bildet bei *Medusen* und *Polypen* den gesamten Darm; bei den meisten Tieren jedoch erfährt er eine Vergrößerung, indem Teile der Körperoberfläche, des Ectoderms, sich einstülpen.

Schon bei vielen *Cölenteraten* und niederen *Würmern* entsteht eine Einstülpung am vorderen Ende des Darmrohres und liefert den ectodermalen Vorderdarm oder das Stomodaeum (Fig. 57). Von den höheren Würmern an gesellt sich dazu eine zweite Einstülpung am hinteren Ende, der ebenfalls ectodermale Enddarm oder das Proctodaeum (Fig. 58); dieses legt sich entwicklungsgeschichtlich als ein Blindsack an, dessen geschlossenes Ende an den ebenfalls geschlossenen Grund des Archenteron, nunmehr auch Mesenteron oder Mitteldarm genannt, angrenzt, bis die Scheidewand schwindet, so daß nunmehr der Darm zu einem den ganzen Körper durchziehenden Kanal wird.

Stomodaeum
und
Proctodaeum.

Der Anteil, welchen das Archenteron im Vergleich zu dem ectodermalen Proctodaeum und Stomodaeum am Aufbau des Gesamtdarms nimmt, ist nach den einzelnen Tierstämmen sehr verschieden. Den größten Kontrast bilden die *Insekten* einerseits, die *Wirbeltiere* andererseits. Die *Insekten* haben einen sehr kurzen Mitteldarm, dagegen lange, ectodermale Darmstrecken. Bei den *Wirbeltieren* sind umgekehrt der ectodermale Vorder- und Hinterdarm äußerst kurz.

Die Weite des Lumens wechselt im Verlaufe des Darmkanals und ermöglicht die Unterscheidung verschiedener Abteilungen, welche man soweit als möglich in der Tierreihe mit einer einheitlichen Nomenklatur versehen hat. Die vom *Haushuhn* entnommene Abbildung der Fig. 59 möge zur Erläuterung der üblichen Bezeichnungen dienen. An die Mundöffnung schließt sich ein weiter Raum an, den man häufig in einen vorderen Abschnitt, die Mundhöhle, und einen hinteren, den Pharynx, abteilen kann. Eine nun folgende engere Röhre ist die Speiseröhre oder der Ösophagus (*a*); sie kann stellenweise erweitert sein oder eine beutelartige Ausstülpung zur provisorischen Aufnahme der Nahrung tragen, den Kropf oder Ingluvies (*b*). Vom Ösophagus tritt die Nahrung in eine ansehnliche Erweiterung, den Magen. Die Vögel, wie viele andere Tiere, haben einen doppelten Magen, eine mit Drüsen ausgerüstete, dünnwandige Abteilung und eine zweite Abteilung, deren Wände durch dicke Muskelmassen ausgezeichnet sind; erstere ist der Drüsenmagen (*c*), letztere der zur Zerkleinerung der Nahrung dienende Kaumagen (*d*). Nach dem Magen verengt sich das Darmrohr zum Dünndarm (*h*), zu welchem als letzter Abschnitt der wiederum verbreiterte Dickdarm (*l*) kommt. An der Grenze von

Teile und
Anhänge
des Darms.

Fig. 59. Darm des Haushuhns.
a Ösophagus, *b* Kropf, *c* Drüsenmagen,
d Kaumagen, *e* Leber, *f* Gallenblase,
g Pankreas, *h* und *i* Dünndarm, *k* Blindsäcke, *l* Dickdarm, *m* Ureteren, *n* Eileiter, *o* Kloake.

Dünn- und Dickdarm finden sich 2 Blinddärme, die Coeca (*k*). Verbinden sich mit dem Afterdarm noch die Ausführgänge der Niere (*n*) und des Geschlechtsapparates (*m*), so nennt man den kurzen, sowohl zur Abfuhr von Harn und Fäkalien, wie zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte dienenden Endabschnitt Kloake (*o*). Zu dem Darmkanal gesellen sich bei höher organisierten Tieren noch Anhangsorgane. So münden in die Mundhöhle der meisten Wirbeltiere Speicheldrüsen (*Glandulae salivales*), in den an den Magen grenzenden Teil des Dünndarms die meist mit einer Gallenblase (*f*) versehene Leber (*e*) und das Pancreas (*h*) oder die Bauchspeicheldrüse. Am Enddarm finden sich ab und zu Analdrüsen, die ein stinkiges Sekret bereiten.

Was nun die **Funktion** anlangt, so besitzt das Darmsystem (abgesehen von der etwa nötig werdenden Zerkleinerung der Speise) die Aufgabe: 1. die Nahrung zu verdauen, d. h. in einen gelösten Zustand zu versetzen, 2. das Verdaute zu resorbieren, d. h. in die Gewebe resp. Blut- und Lymphgefäße überzuleiten. Die Verdauung erfolgt durch flüssige Fermente (Enzyme), Substanzen, welche die Fähigkeit haben, ohne wie es scheint selbst Umänderungen zu erfahren, in bestimmten anderen chemischen Substanzen Umsetzungen herbeizuführen. So verwandelt das Pepsin der Labdrüsen im Magen der Wirbeltiere bei Anwesenheit von Salzsäure das Eiweiß der Nahrung in lösliches Pepton, das Trypsin des Pancreas verdaut Eiweiß in alkalischer Lösung, das Steapsin der Galle verseift die Fette und macht sie resorbierbar, das Ptyalin der Speicheldrüsen verwandelt Stärke in Zucker. Die resorbierten Substanzen werden dann an die Gewebe verteilt und hier assimiliert, d. h. so umgewandelt und eingefügt, daß sie einen Teil der lebenden und funktionierenden Strukturen, der Muskeln, Nerven, Zellen etc. ausmachen. Bei den Wirbeltieren ist nun eine Arbeitsteilung in der Weise eingetreten, daß die Drüsen ausschließlich Verdauungssekrete liefern, die Darmschleimhaut vorwiegend der Resorption dient. Bei den Wirbellosen ist diese Arbeitsteilung nicht in gleichem Maße fortgeschritten. Die Verwendung der aus der Wirbeltieranatomie stammenden Namen kann daher leicht über die Funktion der betreffenden Organe irre führen. Wenn wir von Leber und Leberschläuchen bei *Crustaceen*, *Spinnen* und *Mollusken* sprechen, so ist zu beachten, daß die betreffenden Organe nicht nur außer Fetten auch Eiweiß und Zellulose verdauen (Hepatopancreas), sondern auch an der Resorption der Nahrung einen bedeutenden Anteil nehmen. — Bei *Protozoen* finden wir cellulare Verdauung, bei welcher die Nahrungsbestandteile in das Protoplasma der Zelle aufgenommen werden. Ähnliches kommt auch bei manchen *Cölenteraten* vor: daß die einzelnen Entodermzellen die Nahrung zum Zweck der Verdauung fressen. Doch findet sich bei *Cölenteraten* auch schon Verdauung im Lumen des Darms durch ausgeschiedene Verdauungssäfte.

Jeder nur einigermaßen reicher gegliederte Darm besteht nicht nur aus ectodermalem und entodermalem Epithel, sondern auch aus mesodermalem Gewebe, welches sich der Epithelauskleidung anschmiegt. In ihm kann man außer Bindesubstanz vor allem noch Muskelgewebe (meist glatte, seltener quergestreifte kontraktile Faserzellen) unterscheiden. Diese dem Darmepithel angeschlossene Mesodermischißt heißt Darmfaserblatt (*Splanchnopleura*); sie verleibt dem Darm eine für die Fortbewegung seines Inhalts wichtige, von den allgemeinen Körperbewegungen unabhängige Beweglichkeit (Peristaltik). Ist sie nicht vorhanden, so muß

ihre Wirksamkeit durch die auch den Darm beeinflussenden Kontraktionen der Körpermuskulatur ersetzt werden, oder das Darmepithel trägt einen die Fortbewegung vermittelnden Wimperüberzug. — Die Länge des Darmrohrs wird vornehmlich von der Art der Nahrung beeinflusst. Bei Säugetieren findet man einen Unterschied zwischen Pflanzen- und Fleischfressern, indem erstere einen viel längeren und infolgedessen in viele Windungen gelegten Kanal haben. Der Darm eines Raubtieres mißt etwa das 4—5-fache der Länge des Körpers, der Darm eines pflanzenfressenden Wiederkäuers das 20—28-fache. Ähnlich, wenn auch nicht so groß, sind die Unterschiede zwischen Raubkäfern und pflanzenfressenden Käfern.

Fig. 60.

Fig. 61.

Fig. 60. Zweiter linker Fuß eines Flußkrebses mit anhängender Kieme *br* (nach Huxley). *cxp* Coxopodit, *bp* Basipodit, *ip* Ischiopodit, *mp* Meropodit, *cp* Carpodit, *pp* Propodit, *dp* Dactylopodit, *cxs* Coxopoditborsten, *e* Lamina der Kieme.

Fig. 61. Vorderes Ende von *Terebella nebulosa* (nach Milne Edwards). *P* Pharynx, *Dg* dorsales Blutgefäß, *K* Kiemen, *T* Tentakeln.

II. Respirationsorgane. Der Sauerstoff, welchen die meisten Tiere aufnehmen müssen, um ihn gegen die in den Geweben entstandene Kohlensäure einzutauschen, stammt entweder aus der Luft oder aus dem Wasser, je nachdem das Tier ein Land- oder Wasserbewohner ist. Seltener geschieht es, daß Wasserbewohner Luft atmen und dadurch gezwungen werden, zeitweilig an die Oberfläche des Wassers aufzusteigen, um Luft zu schöpfen; das gilt für die im Meere lebenden großen *Säugetiere* und für viele im Süßwasser verbreitete *Insekten*, *Spinnen* und *Schnecken*. Luft- und Wasseratmung wird ausschließlich durch die Haut besorgt, solange diese zart und leicht durchgängig ist und solange keine höhere Entfaltung der Organisation einen lebhafteren Stoffwechsel verursacht. Ist das Sauerstoffbedürfnis dagegen ein größeres, so finden

sich noch besondere Atmungsorgane, die Kiemen für die Wasseratmung, die Lungen und Tracheen für die Luftatmung, neben denen dann die Haut noch immer als ein Hilfsorgan von größerer oder geringerer Bedeutung tätig ist.

Kiemen.

Die Kiemen sind meist dünnwandige, häufig mit Wimperepithel überzogene Partien der Haut, welche von Blutgefäßen besonders reich versorgt werden und zu vielfach verästelten, buschartigen Anhängen oder breiten Blättern emporgewachsen sind, um für den Gasaustausch eine möglichst große Oberfläche zu bieten; sie liegen an solchen Stellen, welche mit frischem Wasser am meisten in Berührung kommen: bei den *Krebsen* z. B. an den in beständiger Bewegung begriffenen und neues Wasser herbeistrudelnden Beinen (Fig. 60), bei schwimmenden *Würmern* am Rücken, bei röhrenbewohnenden *Würmern* (Fig. 61) am vorderen, aus der Röhre herausragenden Körperende. Bei den durch Kiemen atmenden *Wirbeltieren*, sowie den *Tunicaten* und *Enteropneusten* ist auch der Darm, und zwar der vordere Abschnitt desselben bei der Kiemenbildung beteiligt, indem er links und rechts Ausstülpungen erzeugt, welche auf der Oberfläche der Haut sich öffnen, die Kiemen-spalten. Durch die Kiemenspalten tritt sauerstoffhaltiges Wasser aus und ein und bespült bei den Wirbeltieren die hier angebrachten, reichlich mit Blutgefäßen versorgten Kiemenblättchen (über deren Zugehörigkeit zur Haut vergl. die Wirbeltiere). Auch der Enddarm kann bei manchen *Fischen*, *Insekten* und *Würmern* als ein Hilfsapparat der Atmung verwandt werden, indem er sich von Zeit zu Zeit mit frischem Wasser füllt.

Bei den luftatmenden Tieren begegnen wir ebenfalls den beiden Möglichkeiten, daß die Atmungsapparate vom Darm oder von der Haut ausgehen. Bei den *Wirbeltieren* ist das erstere der Fall, indem die die Atemluft enthaltenden Lungen hier direkt oder durch Vermittelung von Trachea und Bronchien mit dem Darmrohr in Verbindung stehen. Wendet man dagegen den Ausdruck „Lunge“ bei wirbellosen Tieren (*Schnecken* und *Spinnen*) an, so handelt es sich stets um Luftsäcke der Haut, und ebenso sind die Tracheen der *Insekten* Luftröhren, die an der Körperoberfläche mit Öffnungen oder Stigmen beginnen und sich im Innern verzweigen (Fig. 58 st). Im allgemeinen läßt sich somit ein Gegensatz zwischen den *Wirbeltieren* und den *Wirbellosen* konstatieren, insofern bei letzteren die Haut die Atmungswerkzeuge liefert, bei ersteren der Darm zum mindesten an ihrer Bildung beteiligt ist.

Von der Atmung im engeren Sinn muß die Gewebsatmung unterschieden werden, die den entgegengesetzten Prozeß vermittelt, Abgabe des Sauerstoffs an die funktionierenden Gewebe, Aufnahme der Kohlensäure, welche bei den Oxydationsprozessen entsteht, vermöge deren die Arbeitsleistung der Gewebe und die Wärmeentwicklung ermöglicht werden.

Gastral-
taschen.
Gastro-
vascular-
system.

III. Zirkulationsapparat. Damit der durch die Atmungsorgane aufgenommene Sauerstoff und die im Darm verdauten Nahrungsbestandteile ihr Endziel, die Gewebe, erreichen, bedarf es keiner besonderen Organe, solange als der Körper nur aus zwei dünnen Epithellagen, dem Ectoderm und Entoderm, besteht. Wenn sich dagegen zwischen dieselben das Mesoderm einschiebt und der Körper voluminöser wird, werden meist Einrichtungen für die Nahrungsverteilung getroffen. Am unmittelbarsten wird letztere erreicht, wenn der Darm die Beschaffenheit eines einfachen Rohres aufgibt und entweder einige wenige weite

Aussackungen, Gastralaschen, treibt oder sich verästelt, um mit seinen Verzweigungen die einzelnen Körperprovinzen aufzusuchen. Im letzteren Falle spricht man von einem *Gastrovascularsystem*, weil der Darm die den Gefäßen, den „*Vascula*“, eigentümliche Funktion und verzweigte Anordnung gewinnt (Fig. 62).

Auf zwei vom Darm vollkommen abgeschnürte Gastralaschen, eine linke und rechte, ist wahrscheinlich die echte Leibeshöhle oder das Cölom, nach ihrer Entstehung vom Darm auch *Enterocölon* genannt, zurückzuführen (vergl.

Leibes-
höhle.

auch S. 145). Das Cölom ist ein zwischen Darm und Körperwand eingeschobener linker und rechter Hohlraum, der von einer besonderen epithelbedeckten Membran, dem Bauchfell oder *Peritoneum*, ausgekleidet ist und die meisten vegetativen Organe beherbergt. Die beiden Hälften der Leibeshöhle, der linke und rechte „Cölomsack“, können dorsal und ventral vom Darm zusammenfließen, oder sie bleiben dorsal, selten auch ventral durch eine Scheidewand getrennt, welche nach ihrer Funktion das Aufhängeband des Darms („*Mesenterium*“) heißt (Fig. 206). Für die Nahrungsverteilung spielt das Cölom bei wirbellosen Tieren eine ganz hervorragende Rolle, indem es von einer Art Lymphe, einer zellhaltigen eiweißreichen Flüssigkeit, erfüllt wird; auch für die Exkretion ist es von Wichtigkeit, da es durch Wimpertrichter mit den Nephridien oder Nierenkanälchen (vergl. S. 102) häufig kommuniziert. Es verliert an Bedeutung, je mehr das Blutgefäßsystem zur Ausbildung gelangt, und ist bei Wirbeltieren bezüglich der Nahrungsverteilung nur noch ein rudimentäres Organ.

Die vollkommenste Art der Nahrungsverteilung wird endlich durch die Blutgefäße vermittelt, welche daher auch den höheren Tierstämmen allgemein zukommen, gleichgültig, ob daneben noch eine Leibeshöhle vorhanden ist oder nicht (Fig. 63). Blutgefäße sind Röhren mit flüssigem Inhalt, welche von den Atmungsorganen aus den Sauerstoff, vom Darm aus die verdaute Nahrung aufnehmen und sie an die Ge-

Fig. 62.

Fig. 63.

Fig. 63. Schema der Blutzirkulation. *a* Arterie, *c* Capillaren, *h* Vorkammer, *k* Kammer, *kl* Klappen, *p* Pericard, *v* Venen.

Fig. 62. Anatomie von *Dendrocoelum lacteum* (nach Ijima). *g* oberes Schlundganglion mit Augen, *n* seitliche Nervenstränge mit peripheren Nerven, *d* verästelte Darmblindsäcke, *p* Pharynx mit Scheide und Mundöffnung.

Blutgefäß-
system.

webe wieder abgeben. Da ein solcher Stoffaustausch voraussetzt, daß die Blutflüssigkeit in den Gefäßen zirkuliert, so sind bestimmte Teile der Blutbahn kontraktile; sie sind mit Muskeln bedeckt, welche durch ihre Kontraktionen die Röhren verengern und die Flüssigkeit vorwärts treiben. Bei niederen Formen sind weite Strecken der Blutbahn kontraktile; bei höheren wird größere Regelmäßigkeit der Zirkulation erreicht, indem nur ein bestimmter, besonders muskulöser Teil der Blutbahn, das Herz, die Fortbewegung der Blutmasse übernimmt. Eine freie Bewegung des Herzens ist nur dann möglich, wenn dasselbe von den angrenzenden Geweben losgelöst ist und in einem besonderen Hohlraum liegt (Fig. 63). Daher sehen wir, daß das Herz entweder frei in der Leibeshöhle lagert oder in einen eigenen Beutel, in das Pericard oder den Herzbeutel (wohl überall einen selbständig gewordenen Teil der allgemeinen Leibeshöhle), eingebettet ist (*p*). Minder wichtig als das Auftreten des Pericards ist für die Tätigkeit des Herzens die Sonderung desselben in einen das Blut aufnehmenden Teil, den Vorhof (*h*), und einen das Blut austreibenden Teil, die Kammer (*k*); daher denn keineswegs diese Sonderung überall durchgeführt ist. Besondere Einrichtungen des Herzens sind noch die Klappen (*kl*), welche an den Grenzen der Herzabschnitte angebracht sind und durch ihren Verschuß verhindern, daß das Blut in die Kammer oder Vorkammer zurückströmt, wenn die Wandungen derselben nach beendigter Kontraktion erschlaffen.

Für ein gutes Funktionieren der Blutgefäße ist außer der Zirkulation noch notwendig, daß die ernährenden Stoffe leicht aufgenommen und an die Gewebe wieder abgegeben werden können. Der betreffende Abschnitt der Blutbahn muß leicht durchgängige Wandungen haben, im Körper sich weit verbreiten und eine für sein Lumen große Oberfläche besitzen. Diesen Anforderungen genügen die Haargefäße oder die Capillaren (*c*), äußerst feine Gefäße, welche in enormer Zahl alle Organe umspinnen und durchsetzen, deren Wand nur von einer zarten, leicht durchgängigen Epithellage gebildet wird. Zwischen dem Herzen und den Capillaren besteht somit entsprechend ihrer verschiedenen Funktion der denkbar größte Unterschied im Bau; sie müssen daher durch besondere, einen Übergang vermittelnde Gefäße verbunden werden, 1. Gefäße, welche dickwandig und groß am Herzen beginnen und durch Verästelung und Verdünnung ihrer Wand allmählich in die Capillaren übergehen, Arterien (*a*); 2. Gefäße, die aus dem Capillarbezirk nach dem Herzen zurückleiten und sich dabei immer mehr zu stärkeren und dickwandigeren Röhren vereinen, die Venen (*v*).

Korrelation
von
Atmungs-
organen und
Blut-
gefäßen.

Für alle Tiere gilt der Satz, daß das Blutgefäßsystem in Anordnung und Bau mehr von der Respiration beeinflusst wird, als von der Nahrungsaufnahme im engeren Sinne. Es besteht eine Korrelation zwischen Respirations- und Zirkulationsorganen. Diese Korrelation drückt sich zunächst darin aus, daß man einen doppelten Capillarbezirk unterscheiden muß, außer dem Körpercapillarbezirk, in welchem Sauerstoff an die Gewebe abgegeben und Kohlensäure von ihnen aufgenommen wird, noch den respiratorischen Capillarbezirk, dessen ausschließliche Aufgabe es ist, die Kohlensäure aus dem Blut zu entfernen und den Sauerstoff ihm zuzuführen (Kiemen- und Lungencapillaren). Zweierlei Capillarbezirke machen auch zweierlei Arterien und Venen nötig, Körperarterien und Körpervenen, respiratorische Arterien und respiratorische Venen. Dies erläutert umstehendes Schema vom Blutkreislauf der *Fische* (Fig. 64).

Aus dem Kapillarbezirk der funktionierenden Gewebe des Körpers führen Venen nach dem Vorhof des Herzens. Die Kontraktion oder Systole des Vorhofs treibt das Blut in die Herzkammer. Während die Vorkammer erschlafft (Diastole) und von den Venen aus sich neu mit Blut füllt, befördert die Systole der Kammer das Blut durch die Kiemenarterien in die Kiemenkapillaren. Indem Diastole und Systole

Fig. 64.

eines Herzabschnitts miteinander wechseln, wirkt das Herz wie eine Saug- und Druckpumpe; dabei müssen Systole der Vorkammer und Systole der Kammer zeitlich alternieren. Aus den Kiemenkapillaren wird das Blut durch die Kiemenvenen abgeleitet, die sich zu einem starken Stamm vereinigen, welcher seinerseits sich wiederum verästelt, um in

Fig. 65.

Fig. 64. Schema für den Blutkreislauf der Fische, a^1 aufsteigender Arterienstamm mit den Kiemenarterien (*ka*). a^2 die aus den Kiemenvenen (*kv*) sich sammelnde absteigende Aorta, *c* Carotiden, *kc* Kiemen-capillaren, *h* Herzvorkammer, *k* Herzkammer, *vj* Vena jugularis, *vc* Vena cardinalis, *vh* Vena hepatica (cava inferior), *da* Darmarterien, *dv* Darmvenen, *dc* Darmcapillaren, *sc* Körpercapillaren, *lc* Lebercapillaren.

Fig. 65. Vorderes Ende des Herzens von *Scolopendra* (aus Lang nach Newport). *hk* Herzkammer mit Flügelmuskeln (*fm*) und seitlichen Spaltöffnungen (*o*); *ab*, *ac*, *al* vom Herzen ausgehende Arterien, die das Blut in die Leibeshöhle ergießen.

den Capillarbezirk des Körpers überzuführen. Da die Verästelungen des durch die Kiemenvenen gebildeten Hauptstammes wieder in einen Capillarbezirk einleiten, muß man sie, wie den Hauptstamm selbst, Arterien nennen.

Während das Blut seinen Kreislauf durch den Körper beschreibt, ändert es zweimal seine chemische Beschaffenheit und demgemäß auch

seine Farbe. Das Blut, welches aus dem Körpercapillarbezirk abfließt, hat einen großen Teil seines Sauerstoffs an die Gewebe abgegeben, Kohlensäure dafür eingetauscht und eine dunkelrote Farbe angenommen. Diesen Charakter behält es bis in die Kiementcapillaren bei, wo es wieder unter Abgabe der Kohlensäure sauerstoffhaltig wird und sich hellrot färbt. Die verschiedene Beschaffenheit des Blutes kannte man zuerst von den Arterien und Venen des Körperkreislaufs und nannte das dunklere, kohlensäurereiche Blut *venös*, das hellrote, sauerstoffreiche dagegen *arteriell*, da ersteres in den Venen, letzteres in den Arterien fließt. Beide Ausdrücke sind, wie aus dem oben gegebenen Schema ersehen werden kann, durchaus ungeeignet, weil sie zu der falschen Auffassung führen können, als ob Venen immer kohlensäurereiches Blut und Arterien immer sauerstoffreiches Blut führen müßten. Demgegenüber lehrt das Schema, daß im respiratorischen Kreislauf (kleinen Kreislauf) die Verhältnisse umgekehrt sein müssen, wie im Körperkreislauf, indem die Arterien hier „venöses“, die Venen dagegen „arterielles“ Blut enthalten.

Geschlossenes und offenes Blutgefäßsystem.

Ein Blutgefäßsystem, wie wir es bisher besprochen haben, nennen wir ein geschlossenes, weil das Blut stets in besonderen, mit eigenen Wandungen ausgerüsteten Röhren fließt. Dem geschlossenen steht das offene Blutgefäßsystem gegenüber; hier verlieren die Blutgefäße nach einiger Zeit den Charakter von Röhren, und werden zu weiten Hohlräumen, welche ohne besondere Wandungen sich zwischen die Eingeweide und Organe einschieben. Das beste Beispiel eines offenen Blutgefäßsystems liefern viele *Crustaceen*, die *Insekten* und *Tausendfüßler*, welche nur das Herz und ganz kurze Arterienstämme besitzen. Aus den Enden der Arterienstümpfe tritt das Blut in einen Raum, den man Leibeshöhle nennt, obwohl man es als sicher betrachten kann, daß er durch Ausweitung der Blutbahn entstanden und mit dem echten „Cölom“ (Enterocöl) nicht identisch ist. Man spricht, um dies Verhältnis zum Ausdruck zu bringen, von einem Schizocöl. Aus der Leibeshöhle gelangt das Blut durch seitliche Spalten (Ostien) wieder in das Herz zurück (Fig. 65). Innerhalb des Stammes der *Arthropoden* und der *Mollusken* sind zwischen einem so extremen Fall von offenem Blutgefäßsystem und einem nahezu geschlossenen alle Uebergänge vorhanden. Hier offenbart sich aufs neue die engste Korrelation der Zirkulations- und Respirationsorgane, und zwar kommt den letzteren abermals der bestimmende Einfluß zu. Wenn die Atmung über oder durch den Körper diffus verbreitet ist und die Verteilung des Sauerstoffs ohne besondere Gefäße von selbst sich regelt, ist der Zirkulationsapparat sehr einfach; er wird dagegen differenziert in Herz, Arterien, Venen und Capillaren, wenn die Atmung an bestimmte, beschränkte Stellen geknüpft ist und dadurch eine regelmäßige Verteilung des Sauerstoffs nötig macht. Man vergleiche hierüber das Genauere bei *Crustaceen*, *Spinnen* und *Insekten*.

Lymphgefäße.

Ein besonderer Abschnitt des Blutgefäßapparats ist endlich das nur bei *Wirbeltieren* vorkommende Lymphgefäßsystem. Im Capillarbezirk des Körpers können gelöste Eiweißstoffe wohl in die Gewebe übertreten, ein etwaiger Überschuß kann aber wegen des in den Capillaren herrschenden höheren Druckes nicht auf dem gleichen Wege wieder in die Blutgefäße zurückgelangen. Dieser Überschuß wird durch die Lymphgefäße in die Venen zurückgeführt. Die Lymphgefäße beginnen mit den Gewebslücken, aus denen sie sich erst allmählich zu

Gefäßen mit deutlichen Wandungen herausbilden. Besonders wichtig werden die Lymphgefäße des Darms, indem sie während der Verdauung sich mit den Eiweiß- und Fettbestandteilen der verdauten Nahrung beladen; man nennt sie Chylusgefäße, weil dann ihr Inhalt, der Chylus, sich durch seine milchige Färbung von gewöhnlicher Lymphe unterscheidet.

Im Anschluß an das Blutgefäßsystem mögen noch zwei Ausdrücke Erläuterung finden, welche auch in Laienkreisen viel angewandt, meist aber nicht richtig verstanden werden: *Kaltblüter* und *Warmblüter* oder, wie es richtiger heißen sollte, *wechselwarme* und *eigenwarme* Tiere. Unter wechselwarmen (poikilothermen) oder kaltblütigen Tieren verstehen wir Formen, deren Temperatur vollkommen von der Temperatur der Umgebung abhängig ist und mit derselben steigt und fällt, stets aber wenige Grade mehr als dieselbe beträgt. In unserem Klima, wo die Temperatur wesentlich niedriger ist als unsere eigene Blutwärme, werden solche Tiere, wie z. B. die *Frösche*, auf unser Gefühl einen erkältenden Eindruck machen, da sie namentlich in der kühlen Jahreszeit eine viel geringere Körpertemperatur besitzen als wir.

Kalt- und
Warm-
blüter.

Als Warmblüter oder eigenwarme (idiotherme, homoiotherme) Tiere bezeichnet man dagegen Tiere, welche unter allen Verhältnissen immer nahezu dieselbe Temperatur beibehalten. Der *Mensch* hat im Sommer und Winter, unter dem Äquator und am Nordpol, stets annähernd eine Temperatur von 36—37° C und zeigt nur im Fieber höhere Temperaturen. Um eine konstante Temperatur gegenüber wechselnden äußeren Wärmeverhältnissen aufrecht zu erhalten, muß ein Tier die Wärmesteuerung besitzen; es muß die Fähigkeit haben, die Wärme seines Körpers zu regulieren, einerseits durch Regulieren der Wärmeproduktion, andererseits durch Regulieren der Wärmeabgabe. Ist die Umgebung höher erwärmt, als die Körpertemperatur normalerweise betragen soll, so muß zunächst die Wärmeproduktion auf das mit den Lebensprozessen vereinbare geringste Maß beschränkt werden; da dies aber nicht genügt, so muß außerdem durch Verdunstung auf der Körperoberfläche, wie sie namentlich durch starkes Schwitzen herbeigeführt wird, die Wärmeabgabe gesteigert werden. Ist die Umgebung dagegen kühl, so muß umgekehrt jede unnötige Wärmeabgabe vermieden, die Wärmeproduktion dagegen gesteigert werden. Es ist begreiflich, daß die Idiothermie, da sie komplizierte Einrichtungen voraussetzt, nur bei höheren Tieren vorkommt.

IV. Exkretionsorgane. Die Exkretionsorgane sind Röhren oder Drüsenkanäle, welche direkt oder durch Vermittelung des Enddarms (Kloake) auf der Körperoberfläche münden und unbrauchbar gewordene Stoffe nach außen befördern. Für ihren Bau ist es von Wichtigkeit, ob ein Blutgefäßsystem oder eine Leibeshöhle oder beide gleichzeitig vorhanden sind, oder ob dieselben fehlen. Wenn Leibeshöhle und Blutgefäße noch nicht entwickelt sind, so müssen die Exkretionsröhren, um die Exkrete aus den Geweben ableiten zu können, sich verästeln und den Körper nach allen Richtungen (nach Art einer Drainage) durchsetzen, wobei sie sich häufig zu einem an Blutcapillaren erinnernden Netzwerk verbinden (Protonephridien oder Wassergefäßsystem der parenchymatösen Würmer, Fig. 66). Die Anfänge des Kanalsystems sind blindgeschlossene Röhrchen, deren Grund eine Zelle mit lebhaft schlagendem Wimperbüschel, dem Flimmerläppchen, einnimmt (Fig. 67 a).

Proto-
nephridien.

Die Zelle wird in manchen Protonephridien (Kopfnieren mancher Annelidenlarven) durch Solenocyten ersetzt, Zellen mit einer Geißel, welche in eine Röhre eingeschlossen ist (Fig. 67). Aus dem Kanalsystem führen ein oder mehrere Hauptstämme nach außen. Kurz vor der Ausmündung (Porus excretorius) findet sich meist eine kontraktile Ausweitung, die Harnblase.

Nephridien.

Mit der Entwicklung der Leibeshöhle wird eine Zentralstätte, wie für die Ernährung, so auch für die Aufsammlung der Exkretstoffe geschaffen. Aus ihr leiten die Nephridien, Schleifen- oder Segment-

Fig. 66.

kanäle, nach außen, meist einfache, selten verästelte, an beiden Enden geöffnete Röhren. Die eine Öffnung (Fig. 68) führt nach außen, die andere kommuniziert nach der Leibeshöhle mittels eines Flimmertrichters oder Nephrostoms, einer weiten Mündung, deren lebhaftes Flimmern in den Kanal einleitet und die Exkretstoffe nach außen befördert. Beobachtungen an Anneliden machen es wahrscheinlich, daß die Nephridien Protonephridien

Fig. 67.

Fig. 67 a.

Fig. 66. *Distomum hepaticum* mit Wassergefäßsystem. o Mundöffnung, p Porus excretorius (aus Hatschek).

Fig. 67. Blindes Ende eines Anneliden-Protonephridiums mit zwei aufsitzenden, verbundenen Solenocyten, die mit ihren Geißelröhren in den Nierenkanal münden (nach Goodrich).

Fig. 67 a. Blindes Ende eines feinsten Wassergefäßkanals (k) einer Turbellarie, n Kern, f Fortsätze der Endzelle, wf Flimmerläppchen der Endzelle, v Vakuolen.

sind, welche durch Neubildung des Wimpertrichters mit der Leibeshöhle in Verbindung getreten sind.

Auf derartige Nephridien ist auch die Niere der Wirbeltiere zurückzuführen. Der Umstand, daß bei Embryonen die Nierenkanälchen vielfach noch mit Nephrostomen in die Leibeshöhle münden, macht wahrscheinlich, daß auch bei Wirbeltieren die Leibeshöhle früher einmal für die Exkretion von Wichtigkeit gewesen ist. Die zunehmende Bedeutung der Blutgefäße, welche die Nierenkanälchen umspinnen und ihnen die aus den Geweben aufgenommenen Exkretstoffe zuführen, ist wohl Ursache geworden, daß die Niere unter Rückbildung der Nephrostomen ihre Verbindung mit der Leibeshöhle verloren hat. Besonders innig werden die Beziehungen der Blutgefäße zu der Niere durch die Glomeruli (Malpighischen Körperchen der Niere), Gefäßverästelungen, welche

die Wand der Nierenkanälchen vorbuchten und so in das Lumen derselben hineinragen. Indem die Nephridialkanäle der Wirbeltiere in einen gemeinsamen, nach außen leitenden Kanal (Harnleiter) münden, treten sie meist enger zu einem kompakten Körper, der Niere, zusammen.

B. Geschlechtsorgane.

Am Geschlechtsapparat der Tiere muß man die keimbereitenden Stätten oder die Geschlechtsdrüsen und die Ausführwege unterscheiden. Jene sind bei allen vielzelligen Tieren vorübergehend oder dauernd vorhanden, diese können dagegen gänzlich fehlen. Wenn die Geschlechtsprodukte, wie es bei den *Cölateraten* der Fall

Fig. 68.

Fig. 69.

Fig. 68. Segmentalorgan eines *Oligochäten*, Schema (aus Lang). *tz* Flimmertrichter, *dis* Dissepiment, *ng¹* nicht drüsiger, *ng²* drüsiger Teil des Kanals, *cb* Endblase, *ln* Leibeswand.

Fig. 69. Schema der linksseitigen Urniere eines Wirbeltieres; *h* Harnkanälchen, *m* Malpighische Knäuel mit zu- und abführenden Blutgefäßen, *n* Nephrostome, *u* Urnierengang.

ist, im Epithel der Haut oder des Darms entstehen, sind die Ausführwege überflüssig, da die gereiften Elemente durch Platzen des umhüllenden Gewebes direkt nach außen oder in den Darm hinein entleert werden.

Männliche und weibliche Geschlechtszellen nehmen, wie wir gesehen haben, aus einer indifferenten Anlage ihre Entstehung, welche man das Keimepithel nennt. Mit Vorliebe bildet dasselbe einen Teil der epithelialen Auskleidung der Leibeshöhle, bei vielen Tieren dauernd, bei anderen nur vorübergehend; im letzteren Falle trennt es sich von

Keimepithel
und Keim-
drüsen.

ihr durch Abschnürung und bildet drüsenartige Körper, die Geschlechtsdrüsen.

Hermaphroditismus und Gonochorismus.

Bei den meisten Tieren erzeugt das Keimepithel entweder nur weibliche oder nur männliche Geschlechtszellen; solche Tiere nennt man ge-

trenntgeschlechtlich oder gonochoristisch im Gegensatz zu den hermaphroditen oder zwittrigen Formen, bei denen in einem und demselben Individuum beiderlei Geschlechtsorgane enthalten sind. Man kann verschiedene Grade des Hermaphroditismus unterscheiden. Gewöhnlich sind Hoden und Ovar zwar in demselben Tier vereinigt, innerhalb des Körpers jedoch räumlich getrennt, wie z. B. bei unserem *Regenwurm*, bei welchem zwei Segmente nur männliche, ein drittes Segment nur weibliche Drüsen enthält (Fig. 70). Seltener ist die Vereinigung von Hoden und Eierstöcken zu einem einzigen Drüsenkörper, einer Zwitterdrüse; dieselbe kann so innig sein, daß in denselben Follikeln Samen und Eier produziert werden, wie bei den *Langenschnecken*.

Fig. 70. Geschlechtssegmente des Regenwurms nach Entfernung des Darms. bm Bauchmark, bl laterale, bv ventrale Borstenreihen, st Samentaschen (Receptacula seminis), sb Samenblasen (Vesiculae seminales) auf der rechten Seite abpräpariert. sbu Samenkapsel, auf der rechten Seite geöffnet, um zu zeigen: h Hoden, t Flimmertrichter des Vas deferens, vd; o Ovarien, w Wimpertrichter der Ovidukte mit e Eikapsel, di Dissepimente, 8—15 achtes bis fünfzehntes Körpersegment.

Hermaphroditismus ist bei niedriger organisierten Tieren im allgemeinen häufiger als bei den höher organisierten. *Insekten* und *Wirbeltiere* sind fast ausnahmslos getrenntgeschlechtlich; nur bei den *Knochenfischen* gehört Hermaphroditismus nicht zu den Seltenheiten: mehrere *Serranus*-

Fig. 71. Hermaphroditismus lateralis eines Schmetterlings (*Ocnaria dispar*). Links weiblich, rechts männlich (nach Taschenberg).

Arten sind stets hermaphrodit, ebenso *Chrysophrys aurata*; sehr häufig hermaphrodit sind *Pagellus mormyrus* und einige andere. Auch die *Myxinen* sind hermaphrodit. Häufiger wird Hermaphroditismus als Abnormität beobachtet. Eine auffällige Form desselben ist der Hermaphroditismus lateralis, bei welchem die eine Hälfte des Tieres nur männliche, die andere nur weibliche Geschlechtsdrüsen erzeugt. Sind Männchen und Weibchen einer Art an ihrem verschiedenen Aussehen, den sekundären Geschlechtscharakteren

zu unterscheiden, wie z. B. viele *Insekten* durch verschiedene Beschaffenheit der Fühler, Flügel, Augen etc., so drückt sich der Hermaphroditismus lateralis (*Schmetterlinge*, *Bienen*) schon äußerlich in der Gestalt aus, indem

die eine Hälfte des Tieres die Kennzeichen des Männchens, die andere die des Weibchens besitzt (Fig. 71). Doch ist hier zu beachten, daß in sehr vielen Fällen, in denen der äußeren Erscheinung nach Hermaphroditismus vorzuliegen schien, die anatomische Untersuchung entweder nur männliche oder nur weibliche Geschlechtsdrüsen in rudimentärer Beschaffenheit nachweisen konnte (Pseudohermaphroditismus, besser Gynandromorphie). Auch der sog. Hermaphroditismus bei Säugetieren und Menschen ist meist Pseudohermaphroditismus; selten wurden hier zweierlei Sexualdrüsen in demselben Individuum angetroffen und auch dann nicht in funktionsfähigem Zustand.

Die weite Verbreitung des Hermaphroditismus bei niederen Metazoen hat zu der unberechtigten Auffassung geführt, daß er der ursprüngliche Zustand des Geschlechtsapparates sei, aus dem der Gonochorismus sich sekundär entwickelt habe. Erfahrungen an *Nematoden*, *Crustaceen*, vielleicht auch *Mollusken* weisen darauf hin, daß im Gegenteil hier der Hermaphroditismus aus dem Gonochorismus hervorgegangen ist, indem bei gleichzeitigem Schwund der Männchen weibliche Tiere männliche Sexualprodukte entwickelten, ehe die Ovarien heranreiften. Diesem Zustand der „Protandrie“ gegenüber ist „Protogynae“ eine Seltenheit.

Die Ausführwege der Geschlechtsprodukte sind im Tierreich sehr häufig den exkretorischen Apparaten entnommen. Bei den *Anneliden* dienen manche Segmentalorgane, bei den *Wirbeltieren* Teile des Nierensystems ausschließlich oder neben ihrer exkretorischen Funktion der Geschlechtstätigkeit. Man spricht daher von einem Urogenitalsystem. Diese merkwürdige Vereinigung von Genitalorganen und Exkretionsorganen hat eine doppelte Ursache, eine physiologische und eine anatomische. Physiologisch ist wichtig, daß sich Eier und Spermatozoen wie Exkrete verhalten; sie sind Stoffe, die nicht mehr für den Nutzen des Individuums bestimmt sind, sondern nach außen gelangen müssen, um in Wirksamkeit zu treten. Die morphologische Ursache ist im Verhalten zu der Leibeshöhle gegeben. Ein Urogenitalsystem entwickelt sich nur bei Tieren, bei denen das Keimepithel von dem Epithel der Leibeshöhle abstammt, und bei denen die Niere dauernd oder ihrer Anlage nach mit der Leibeshöhle in Verbindung steht und so die natürliche Ableitung für die Produkte derselben bildet. — Unabhängig davon, ob die Geschlechtswege Teile der Exkretionsorgane oder selbständige Bildungen sind, gewinnen sie in der Tierreihe eine bestimmte, durch ihre Funktion bedingte Einrichtung (Fig. 70 und 72). Von der Geschlechtsdrüse leiten Kanäle nach außen, die Eileiter, Oviducte, des Weibchens, die

Fig. 72. Anatomie von *Vortex viridis* (nach M. Schultze und L. v. Graff). *g* obere Schlundganglien mit Augen, *sch* Schlundkopf, *t* Hoden mit Vasa deferentia, *gv* Dotterstock, *d* Darm, *rs* Receptaculum seminis, *o* Ovarien mit Ovidukten, *v* Vagina, *bc* Bursa copulatrix, *pg* Porus genitalis, *u* Uterus, *vs* Vesicula seminalis, *p* Penis.

Samenleiter, Vasa deferentia, des Männchens (bei der Zwitterdrüse der Zwittergang). Der Endabschnitt des Samenleiters ist häufig sehr muskulös und heißt Ductus ejaculatorius: er kann als Penis oder Cirrus herausgestülpt werden oder ragt dauernd über die Körperoberfläche hervor. Der Endabschnitt des Eileiters ist oft erweitert und läßt 2 Abschnitte erkennen, den Uterus (Gebärmutter), welcher die Eier während ihrer Entwicklung beherbergt, und die zur Begattung dienende Scheide, Vagina. Dazu können dann in beiden Geschlechtern noch accessorische Drüsen der verschiedensten Art hinzutreten. Weibliche und männliche Geschlechtswege können mit Ausstülpungen oder Erweiterungen versehen sein, welche zur Aufnahme von Samen dienen. Man nennt sie beim Weibchen *Receptacula seminis*, beim Männchen *Vesiculae seminales*; erstere beherbergen Samen, welcher durch die Begattung in die weiblichen Geschlechtswege gelangte, letztere Samen, welcher im Hoden des gleichen Tieres entstanden ist.

Eine sehr merkwürdige Erscheinung findet sich nicht selten im Tierreich, daß ein Teil der produzierten Eier zugrunde geht, um andere Eier besser zu ernähren. Diese Degenerationsvorgänge können sich an Eiern vollziehen, die schon in den Uterus (*Salamandra*) oder den Eicocon (*Ameliden*) übergetreten sind, oder sie spielen sich im Ovar ab (viele *Arthropoden*). Es kann ein bestimmter Teil des Ovars nur solche „Dotterzellen“ produzieren, woraus es sich erklärt, daß bei manchen Tieren (*Plathelminthen*) getrennt vom Ovar (Keimstock) Drüsen auftreten, welche die Dotterzellen bereiten (Dotterstöcke) (Fig. 72).

Männliche und weibliche getrenntgeschlechtliche Organismen sind vielfach voneinander in einer für unser Beobachtungsvermögen erkennbaren Weise nur an der Beschaffenheit der Geschlechtsprodukte zu unterscheiden (*Medusen*, *Polypen*, *Schwämme*). In anderen Fällen kann auch die verschiedene Beschaffenheit der Ausführwege zur Unterscheidung herangezogen werden. Bei allen höher organisierten Tieren gesellen sich zu diesen primären Geschlechtscharakteren mehr oder minder zahlreiche sekundäre Geschlechtscharaktere hinzu, so daß es auf den ersten Blick möglich ist, Männchen und Weibchen zu erkennen. Derartige sekundäre Geschlechtscharaktere äußern sich bei vielen Vögeln und Säugetieren in Stimme und Behaarung resp. Befiederung, Stärke der Muskeln und des Skeletts, Bewaffnung mit Angriffs- und Schutz Waffen, bei Insekten im Bau und Zeichnung der Flügel, Ausbildung der Antennen, usw. Der hierin zum Ausdruck kommende Dimorphismus der Geschlechter kann ein so hochgradiger werden, daß die systematische Zusammengehörigkeit von Männchen und Weibchen nur durch ein sehr eingehendes Studium vor allem der Entwicklungsgeschichte festgestellt werden kann (Zwergmännchen von *Bonellia*, der *Cirripeden*, *Copepoden*). Es ist nun für einen Teil der sekundären Geschlechtscharaktere bekannt, daß ihre Ausbildung in die Zeit der ersten Reife der Geschlechtsorgane fällt und unvollkommen wird oder ganz ausbleibt, wenn die Geschlechtsdrüsen operativ entfernt oder anderweitig zerstört werden (Kastration). So ist man zu der Auffassung gelangt, daß die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere in Korrelation zur Entwicklung der Geschlechtsdrüsen stehe und durch dieselbe herbeigeführt werde. Als verursachendes Moment nahm man „innere Sekretion“ an: daß in den reifenden Geschlechtsdrüsen Stoffe entstehen, welche dem Kreislauf einverleibt werden und an entfernten Organen,

wie Kehlkopf, Brustdrüsen, Behaarung die entsprechenden Veränderungen auslösen. Es hat sich jedoch nachweisen lassen, daß man mit dieser für ein beschränktes Erscheinungsgebiet passenden Erklärung viel zu weit gegangen ist. Viele der sekundären Geschlechtscharaktere entwickeln sich, wie das ja von den Ausfühwegen schon seit langem bekannt ist, im wesentlichen unabhängig von den Geschlechtsdrüsen. Die eigentümliche Entwicklungsrichtung, welche die Zwergmännchen der oben genannten Tiergruppen einschlagen, ist schon vor der Reife der Hoden festgelegt und würde sicherlich auch eintreten, wenn die erste Anlage des Hodens schon im Embryo entfernt werden könnte. Für die entsprechenden Vorgänge bei Schmetterlingen haben wir sichere Beweise; hier entwickeln sich die sekundären Geschlechtscharaktere und die Ausfühwege in der offenbar schon im Embryo festgelegten Weise, mag man auch noch so früh die Geschlechtsdrüsen bei jungen Räumchen entfernen; ja die eingeschlagene Entwicklungsrichtung wird selbst dann beibehalten, wenn man den Hoden entfernt und von einer anderen Raupe die Eierstöcke transplantiert oder umgekehrt die Eierstöcke durch den Hoden ersetzt. Die transplantierte Geschlechtsdrüse reift heran, während der gesamte übrige Geschlechtsapparat und die sekundären Geschlechtscharaktere die dem ursprünglichen Geschlecht zukommende Beschaffenheit zeigen. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß eine unmittelbare Korrelation von Geschlechtsdrüsen, Ausfühwegen und sekundären Geschlechtscharakteren nur in beschränktem Maße besteht. Die harmonische Entfaltung der Teile ist vielmehr durch einen gemeinsamen dritten Faktor bestimmt, die Beschaffenheit des befruchteten Eies oder dessen früher Entwicklungsstadien; diese ist es, welche nicht nur den Geschlechtsdrüsen, sondern auch dem gesamten übrigen Organismus in einer mehr oder minder auffälligen Weise eine bestimmte Entwicklungsrichtung vorschreibt.

Animale Organe.

I. Fortbewegungsorgane. Die Fähigkeit, den Ort nach freier Wahl zu verändern, ist eine so sehr in den Vordergrund tretende Eigentümlichkeit der Tiere, daß der Laie geneigt ist, hiernach zu entscheiden, ob ein Organismus dem Tier- oder Pflanzenreich zugehört. Deshalb ist es nötig hervorzuheben, daß zahlreiche Tiere die im Larvenzustand vorhandene freie Ortsbewegung aufgeben, indem sie sich auf dem Boden, auf Pflanzen oder auf anderen Tieren fest ansiedeln und nur die Bewegungsfähigkeit einzelner Teile beibehalten, wie z. B. die *Corallen* ihre Tentakelkronen und die *Cirripeden* ihre federbuschartigen Füße einschlagen, manche festgewachsene *Muscheln* ihre Schalen aktiv schließen können.

Zur Bewegung dienen bei den niederen Formen, den *Protozoen*, fast ausschließlich Zellfortsätze, seien es Cilien, Geißeln oder Pseudopodien. Bei den vielzelligen Tieren ist dies äußerst selten der Fall. Amöboide Beweglichkeit der Epithelzellen kommt zwar noch bei *Cölienteraten* und auch bei manchen *Würmern* vor, genügt aber nicht zur Ortsbewegung des ganzen Tieres. Wirksamer ist das Geißel- oder Wimperepithel, welches bei *Ctenophoren*, *Turbellarien* und *Rotatorien*

die Schwimmbewegung vermittelt; außerdem findet sich dasselbe noch bei vielen Larven von Tieren, welche, ausgebildet, entweder gar nicht oder nur mit Hilfe von Muskeln ihren Ort verändern können. In der Form von Planulae, d. h. als bewegliche, mittelst Flimmern schwimmende Larven, verlassen fast alle *Cölenteraten* und *Echinodermen*, die Mehrzahl der *Wärmer* und *Mollusken* die Eihüllen.

Muskulatur.

Zu energischerer Tätigkeit ist nur die Muskulatur befähigt. Die Anordnung derselben wechselt und hängt von der Beschaffenheit des **Skeletts** ab. Skelettlose Formen haben gewöhnlich den „Hautmuskelschlauch“, einen Sack von zirkulären und longitudinalen Fasern, welcher mit der Haut fest vereinigt ist. Bildet sich von der Haut aus ein Skelett, indem das Epithel der Körperoberfläche, wie bei den *Arthropoden*, eine feste dicke Cuticula (Cuticularskelett) ausscheidet, so löst sich der Schlauch in Muskelgruppen auf, die am Hautskelett ihre Angriffspunkte finden; bildet sich dagegen, wie bei den *Wirbeltieren*, ein aus Knorpel oder Knochen bestehendes Achsenskelett aus, so ist an diesem das Punctum fixum der Muskelwirkung gegeben, so daß die Muskulatur einen ganz neuen Charakter gewinnt und namentlich tiefer zu liegen kommt. Ein Lokotionsapparat ganz eigener Art ist das Ambulacralsystem der *Echinodermen*, ein System von feinen, zum Teil als Füßchen ausstülpbaren Schläuchen, über deren Verwendung das Nähere bei den *Echinodermen* nachzulesen ist.

Elektrische Organe.

Bei nicht wenigen Fischen werden an bestimmten Stellen des Körpers die Muskeln in **elektrische Organe** umgewandelt, welche bei *Torpedo*, *Malapterurus*, *Gymnotus* sehr energische Schläge austreten können, bei *Raja* und *Mormyrus* (pseudoelektrische Organe), schwache, dem Menschen nicht fühlbare Ströme erzeugen. Jedes Organ baut sich aus vielen Säulchen auf, die aus vielen übereinander geschichteten, durch Bindegewebe getrennten elektrischen Platten bestehen. Jede Platte ist eine umgewandelte Muskelfaser, welcher die Nervenendigung angefügt ist, den negativen Pol der Platte bezeichnend.

Nervensystem.

II. Nervensystem. Kaum ein Organsystem zeigt in der Tierreihe eine so gesetzmäßige Fortbildung wie das Nervensystem. Die verschiedenen Stufen, welche man dabei aufstellen kann, wollen wir als die diffuse Form, die Strangform, die gangliöse Form und die Röhrenform bezeichnen.

Diffuses Nervensystem.

1. Die diffuse Form des Nervensystems ist jedenfalls die ursprünglichste: sie zeigt die Elemente, Nervenzellen mit verästelten Ausläufern, gleichmäßig durch den ganzen Körper oder wenigstens durch gewisse Schichten des Körpers verbreitet. Als eine von den ersten Anfängen an bevorzugte Schicht ist die Oberhaut des Körpers, das Ectoderm, anzusehen, da dieses den Verkehr mit der Außenwelt vermittelt und daher die für die Ausbildung des Nervengewebes wichtigen Sinnesindrücke erhält. Die *Corallen* und *Hydroidpolypen* können uns hierfür als Beispiele dienen, da bei ihnen das Ectoderm nach allen Richtungen hin von einem subepithelialen zarten, spinnewebeartigen Netz von Nervenzellen, welches auch auf das Entoderm übergreift, durchsetzt wird (Fig. 52).

Strangförmiges Nervensystem.

2. Aus der diffusen Form lassen sich die übrigen Hauptformen durch Lokalisation ableiten, welche wohl hauptsächlich dadurch bedingt ist, daß manche Stellen zur Aufnahme von Sinnesindrücken und daher

auch zur Entwicklung nervöser Teile geeigneter gelagert sind, als ihre Nachbarschaft. Bei den *Medusen* ist der Rand der Glocke eine solche Stelle, weshalb hier ein kräftiger, an Ganglienzellen auffallend reicher Nervenstrang verläuft. Man kann denselben, ebenso wie den Ringnerven und die 5 Ambulacrarnerven der *Echinodermen* ein strangförmiges Zentralorgan nennen und davon den Rest des Nervennetzes als peripheres Nervensystem unterscheiden.

3. Vielerlei Übergangsformen leiten uns zu dem gangliösen Zentralnervensystem der *Würmer*, *Mollusken* und *Arthropoden* (Fig. 73). Ganglienknötchen.

Fig. 73. Drittes abdominales Bauchganglion des Flußkrebses (nach Retzius). *C* Konnektive oder Längskommissuren, *G* Ganglienzellenschicht, *g¹* Ganglienzellen, deren Neuriten in die Längskommissuren treten, *g²* Ganglienzellen, deren Neuriten in die peripheren Nerven eintreten, *L* Leydigsche Punksubstanz, *N* periphere Nerven.

Das Zentralnervensystem besteht hier aus zwei oder mehreren Ganglien; jedes Ganglion ist ein rundes Knötchen gesetzmäßig angeordneter Nervenfasern und Ganglienzellen. Jene bilden den Kern des Knötchens und verursachen, indem sie sich nach allen Richtungen durchkreuzen und reich verästelte Dendriten abgeben, das Bild einer feinen Körnelung, was den ungeeigneten, weil leicht irreführenden Namen „Leydigsche Punksubstanz“ veranlaßt hat. Die Ganglienzellen dagegen häufen sich zu einer dicken Rindenschicht um die Leydigsche Punksubstanz an. Aus der zentralen Nervenmasse hervor treten die peripheren Nerven, desgleichen die Kommissuren, wie man die zu anderen ähnlichen Ganglienknötchen verlaufenden Verbindungsstränge nennt.

Da nun die meisten Tiere symmetrisch gebaut sind, findet man die Ganglien paarig gruppiert. Ein linkes und ein rechtes Ganglion entsprechen einander und sind durch einen Strang von Nervenfasern, die Querkommissur, einheitlich verbunden. Am konstantesten sind zwei Ganglien, welche dorsal über dem Anfangsdarm liegen und daher die oberen Schlundganglien oder auch Hirnganglien heißen. Wenn noch weitere Ganglien vorkommen, so liegen dieselben ventral und unter dem Darm (Bauchmark).

Strickleiter-
nerven-
system.

Eine weit verbreitete Einrichtung ist die als Strickleiternervensystem (Fig. 74) bezeichnete Form (*Anneliden* und *Arthropoden*). Zahlreiche Ganglienpaare (im vorliegenden Beispiel neun) liegen auf der Bauchseite des Tieres hintereinander und sind durch Längskommissuren (Konnektive) verbunden, und

Fig. 74.

Fig. 75.

Fig. 74. Strickleiternervensystem von *Porcellio scaber* (Assel). A Hirn, B Bauchmark, durch die Schlundkommissuren mit dem Hirn verbunden, b ein früher als Sympathicus gedeuteter Strang (nach Leydig).

Fig. 75. Querschnitt durch das Rückenmark des Menschen (aus Wiedersheim), schwarz die graue, weiß die weiße Substanz; Cc Zentralkanal, umgeben von der vorderen und hinteren Kommissur (CC), Sa, Sp Sulcus anterior und posterior, letzterer übergehend in die Fissura posterior, VH, HW vordere und hintere Nervenwurzel, V, S, H Vorder- und Hinterhorn der grauen Substanz, V, S, H Vorder-, Seiten- und Hinterstränge der weißen Substanz (W).

zwar entsprechen den linken und rechten Ganglien auch linke und rechte Kommissuren. Das erste Paar der Reihe wird von den unteren Schlundganglien gebildet, welche nach vorn zwei links und rechts den Darm umgreifende Kommissuren zu den oberen Schlundganglien entsenden. Obere und untere Schlundganglien nebst den Schlundkommissuren bilden den Schlundring, einen Nervenring, welcher den Anfangsteil des Darms umfaßt.

Rücken-
mark und
Hirn.

4. Die röhriige Form des Nervensystems findet sich nur bei den *Wirbeltieren* (Fig. 75) und den den *Wirbeltieren* sehr nahe stehenden Larven der *Tunicaten*. Hirn- und Rückenmark der *Wirbeltiere* kann man als die in verschiedener Weise entwickelten Abschnitte einer Röhre mit stark verdickten Wandungen auffassen. Im Zentrum liegt der äußerst enge Spinalkanal, welcher sich nach vorn in die einzelnen Hirn-

ventrikel erweitert. Auf einem Querschnitt sieht man um den Spinalkanal herum die Nervelemente genau im entgegengesetzten Sinne gruppiert wie bei den Ganglienknötchen. Zu äußerst liegt eine Schicht Nervenfasern (die weiße Substanz der menschlichen Anatomie); nach innen davon folgt ein aus Ganglienzellen und Nervenfasern gebildeter Kern (die graue Substanz), welcher durch ein besonderes Epithel (Ependym) gegen den Zentralkanal abgegrenzt wird. Umgewandelte Stützzellen liefern den nervösen Teilen das unter dem Namen Glia (Neuroglia) bekannte Gerüst.

Fast für alle Tierabteilungen hat sich nachweisen lassen, daß das Zentralnervensystem aus dem Ektoderm entsteht. Bei vielen Tieren liegen daher die Nervenstränge und Ganglienknotten dauernd in der Haut, bei anderen nur während der Entwicklung, um später durch Abspaltung oder Einfaltung losgelöst und in tiefere Körperschichten verlagert zu werden (Fig. 9, S. 32). Bei *Wirbeltieren* und anderen höheren Tiergruppen kennt man außer dem Körpernervensystem ein besonderes Nervensystem für die der Beeinflussung durch den Willen entzogenen vegetativen Organe, den *Sympathicus*.

III. Sinnesorgane. Was wir vom Wesen der Außenwelt wissen, gründet sich auf die Erfahrungen, welche wir durch unsere Sinnesorgane gemacht haben. Wir kennen daher die Außenwelt nur insoweit, als sie den von Urteilskraft genau kontrollierten und geschärften Sinnen zugänglich ist. So kommt es, daß die aus der menschlichen Physiologie stammende Unterscheidung von 5 Sinnen, Tast- oder Hautsinn, Geruchs-, Geschmacks-, Gehörs- und Gesichtssinn, auf das ganze Tierreich übertragen wurde. A priori kann allerdings die Möglichkeit nicht bestritten werden, daß bei den Tieren, namentlich solchen, die wie die Wasserbewohner unter ganz anderen Lebensbedingungen existieren, Sinnesempfindungen vorkommen, welche uns gänzlich fehlen. Im Verfolgen dieses Gedankenganges ist man sogar zur Aufstellung eines „sechsten Sinnes“ gelangt, eine Bezeichnung, die heutzutage schon deshalb nicht mehr berechtigt ist, als wir auch beim Menschen mit der Annahme von 5 Sinnen nicht auskommen. Unter dem Namen Hautsinn ist Tastgefühl, Temperatursinn, Schmerzgefühl inbegriffen. Dazu kommen als weitere Sinne das Muskel- und Balancegefühl.

Ein weiterer, noch wichtigerer Grund für die Erscheinung, daß unsere Kenntnisse vom Sinnesleben der Tiere sehr fragmentarischer Natur sind, ist dadurch gegeben, daß wir uns zurzeit bei der physiologischen Deutung von Sinnesapparaten nur selten auf Experimente stützen können und somit auf Schlußfolgerungen aus dem Bau angewiesen sind. Der Bau mancher Sinnesorgane, wie der Geruchs- und Geschmacksorgane, ist aber keineswegs so charakteristisch, daß er allein schon zur physiologischen Deutung berechtigte.

Als **Tastorgan** funktioniert die Haut der Tiere meist wohl in ganzer Ausdehnung, wenn auch nicht überall mit gleicher Intensität. Hervorragende Partien, wie die Tentakelkronen der *Polypen* und vieler *Würmer*, die Fühler der *Arthropoden* und *Schnecken*, werden auf die Benennung immerhin besonderen Anspruch machen können. Zum Tasten dienen Epithelzellen, welche mit starren, über die Oberfläche ragenden Haaren, den Tastborsten oder Tasthaaren versehen sind (Fig. 76). Nur bei den *Wirbeltieren* finden die Tastnerven meist unter dem Epithel in besonders modifizierten Endorganen, den Meißnerschen

Tastorgane.

oder Tastkörperchen etc. ihr Ende. Hierher gehören auch die merkwürdigen Pacinischen Körperchen (Fig. 77).

Geruchs-
organe, Ge-
schmacks-
organe.

Geruchs- und Geschmacksorgane sind nur bei den *Wirbeltieren* mit Sicherheit bekannt. Das Geruchsorgan der *Fische* besteht aus zwei Grübchen der Haut dorsalwärts von der Mundspalte. Bei den luftatmenden *Wirbeltieren* werden die bei ihrer Anlage ebenfalls der Haut angehörenden Geruchsgrübchen in die dorsale Wand der Nasengaugänge aufgenommen, zweier zur Atmung dienender, von der Körperoberfläche zur Mundhöhle führender Kanäle. Da nun die im Epithel der Grübchen verteilten Riechzellen häufig durch Büschel von Riechhaaren ausgezeichnet sind, da ferner auch das Epithel der Umgebung öfters bewimpert ist, so ist man geneigt, bei wirbellosen Tieren (z. B. *Medusen*, *Cephalopoden*) flimmernde, von Nerven versorgte Hautgruben

Fig. 76.

Fig. 77.

Fig. 76. Tasthaare einer Krabbe (*Cyrtomaja Suhmi*) nach Doflein.

Fig. 77. Vater-Pacinisches Körperchen aus dem Mesenterium der Katze; *a* Achsenzylinder, *i* Innenkolben, *k* Kapseln mit Kernen, *n* markhaltige Nervenfasern, *g* Blutgefäß, *f* Fettgewebe (aus Stöhr).

oder Sinnesapparate in der Nachbarschaft von Atmungsorganen (Oosphradium der *Mollusken*) für Riechorgane zu erklären. Indessen gibt es Ausnahmen. Bei den *Arthropoden* hat das Experiment nachgewiesen, daß die Antennen zum Riechen dienen. Hier kann die Sinnesempfindung nur an gewisse modifizierte Haare, die Riechröhrchen der *Crustaceen* und die Riechkegel der *Insekten*, geknüpft sein. — Was nun die Geschmacksorgane anlangt, so wird man Nervenendigungen im Bereiche der Mundhöhle als solche deuten, da die Geschmacksorgane der *Wirbeltiere*, die sogenannten *Geschmacksknospen*, in der Mundhöhle, besonders reichlich auf der Zunge, liegen.

Gehör.

Gehörorgan und Auge nennt man die höheren Sinnesorgane, weil sie für unser gesamtes Erkennen von viel größerer Bedeutung sind als die übrigen Sinnesorgane, indem sie Empfindungen vermitteln, welche qualitativ und quantitativ eine viel genauere Bestimmung zulassen. Gehör und Auge haben daher einen komplizierteren und charakteristischeren

Bau, welcher ein leichtes Wiedererkennen ermöglicht, zumal da zu den Sinneszellen selbst fast stets leicht kenntliche Hilfsapparate hinzutreten.

Die **Gehörorgane** der *Wirbeltiere* und der meisten übrigen Tierstämme lassen sich auf eine einfache Grundform, das Hörbläschen, zurückführen (Fig. 78). Dasselbe besitzt eine epitheliale Wandung, einen flüssigen Inhalt, das Hörwasser oder die Endolymphe, und einen einzigen oder zahlreiche zu einem Haufen zusammengeballte „Hörsteine“ oder „Otolithen“. In einem bestimmten Bereich der epithelialen Wandung sind die Zellen zur *Crista acustica*, der Hörleiste, entwickelt; sie stehen mit dem Hörnerven (*Nervus acusticus*) in Verbindung und tragen die in die Endolymphe hineinragenden Hörhaare. Die Otolithen selbst sind Konkretionen von kohlensaurem oder phosphorsaurem Kalk (ausnahmsweise bei *Mysis* von Fluorcalcium); sie schweben meist frei im Zentrum

des Bläschen und werden häufig von Flimmerbüscheln, die von den nicht sensiblen Epithelzellen der Wand ausgehen, oder in mannigfach anderer Weise in ihrer Lage gehalten.

Fig. 78.

Fig. 79.

Fig. 78. Hörbläschen (Statocyste) eines Mollusks (*Pterotrachea*). *N* Hörnerv, *H_z* Hörzellen mit der Zentralzelle, *C_z*, *W_z* Wimperzellen, *Ot* Otolith, besser Statolith (nach Claus).

Fig. 79. Schema des menschlichen Labyrinths. *U* Utriculus mit den halbkreisförmigen Kanälen, *S* Sacculus, durch den Canalis reuniens (*Cr*) mit der Schnecke (*C*) verbunden, *R* Recessus labyrinthi, *V* Schneckenblindsack, *K* Kuppelblindsack (aus O. Hertwig).

Jedes Hörbläschen entwickelt sich aus einer grubenförmigen Einstülpung der Haut und ist somit vorübergehend ein Hörgrübchen. Daher darf es uns nicht wundern, daß das Organ bei vielen Tieren dauernd auf dieser niederen Entwicklungsstufe stehen bleibt, wie z. B. die *Flußkrebse* ein offenes Hörorgan oder Hörgrübchen besitzen. Andererseits kann das Hörbläschen zu einem äußerst verwickelten Hohlraumssystem auswachsen, so namentlich bei den *Säugetieren* (Fig. 79), wo es durch eine Einschnürung in den Sacculus und den Utriculus zerlegt wird. Der Sacculus ist mit einem spiral gewundenen Blindsack, der Schnecke, der Utriculus mit den drei Bogengängen versehen. Zum Hörbläschen, welches man wegen seines verwickelten Baues „Labyrinth“ nennt, treten bei den *Säugetieren*, wie den meisten *Wirbeltieren* die schallleitenden Apparate hinzu und verleihen dem Gehörorgan einen außergewöhnlich komplizierten Bau.

Da es nun Tiere gibt, welche, ohne Hörbläschen zu besitzen, gut hören, wie *Spinnen* und *Insekten*, müssen wir annehmen, daß die Gehörorgane derselben nach einem anderen Typus gebaut sind. Sicherer weiß man jedoch nur über die tympanalen Hörorgane der *Heuschrecken*.

Experimente an Repräsentanten der verschiedensten *Wirbeltier*-Klassen haben zu dem Resultat geführt, daß die drei senkrecht aufeinander stehenden Bogengänge das Gefühl für die Gleichgewichtslage des Körpers vermitteln, während zum Hören bei den *Säugetieren* die Schnecke, bei den übrigen *Wirbeltieren* die der Schnecke vergleichbare Lagna dient. Entsprechend der rudimentären Beschaffenheit ihrer Lagna ist das Hörvermögen der Fische so unvollkommen entwickelt, daß man lange Zeit dasselbe ganz in Abrede stellte und das Labyrinth der Fische nur als ein Balancesinnesorgan gelten lassen wollte.

Fig. 80.

Fig. 82.

Fig. 81.

Fig. 83.

Fig. 80 u. 81. Augen von Anneliden. Fig. 80. *Phyllodoce laminosa* nach Hesse. Fig. 81. *Nauphanta colez* nach Greeff und Hesse. Fig. 82. Larve von *Acilius sulcatus* nach Grenacher. Fig. 83. *Lizzia köllikeri*. c Cuticula, e Epidermis, G Glaskörper, L Linse, r Rhabdome der Retina, d Drüsenzelle, die den Glaskörper ausscheidet, s Sehzellen, o Sehnerv, p Pigment (Führungslinie in Fig. 80 nicht weit genug ausgezogen), oc Ocellus.

Denn nach seiner Zerstörung fangen die Tiere an zu taumeln und das Gleichgewicht zu verlieren. Von diesen Erfahrungen ausgehend, haben neuere Forscher den Beweis geführt, daß die „Hörbläschen“ der meisten wirbellosen Tiere ausschließlich oder doch vorwiegend Organe des Gleichgewichtssinnes sind. Dann würde die Bedeutung des Otolithen verständlich sein. Derselbe, als ein Körper von relativ ansehnlichem spezifischem Gewicht, würde je nach der Gleichgewichtslage des Körpers die Crista acustica in verschiedener Weise beschweren und in Erregung versetzen. Er würde daher besser Statolith, das „Hörbläschen“ Statocyste genannt werden.

Erregbarkeit durch Licht ist eine bei Tieren und Pflanzen weit verbreitete Erscheinung; in ihren einfachsten Formen äußert sie sich darin, daß Organismen belichtete Stellen aufsuchen oder vermeiden (positive und negative Phototaxis). Phototaxis findet sich auch da, wo keine besonderen lichtempfindlichen Elemente vorhanden sind (*Infusorien*, *Hydra*, viele *Würmer*); sie erfährt eine Steigerung, wenn Sehzellen, d. h. lichtempfindliche mit Nerven verbundene Stellen, in das Epithel der Körperoberfläche oder auch in tiefer liegende, dem Licht noch zugängliche Gewebe eingelagert sind (*Regenwurm*, *Amphioxus*). Wenn zahlreiche Sehzellen zu einer zusammenhängenden Schicht sich zusammenfügen, nennt man dieselbe *Retina* oder *Netzhaut*. Schon auf den niedersten

Sehorgane.

Entwicklungszuständen bekunden die Sehzellen nahe Beziehungen zu Pigmentanhäufungen, welche in den Zellen selbst oder ihrer Umgebung zustandekommen; dieselben sind für die Lichtperzeption nicht nötig, wie die Sehfähigkeit albinotischer, pigmentfreier Augen zeigt; sie müssen aber offenbar die Lichtempfindlichkeit in hohem Maße steigern; denn die Pigmentierung ist eine so weit verbreitete Eigentümlichkeit, daß man die einfachsten Augen als scharf umgrenzte Pigmentflecke definieren kann, denen nicht selten eine das Licht konzentrierende bikonvexe Linse vorgelagert ist (Fig. 83).

Von derartigen Anfängen, welche offenbar nur zur Unterscheidung von Hell und Dunkel geeignet sind, findet man in der Tierreihe alle Stufen der Vervollkommnung bis zu den scharfe Bilder der Umgebung entwerfenden Augen, wie wir sie bei *Wirbeltieren* und offenbar auch bei *Cephalopoden* vorfinden.

Fig. 84. Retina des Menschen (nach Gegenbaur). P Pigmentschicht, E Schicht der Sehzellen, G Ganglion opticum. 1 Limitans interna, 2 Nervenfaserschicht, 3 Ganglienzellen, 4 innere retikuläre Schicht, 5 innere Körnerschicht, 6 äußere retikuläre Schicht, 7 äußere Körnerschicht, 8 Limitans externa, 9 Stäbchen und Zapfenschicht, 10 Tapetum nigrum, m Müllersche Fasern.

Es vervollkommnet sich die Retina, indem die Sehzellen an ihrem peripheren Ende Rhabdome entwickeln, stäbchenförmige Aufsätze, die die Lichtperzeption vermitteln und bei den Wirbeltieren zumeist in „Stäbchen“ und „Zapfen“ differenziert sind, von denen ein jedes wieder aus Innen- und Außenglied besteht (Fig. 84, 7, 9).

Bei Wirbeltieren und vielen Wirbellosen findet man die Retina von einem roten Farbstoff durchtränkt, dem Sehpurpur, der sich unter dem Einfluß des Lichtes rasch zersetzt, aber ebenso rasch sich wieder regeneriert und offenbar eine für den Sehakt wichtige Rolle spielt. In den Verlauf des Sehnerven schalten sich zahlreiche Ganglienzellen ein und bilden das Ganglion opticum (Fig. 84 und 347), bei Wirbellosen einen außerhalb des Auges liegenden kompakten Körper, bei Wirbel-

tieren eine Anzahl der Retina zugezählter Schichten (Nervenfaserschicht, Schicht der Ganglienzellen, reticulierte innere Schicht, innere Körnerschicht [Kerne von bipolaren Ganglienzellen], reticulierte äußere Schicht), welche sich der Retina im engeren Sinne (*E*), der Schicht der Sehzellen (äußere Körner mit Stäbchen- oder Zapfenfasern und ihren Rhabdomen) anfügen.

Soll auf der Retina ein scharfes Bild entworfen werden, so müssen die von einem Punkt außerhalb des Auges ausgehenden Lichtstrahlen durch besondere lichtbrechende Körper (Linse, Cornea) auf ihr wieder vereinigt werden; dazu bedarf es eines Zwischenraumes zwischen dem dioptrischen Apparat und der Retina. Die Retina wird daher zu einer Art Camera obscura eingefaltet, der dabei entstandene Zwischenraum mit durchsichtigem Material, dem Glaskörper (durchsichtige Zellen oder Gallerte), ausgefüllt (Fig. 80—82). Zur Regulierung des Lichteinfalls entsteht die Iris, eine Pigmentmembran mit zentraler Öffnung, der Pupille, deren Weite durch die verschiedenen Kontraktionszustände der Iris der Lichtstärke entsprechend reguliert werden kann. Zur besseren Ernährung entwickelt sich die blutgefäßreiche Chorioidea, zum Schutz eine feste, Sclera benannte Hülle. In der Art, wie sich diese verschiedenen Vervollkommnungen entwickeln und kombinieren, herrscht in den einzelnen Tierklassen eine wunderbare Mannigfaltigkeit. Selbst Augen, die im Bau einander sehr ähnlich sind, wie die der *Wirbeltiere* und *Cephalopoden*, zeigen ontogenetisch und phylogenetisch betrachtet einen ganz verschiedenen Entwicklungsgang.

Bau des
Wirbeltier-
auges. Das Auge der *Wirbeltiere* (Fig. 85) ist vielfach ein nahezu kugelliger Körper, dessen Oberfläche von einer festen Membran gebildet wird. Im größten Teil der Circumferenz ist diese Membran undurchsichtig, fibrös oder knorpelig, und heißt Sclera oder Sclerotica; nur im vorderen Abschnitt ist sie glashell durchsichtig und bildet hier vermöge ihrer stärkeren Krümmung einen uhrglasförmigen Aufsatz, die Cornea. Nach innen von der Sclera liegt die Chorioidea, eine bindegewebige, pigment- und blutgefäßreiche Hülle, welche an der Grenze von Sclera und Cornea in die Iris übergeht. Die Iris, der Sitz der Augenfärbung, ist in ihrer Mitte von der Pupille durchbohrt, einer Öffnung, deren wechselnde Größe den Lichteinfall reguliert. Nach innen von der Chorioidea folgt zunächst eine Lage schwarzer Zellen, das Tapetum nigrum, und endlich die Netzhaut oder Retina selbst, die Ausbreitung des am hinteren Ende in das Auge eintretenden Sehnerven. Tapetum nigrum und Retina gehören entwicklungsgeschichtlich zusammen und endigen daher auch beide gemeinsam am Rand der Pupille, nachdem die Retina schon vorher in einiger Entfernung vom äußeren Rand der Iris an der Ora serrata ihren nervösen Charakter verloren hat.

Der Binnenraum des Auges wird von kristallklaren Massen, dem Corpus vitreum, dem Humor aqueus und der Linse, vollkommen ausgefüllt. Unter ihnen ist die Linse für den Sehakt am wichtigsten, da sie nächst der Cornea den Gang der Lichtstrahlen am meisten beeinflusst. Sie liegt hinter der Iris befestigt an dem vorderen Rand der Chorioidea, welche hier zu dem Corpus ciliare umgewandelt ist. Vor ihr befindet sich die seröse Flüssigkeit des Humor aqueus in der sogenannten hinteren Augenkammer, zwischen Linse und Iris, und in der vorderen Augenkammer, zwischen Iris und Cornea. Den viel anscheinlicheren einheitlichen Raum hinter der Linse füllt ein gallertartiger Gewebskörper, der Glaskörper

oder das Corpus vitreum, aus. Durch den optischen Effekt von Cornea, Linse und Glaskörper wird im Augenhintergrund auf der Retina ein umgekehrtes Bild der Umgebung entworfen. — Bei vielen Wirbeltieren findet sich innerhalb der Chorioidea das Tapetum lucidum, welches das sogenannte Leuchten der Augen veranlaßt (Katzen); es ist eine bald zellige, bald aus Faserzügen aufgebaute Schicht, welche das Licht so stark reflektiert, daß wenige von außen eindringende Lichtstrahlen schon genügen, um den Augengrund zum Leuchten zu bringen. Dieser produziert das Licht somit nicht selbst. Damit das reflektierte Licht zur Geltung gelangen kann, muß das davor gelegene Tapetum nigrum pigmentfrei sein. Auch das Augenleuchten vieler Insekten und Spinnen wird durch reflektierende Strukturen im Augenhintergrunde verursacht.

Fig. 85.

Fig. 86.

Fig. 85. Horizontalschnitt durch das menschliche Auge (nach Toldt und Grobben). C Cornea, I vordere, II hintere Augenkammer, L Linse, G Glaskörper, I Iris, Mc Musculus ciliaris, Pe Processus ciliaris, Z Zonula Zinnii, Ch Chorioidea, Os Ora serrata, F Fovea centralis (Stelle des schärfsten Sehens), R Retina, No Nervus opticus, Sc Sclera.

Fig. 86. Leuchtorgan von *Chaetodius* (nach Brauer). C Cutis, T reflektierendes Tapetum, L Linse, aus dunkleren und helleren Zellenlagen bestehend, S leuchtende Sekretzellen, P Pigmentschicht.

Als augenähnliche Bildungen wurden lange Zeit eigentümliche Organe gedeutet, die besonders bei Organismen der Tiefsee (*Fischen, Crustaceen, Cephalopoden*) eine weite Verbreitung besitzen. Manche derselben haben sich als unzweifelhafte **Leuchtorgane** herausgestellt, für die übrigen ist die gleiche Deutung in hohem Grade wahrscheinlich. Es sind kugelige, in der Haut zu einer regelmäßigen Zeichnung angeordnete, oft auch dem Auge angefügte Körper von sehr mannigfachem Bau. Viele haben histologisch eine große Ähnlichkeit mit Drüsen (Fig. 86). Die Zellen der Drüsen-säckchen haben offenbar die Aufgabe, eine leuchtende Substanz abzuscheiden, deren Glanz wirksamer gemacht wird einerseits durch vorgelagerte, aus durchsichtigen Zellen bestehende, linsenförmige Körper (daher die frühere Deutung als Augen), andererseits durch Reflektoren, die aus

Leuchtorgane.

stark irisierenden Zellen bestehen, aber nicht immer vorhanden sind. Das Ganze ist von einer nach außen geöffneten Pigmentschicht umscheidet. Wir haben es hier mit besonders gesteigerten Einrichtungen zu tun, wie sie bei außerordentlich zahlreichen marinen Organismen der verschiedensten Abteilungen vorkommen und dem Phänomen des Meerleuchtens zugrunde liegen, nur daß gewöhnlich die phosphoreszierenden Substanzen bei meerleuchtenden Tieren (*Noctiluca miliaris*, Pyrosomen, Quallen, Corallen etc.) im Körper weit verbreitet sind. Vielleicht dient die Konzentration des Leuchtstoffs in bestimmten Organen zur Erhellung der Umgebung behufs Erlangung der Nahrung, vielleicht auch nur als Erkennungszeichen zum Auffinden der Geschlechter. Im letzteren Falle würden sich Analogien mit den bei Insekten vorkommenden Leuchtorganen ergeben, die allerdings einen ganz anderen Bau besitzen.

Zusammenfassung der wichtigsten Punkte der Organologie.

1. Organe sind Gewebekomplexe, welche gegen ihre Umgebung zur Bildung eines Körpers von bestimmter Gestalt abgegrenzt sind und eine einheitliche Funktion verrichten; jedes Organ kann somit morphologisch (nach seinem Bau und seinen Lagebeziehungen) und physiologisch (nach seiner Funktion) charakterisiert werden.

2. Organe verschiedener Tierarten können physiologisch gleichwertig sein: analoge (gleichartig funktionierende) Organe.

3. Organe verschiedener Tierarten können morphologisch gleichwertig sein: homologe (in gleichen Lagebeziehungen und gleicher Verbindungsweise auftretende) Organe.

4. Bei der Vergleichung der Organe zweier Tiere ergeben sich drei Möglichkeiten:

- a) sie sind homolog und analog zugleich,
- b) sie sind homolog, aber nicht analog (Schwimmlase der Fische, Lunge der Säugetiere),
- c) sie sind analog, aber nicht homolog (Kiemen der Fische, Lungen der Säugetiere).

5. Die Organe teilt man ein in animale und vegetative.

6. **Animale** Funktionen sind Funktionen, welche zwar dem Pflanzenreich nicht vollkommen fremd, aber in ihm rudimentär entwickelt sind, welche dagegen im Tierreich ihre Fortbildung erfahren und das Charakteristische des Tieres ausmachen.

7. **Vegetative** Funktionen sind in gleicher Vollkommenheit, wenn auch in verschiedener Weise, bei Pflanze und Tier ausgebildet.

8. Zu den animalen Organen gehören die Organe der Bewegung und Empfindung, das sind die Muskeln, die Sinnesorgane, das Nervensystem.

9. Zu den vegetativen Organen gehören die Organe der Ernährung und der Fortpflanzung.

10. Unter Ernährung im weitesten Sinne verstehen wir nicht nur die Aufnahme und Verdauung von Speise und Trank, sondern auch die Aufnahme von Sauerstoff (Atmung), die Verteilung der Nahrung an die Körperprovinzen, die Entfernung des unbrauchbar gewordenen.

11. Zu den Organen der Ernährung gehören daher nicht nur der Darm und seine Anhangsdrüsen, sondern auch die Atmungsorgane, das Blutgefäßsystem und die Exkretionsorgane (Niere).

12. Zur Fortpflanzung dienen die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane.

13. Beiderlei Geschlechtsorgane können auf 2 Tiere verteilt (Gonochorismus) oder in einem und demselben vereinigt sein (Hermaphroditismus).

14. Der höchste Grad von Hermaphroditismus wird erreicht, wenn ein und dieselbe Drüse (Zwitterdrüse) sowohl Eier wie Samenfäden erzeugt.

15. Häufig sind Geschlechtsorgane und Harnwege innig vereinigt; dann spricht man von einem Urogenitalsystem.

4. Promorphologie oder Grundformenlehre der Tiere.

Auf gesetzmäßiger Vereinigung verschieden funktionierender Organe beruht der Bau der Einzeltiere. Die Organe nehmen dabei ein Lageverhältnis zueinander ein, welches für jeden einzelnen Tierstamm ein bestimmtes ist oder doch nur in untergeordneter Weise variiert. Vergleicht man die einzelnen Tierstämme mit Rücksicht auf das Anordnungsprinzip der Teile, so kommt man zur Aufstellung einiger weniger Grundformen, welche für den Morphologen eine ähnliche Rolle spielen wie die Grundformen der Kristalle für den Mineralogen. Nur darf man in Verfolgung dieses Vergleiches die Lehre von den Grundformen oder die Promorphologie der Tiere nicht als eine ebenbürtige Wissenschaft der Kristallographie zur Seite stellen wollen. Ein Kristall ist eine aus gleichartigen Teilen bestehende Masse; seine Form ist die notwendige und unmittelbare Folge der chemisch-physikalischen Beschaffenheit seiner Moleküle. Ein derartiger direkter Zusammenhang zwischen Molekularstruktur und Grundform ist bei den Organismen nicht vorhanden und kann nicht vorhanden sein, da schon jedes Organ sich aus vielerlei chemischen Verbindungen zusammensetzt. Daher fehlt auch bei den Organismen die den Kristallen zukommende mathematische Regelmäßigkeit. Selbst bei Tieren, welche die größte Regelmäßigkeit in der Anordnung der Teile besitzen, fügen sich dieselben nicht sämtlich den Anforderungen der Grundform, so daß wir genötigt sind, größere oder kleinere Abweichungen unberücksichtigt zu lassen. Wenn wir z. B. den Menschen bilateral symmetrisch nennen, so müssen wir selbst erhebliche Asymmetrien unberücksichtigt lassen: daß die Leber auf die rechte, das Herz auf die linke Seite verschoben ist, daß der Darm in vollkommen asymmetrischer Weise verläuft usw.

Man kann sich nun durch den Körper eines Tieres nach den drei Dimensionen des Raumes drei aufeinander senkrechte, in einem Punkte sich schneidende Richtungslinien gezogen denken und nach deren Beschaffenheit den Körper charakterisieren; man nennt dieselben Körperachsen, obwohl sie keine Achsen im Sinne der Mathematik sind. Ferner kann man den Körper auch charakterisieren nach den Ebenen, in denen man ihn symmetrisch halbieren kann, den Symmetrieebenen. So kommt man zur Aufstellung folgender Grundformen:

1. asymmetrische, anaxone, irreguläre oder amorphe Grundform (Fig. 87),
2. allseitig symmetrische, homaxone, sphärische Grundform (Fig. 88),
3. radial symmetrische, monaxone Grundform (Fig. 89),
4. zweistrahlig symmetrische, einfach heteraxone Grundform (Fig. 90 und 91),
5. bilateral symmetrische, doppelt heteraxone Grundform (Fig. 92).

1. Asymmetrisch oder anaxon nennen wir Tiere, bei denen die Anordnung der Teile in keiner Richtung des Raumes gesetzmäßig bestimmt ist, welche daher in jeder Richtung unregelmäßig weiter wachsen können. Bei ihnen ist kein in bestimmten Beziehungen zur Organisation stehender Mittelpunkt gegeben; es ist ferner unmöglich, den

Fig. 87. *Lophocalyx (Polylophus) philippinensis* mit Knospen (nach F. E. Schulze).

Körper in symmetrische Stücke zu teilen oder Achsen durch den Körper zu legen, welche in einem konstanten Verhältnis zu den Organen stehen (viele Schwämme und viele Protozoen) Fig. 87.

2. Sphärische oder homaxone Tiere haben die Grundform der Kugel; die Teile des Körpers sind konzentrisch um einen feststehenden Mittelpunkt angeordnet. Alle Ebenen, die man durch den Mittelpunkt legt, sind Symmetrieebenen; alle durch den Mittelpunkt verlaufenden geraden Linien sind gleichwertig und gleich groß und können als Achsen benutzt werden (wenige kugelige Protozoen, namentlich Radiolarien) Fig. 88.

3. Monaxonie oder Radialsymmetrie wird herbeigeführt, wenn in einer bestimmten Richtung das Wachstum und demgemäß auch die Bildung der Organe in anderer Weise sich vollzieht, als in den senkrecht dazu gestellten Richtungen. Wir nennen die Linie, welche diese Richtung bezeichnet, Hauptachse im Gegensatz zu den noch untereinander gleichen Nebenachsen oder Radien. Die Hauptachse kann als solche bestimmbar sein, weil sie länger oder kürzer ist als die Nebenachsen; sie kann aber auch gleich lang wie diese und dennoch genau bestimmt sein, indem in ihr gewisse Organe (z. B. die Mundöffnung) liegen, welche in den anderen Richtungen fehlen. Bei radial-symmetrischen Tieren sind die meisten Organe in größerer Anzahl vorhanden und gleichmäßig um die Hauptachse in der Richtung der Radien verteilt. Durch ein solches Tier kann man eine größere Anzahl Schnitte führen, welche durch die Längsachse gehen und den Körper symmetrisch halbieren. Gewisse Tierstämme, wie die meisten Echinodermen und Cölenteraten, sind mehr oder minder vollkommen radial-symmetrisch.

4. und 5. Die nächsten zwei Grundformen haben das Gemeinsame, daß drei ungleichwertige, aufeinander senkrecht stehende Achsen unterscheidbar sind, die man als Hauptachse, Quer- oder Transversalachse und Pfeil- oder Sagittalachse bezeichnet. Dies ist der Fall, wenn, abgesehen von der Hauptachse, auch in der Sagittalrichtung eine andere Organverteilung herrscht als in der Transversalrichtung, wenn in der ersteren Organe liegen, die in der letzteren fehlen, und umgekehrt. Dann sind zunächst, solange es sich nur um Ungleichwertigkeit der Achsen handelt, zwei Symmetrieebenen möglich; man kann das Tier symmetrisch teilen, 1. wenn man den Schnitt durch Haupt- und Transversalachse, 2. wenn man ihn durch Haupt- und Sagittalachse legt. Derartige zweistrahlig symmetrische Tiere sind die *Ctenophoren*, *Actinien* (Fig. 89, 91) und *Corallen*.

Nehmen wir nun weiter an, daß die Enden der Sagittalachse ungleichwertig werden, daß nach dem einen Ende zu ganz andere Organe

Fig. 88. *Halimma erinaceus*. *a* äußere, *i* innere Gitterkugel, *ck* Zentralkapsel, *wk* extrakapsulärer Weichkörper, *n* Binnenbläschen (Kern).

Fig. 89. *Anteomorphe elegans*, *SS* Sagittalachse.

als nach dem entgegengesetzten liegen, dann erhalten wir die weitest verbreitete Grundform, die bilaterale Symmetrie. Die ungleichwertigen Enden der Sagittalachse nennt man „dorsal“ und „ventral“, womit dann ferner die Bezeichnungen „rechts“ und „links“ für die Enden der Transversalachse gegeben sind. Ein bilateral symmetrisches Tier kann man nur in eine linke und rechte Hälfte symmetrisch teilen durch einen in der Richtung von Längs- und Sagittalachse geführten Schnitt, den Median- oder Sagittalschnitt; ein Frontalschnitt (Schnitt durch Längs- und Querachse) ergibt stets ungleichwertige Teile, Rücken- und Bauchseite (Fig. 92).

Die symmetrischen Stücke eines Tieres nennt man Antimeren; jedes Antimer besitzt Organe, welche in seinem Nebenantimer ebenfalls vorkommen. Dem rechten Arm des Menschen entspricht der linke, dem rechten Auge das linke etc. Dieselben Organe wiederholen sich somit in der Richtung der Querachse. Nun kommt es aber im Tierreich sehr häufig vor, daß eine Wiederholung der Organe auch in der Richtung der Längsachse stattfindet, daß der Körper nicht nur aus symmetrischen Stücken, den Antimeren, sondern auch aus gleichartig aufeinander-

Antimeren
und Meta-
meren.

folgenden Teilen, den Metameren, zusammengesetzt ist. Dies führt uns auf den Begriff der Gliederung oder Segmentierung.

Von Gliederung oder Segmentierung spricht man, wenn der Körper eines Tieres aus zahlreichen Segmenten oder Metameren besteht (Fig. 58). Vielfach ist das äußerlich schon zu erkennen, wenn

Fig. 90.

Fig. 90. Junge *Chrysaora hysoscella* (nach Claus). I—I Perradien, II—II Interadien, gf Gastralfilamente, sk Sinneskörper.

Fig. 91.

Fig. 92.

Fig. 91. Querschnitt durch eine junge *Actinie* nach Boveri. ss Sagittalachse, tt Transversalachse; I, II, III Septen, erster, zweiter und dritter Ordnung, f Mesenterialfilamente, r Richtungssepten, m Muskelfahnen, en Entoderm, ek Ectoderm.

Fig. 92. Querschnitt durch einen Fisch in der Höhe der vorderen Extremität. DV Sagittalachse, RL Transversalachse; a Aorta descendens, c Leibeshöhle, d Darm, Ch Chorda, g Schultergürtel, h Herz, m Muskeln, n vorderes Ende der Niere, p Pericard, ob obere Bogen, ub untere Bogen, r Rückenmark.

nämlich die Segmentgrenzen auf der Oberfläche durch Einkerbungen markiert sind (*Arthropoden* und *Anneliden*). Die „äußere Gliederung“ kann aber gänzlich fehlen und die Gliederung nur innerlich in der reihenweisen Aufeinanderfolge, in der metameren oder segmentalen Anordnung der Organe, zum Ausdruck kommen. Der *Mensch* ist z. B. innerlich gegliedert, weil unter anderem sein Skelett aus zahlreichen gleichwertigen Stücken, den Wirbeln, besteht, die in

der Längsachse aufeinanderfolgen. Beim *Fisch* besteht auch die Muskulatur, wovon man sich an jedem gekochten Fisch leicht überzeugen kann, aus zahlreichen Muskelsegmenten. Bei dem auch äußerlich gegliederten *Regenwurm* kehren in jedem Segment die Ganglienknoten, die Gefäßschlingen, die Nierenkanälchen oder Segmentalorgane, die Borstenbüschel und die Scheidewände der Leibeshöhle wieder.

Die genannten Beispiele sind zugleich geeignet, um das Wesen der verschiedenen Formen der Gliederung, der homonomen und heteronomen Gliederung, zu erläutern. Der *Regenwurm* ist homonom gegliedert, weil die einzelnen Segmente im Bau einander außerordentlich gleichen und nur geringfügige Unterschiede zwischen dem Kopf, dem Hinterende und den Genitalsegmenten vorhanden sind. Die Menschen und alle Wirbeltiere sind dagegen heteronom gegliedert, weil die aufeinanderfolgenden Segmente trotz mancher Übereinstimmung einander sehr unähnlich geworden sind. Die Segmente des Kopfes haben eine ganz andere Bedeutung für den Gesamtorganismus wie die des Halses, der Brust oder gar der Schwanzregion. Zwischen den Segmenten eines heteronomen Tieres ist Arbeitsteilung eingetreten.

Homonome
und hetero-
nomen
Gliederung.

Die Unterschiede zwischen Heteronomie und Homonomie sind von hervorragendem physiologischem Interesse. Je verschiedenartiger die Segmente eines Tieres geworden sind, um so mehr sind sie, um normal funktionieren zu können, aufeinander angewiesen, um so einheitlicher zusammengefügt ist das Ganze, so daß die einzelnen Teile nur im Zusammenhang zu leben vermögen. Umgekehrt ist der Zusammenhalt der Teile um so lockerer, je gleichartiger sie sind, je mehr sie im Falle der Trennung für einander vikariieren können. Dies äußert sich am schönsten bei Verstümmelungen. Manche *Lumbriciden* (Regenwürmer) kann man durchschneiden und beobachten, daß nicht nur jedes Stück für sich weiter lebt, sondern daß es sogar das Fehlende ergänzt (Regeneration). Wenn dagegen ähnliche Eingriffe heteronom gegliederte Tiere betreffen, tritt entweder sofort der Tod ein, wie bei den höheren *Wirbeltieren*, oder die Stücke leben nur noch kurze Zeit eine hoffnungslose Existenz weiter, wie die *Frösche*, *Schlangen*, *Insekten* etc. erkennen lassen. Immerhin besteht auch hier ein gewisses Maß von Regenerationsvermögen, welches aber bei zunehmender Vervollkommenheit der Organisation eine Einschränkung erfährt. Während *Crustaceen*, *Amphibien* und *Reptilien* noch die Fähigkeit haben, z. B. verloren gegangene Extremitäten zu regenerieren, reicht das Regenerationsvermögen der Säugetiere nur noch zur Wundheilung aus. Bei der Gliederung wiederholt sich somit eine Erscheinung, welche im Tierreich eine weite Verbreitung besitzt und zu der höheren Entwicklung desselben beiträgt, zunächst tritt eine Vervielfältigung der Teile (hier der Segmente) ein, dann wieder eine Arbeitsteilung, so daß das Endresultat ein vielgestaltiges, trotzdem aber wieder einheitlich organisiertes Ganze ist.

II. Allgemeine Entwicklungsgeschichte.

Da jede Entwicklung mit einem Akt der Zeugung beginnt, so haben wir zunächst in diesem Kapitel zu erörtern, in welcher Weise Organismen neu entstehen können. Wenn wir hierbei allein das Gebiet des Beobachteten berücksichtigen wollten, so müßten wir uns an den alten Satz des berühmten Engländers Harvey halten: *Omne vivum ex ovo*, und, denselben modifizierend, sagen: *Omne vivum ex vivo*, daß jeder lebende Organismus von einem anderen lebenden Organismus abstammt. Wir müßten uns auf die Entstehungsweisen beschränken, welche man als Tokogonie oder Elternzeugung bezeichnet hat. Die große Bedeutung, welche jedoch die Lehre von der elternlosen Zeugung oder der Urzeugung in der Neuzeit durch die Deszendenztheorie gewonnen hat, macht ein Eingehen auf dieselbe an dieser Stelle nötig.

1. Generatio spontanea. Archigonie.

Die alten Zoologen, selbst Aristoteles, gaben an, daß zahlreiche Tiere, darunter auch höher organisierte Formen, wie die *Frösche* und die meisten *Insekten*, aus dem Schlamm durch Urzeugung entstehen. Erst im 17. und 18. Jahrhundert fand diese Lehre ihre energischen Gegner in Spallanzani, Francesco Redi, Rösel v. Rosenhof, Swammerdam u. a., welche den experimentellen Beweis beizubringen suchten, daß alle Tiere Eier legen, welche durch Samen befruchtet werden müssen, um sich weiter zu entwickeln. Gegenüber diesen überzeugenden Untersuchungen flüchtete sich die Lehre von der Urzeugung auf das Gebiet der Naturgeschichte der niederen Tiere. Sie fand hier neue Stützpunkte in dem Auftreten der Parasiten im Innern anderer Tiere, welche bei Beginn ihres Lebens zweifellos frei von Inwohnern gewesen sein mußten. Die Parasitologen nahmen an, daß die Parasiten aus dem überschüssigen plastischen Material ihrer Wirte vollkommen neu entstanden, bis durch eine Reihe epochemachender Arbeiten die Wege festgestellt wurden, auf denen die sich aus Eiern entwickelnden Jugendformen der Parasiten in den Körper ihres Wirtes hineingelangen. — Als Beweis für die Lehre von der Urzeugung galt endlich bis in die Neuzeit die Tatsache, daß sich in gänzlich unbelebten Gläsern mit Wasser nach einiger Zeit tierisches und pflanzliches Leben bemerkbar macht, daß namentlich einzellige Organismen, *Infusionstierchen* etc., in solchen Gläsern auftreten, daß ferner organische Flüssigkeiten infolge der Entwicklung niederster Pflanzen, der *Bakterien*, in Fäulnis übergehen. Jetzt wissen wir, daß in allen diesen Fällen Keime von Organismen, welche durch die Luft verschleppt worden waren, Veranlassung zu der Neuentwicklung von Leben gewesen sind. Tötet man durch Erhitzen der Gläser und Kochen der Flüssigkeiten die Keime ab und verhindert man durch geeignete Verschlusmittel den Zutritt neuer Lebensträger, so bleibt eine derartige „sterilisierte Flüssigkeit“ dauernd unverändert. Freilich hat sich dabei herausgestellt, daß die Keime, namentlich von *Bakterien*, eine ganz außergewöhnliche Widerstandskraft entwickeln können und nicht selten mehr als 10 Minuten gekocht werden müssen, ehe sie zugrunde gehen. Als Endresultat aller neueren Versuche und Beobachtungen kann nur das eine gelten, daß die der-

zeitige Existenz einer Urzeugung nicht bewiesen ist. Nun fragt es sich: mit welchem Rechte kann man daraus folgern, daß Urzeugung weder existiert, noch je existiert hat?

Wer entsprechend den Lehren der Astronomie die Ansicht vertritt, daß unser Erdball sich einmal in einem feurig-flüssigen Zustand befunden hat und erst allmählich erkaltete, muß annehmen, daß das Leben auf der Erde nicht von Urewigkeit existierte, sondern einmal einen Anfang gehabt hat. Will er ferner nicht einen übernatürlichen Schöpfungsakt oder willkürlich aufgestellte Hypothesen, wie die von der Verschleppung lebender Keime von anderen Weltkörpern mittels der Meteore, zur Erklärung heranziehen, so bleibt ihm nur die Hypothese übrig, daß nach den Gesetzen der Affinität oder chemischen Wahlverwandschaft Verbindungen von Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff, Schwefel und Stickstoff sich zusammengefügt haben, um lebende Substanz zu erzeugen. Diesen Prozeß nennt man Urzeugung. Da der Kohlenstoff, Sauerstoff, Stickstoff etc., welche jetzt in Organismen festgelegt sind, damals noch disponibel waren, mögen die Bedingungen für die Entstehung organischer Verbindungen, durch deren weiteres Zusammentreten das Leben möglich wurde, günstiger gewesen sein. So gestaltet sich die Hypothese von der ersten Entstehung des Lebens durch Urzeugung zu einem logischen Postulat. Die Lehre kann aber nicht dahin ausgedehnt werden, daß auch jetzt noch Urzeugung existiert. Da hierfür weder Beobachtungen noch zwingende theoretische Erwägungen geltend gemacht werden können, liegt kein Grund vor, den Gegenstand hier weiter zu erörtern.

2. Elternzeugung oder Tokogonie.

Nach den vorausgeschickten Erörterungen haben wir uns hier nur mit den Fortpflanzungsarten, welche tatsächlich beobachtet worden sind, zu befassen, mit den Elternzeugungen. Dieselben zerfallen vornehmlich in zwei große Gruppen, die ungeschlechtliche und die geschlechtliche Zeugung, Monogonie und Amphigonie, zu denen noch eine dritte Gruppe hinzukommt, die gemischten Fortpflanzungsweisen.

a) Ungeschlechtliche Fortpflanzung. Monogonie.

Zum Wesen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung gehört zunächst, daß bei ihr nur ein einziger Organismus tätig ist. Da nun dieser Satz für gewisse geschlechtliche Fortpflanzungsweisen, wie für die Fortpflanzung hermaphroditer Tiere und die Parthenogenese, ebenfalls zutrifft, so bedarf er noch der Erläuterung. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung muß auf Wachstumsvorgänge zurückgeführt werden, welche die Besonderheit haben, daß sie nicht zur Vergrößerung eines vorhandenen Individuums, sondern zur Bildung neuer Individuen führen. Worin diese Besonderheit des Wachstums besteht, und wie sie bedingt ist, ist unbekannt. Beachtenswert ist in dieser Hinsicht, daß viele Tiere sich ungeschlechtlich vermehren, ehe sie ihre normale Größe erreicht haben (Knospungen im Embryonal- und Larvenleben der *Bryozoen* und *Tunicaten*). Das die Fortpflanzung vorbereitende Wachstum des Organismus kann nun entweder ein allgemeines sein und zu einer gleichmäßigen Vergrößerung des Tieres in allen seinen Teilen führen, oder es ist lokalisiert und bedingt eine partielle Vergrößerung und demgemäß die Bildung eines Auswuchses in der Gegend des gesteigerten

Wachstums; im ersteren Falle kommt es zur Teilung, im letzteren Falle zur Knospung.

Teilung. Bei der Teilung (Fig. 119, 153 und 154) zerlegt sich ein Tier in 2 oder mehr untereinander gleichwertige Stücke, so daß es nicht möglich ist, Mutter- und Tochtertiere zu unterscheiden; denn das ursprüngliche Tier hat sich vollkommen in die junge Generation aufgelöst. Die Teilung ist gewöhnlich eine Querteilung, wobei die Teilebene senkrecht zur Längsachse des Tieres steht. Seltener ist Längsteilung, am seltensten die Schrägteilung (die Teilungsebene schneidet in der Richtung der Längsachse durch oder bildet mit ihr einen spitzen Winkel).

Knospung. Bei der Knospung sind die sich ergebenden Produkte ungleichwertig. Das eine Tier führt den Bau des Muttertieres weiter. Der durch lokales Wachstum bedingte Auswuchs dagegen, die Knospe, erscheint als eine Neubildung, als das Tochterindividuum.

Immerhin ist der Unterschied zwischen Teilung und Knospung kein unvermittelter. Wenn wir von der Zweiteilung ausgehen, so wird dieselbe sich der Knospung in gleichem Maße nähern, als die Teilprodukte ungleich werden, so daß das eine mehr und mehr den Charakter einer Knospe, das andere den Charakter des fortexistierenden Muttertieres annimmt. Solche Uebergänge sind namentlich bei der terminalen Knospung möglich, bei welcher die Knospe in

Fig. 93. A *Hydra grisea* in Knospung auf dem optischen Längsschnitt, daneben B erste Anlage einer Knospe, en Entoderm, ek Ectoderm, s Stützlamelle, t' Tentakeln des Muttertieres, t'' Tentakeln der Knospe, m Magen, o Mundöffnung.

der Verlängerung des Muttertieres an dem einen Ende der Hauptachse auftritt (Fig. 183). Der Charakter der Knospung ist dagegen unverkennbar, wenn die Knospe unter Neubildung ihrer Körperachse als ein seitlicher Auswuchs der Mutter entsteht (Fig. 93), oder wenn von einem gemeinsamen Muttertier gleichzeitig zahlreiche Knospen abgeschnürt werden (Fig. 22, laterale und multiple Knospung).

b) Geschlechtliche Fortpflanzung. Amphigonie.

Die geschlechtliche Fortpflanzung setzt gewöhnlich zwei Tiere, ein männliches und ein weibliches, voraus; die Fortpflanzungszellen des einen, die Eier, müssen von den Fortpflanzungszellen des anderen, den Spermatozoen, befruchtet werden und erhalten dadurch die Fähigkeit, sich zu einem neuen Organismus zu entwickeln. Da es nun hermaphrodite Tiere gibt, welche Eier und Spermatozoen gleichzeitig erzeugen,

und da für viele derselben wenigstens die Möglichkeit der Selbstbefruchtung sicher erwiesen ist, so ist es klar, daß der Schwerpunkt bei der Definition der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht auf die Individuen, sondern auf deren Geschlechtsprodukte gelegt werden muß. Das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung würde demnach in der Vereinigung der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen zu suchen sein.

Diese Erklärung paßt für die weitaus überwiegende Mehrzahl der Fälle, namentlich für alle die Fälle, von denen der Begriff „geschlechtliche Fortpflanzung“ abgeleitet wurde. Im Laufe der letzten 30 Jahre ist jedoch in überzeugender Weise bewiesen worden, daß zwei Fortpflanzungsweisen, welche man früher zur Monogonie rechnete, die Parthenogenese und die Pädogenese, als besondere Modifikationen der geschlechtlichen Fortpflanzung angesehen werden müssen, obwohl sie den oben aufgestellten Bedingungen nicht vollkommen genügen. In beiden Fällen entwickeln sich die Eier, ohne daß eine Befruchtung durch Samen vorausgegangen wäre, aus eigenem, innerem Antriebe. Bei der Pädogenese kommt noch das Besondere hinzu, daß die Fortpflanzung sich an Tieren vollzieht, welche das Ende der normalen Entwicklung nicht erreicht haben: es pflanzen sich z. B. die Larven gewisser *Fliegen* durch Eier fort, ohne sich verpuppt zu haben und zu Fliegen geworden zu sein. Pädogenese ist somit die Parthenogenese eines jugendlichen Organismus.

Partheno-
genesis.
Paedo-
genesis.

Zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern kennen wir keine prinzipiellen Unterschiede. Dagegen ist ihre Gleichwertigkeit in einzelnen Fällen in völlig sicherer Weise bewiesen, so bei den *Bienen*, bei denen der Entscheid, ob die Eizellen von der Königin mit Samenfäden versehen werden oder nicht, erst im Moment der Eiablage getroffen wird, wovon es weiter abhängt, ob sie weibliche (befruchtete Eier) oder männliche Tiere (unbefruchtete Eier) liefern werden. Parthenogenesis ist daher nicht eine ungeschlechtliche Fortpflanzung, welche die geschlechtliche vorbereitet, sondern vielmehr eine Fortpflanzung, welche aus der geschlechtlichen abgeleitet werden muß; sie ist eine geschlechtliche Fortpflanzung, bei welcher es zu einer Rückbildung der Befruchtung gekommen ist. Es wäre daher den natürlichen Verhältnissen viel entsprechender, wenn man nicht geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung einander gegenüberstellen wollte, sondern Fortpflanzung durch Geschlechtszellen und vegetative oder Wachstumsfortpflanzung (Teilung, Knospung).

Die Unterschiede der Geschlechtszellen von den ungeschlechtlichen Fortpflanzungskörpern, den Teilstücken und Knospen, ergeben sich aus ihren Beziehungen zu den Lebensprozessen des Tieres. Die Zellen einer Knospe haben vor Eintritt der Fortpflanzung an den Lebensprozessen des Tieres Anteil gehabt, sie waren funktionierende oder „somatische“ Zellen. Wenn bei unserem *Süßwasserpolyt* eine Knospe entsteht, so ist das Zellenmaterial, welches zur Verwendung kommt, bisher vom Muttertier ganz ebenso verwandt worden, wie die übrigen Teile der Körperwand (Fig. 93). Die Geschlechtszellen eines Tieres waren dagegen dauernd oder wenigstens auf längere Zeit von den Lebensverrichtungen ausgeschlossen, als Zellen, welche in einem Ruhezustand verharren haben, deren Lebensenergie während dieser Ruhe geschont worden ist. Daher fehlen auch bei der geschlecht-

lichen Fortpflanzung die Beziehungen zum Wachstum, welche bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung so auffällig sind. Denn wenn auch häufig die geschlechtliche Fortpflanzung erst nach beendigem Körperwachstum eintritt, so kommt es doch ebenso häufig und noch häufiger vor, daß Tiere, wie z. B. alle *Fische*, noch nach Eintritt der Geschlechtsreife auf das Doppelte und Mehrfache ihrer Körpergröße weiterwachsen. Die geschlechtliche Fortpflanzung ist eben keine besondere Form des Wachstums, sondern eine völlige Erneuerung des Organismus, eine Verjüngung desselben. Daraus erklärt sich die wichtige Erscheinung, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung am verbreitetsten ist bei niedrig organisierten Tieren (*Cölenteraten*, *Würmern*), dagegen bei *Wirbeltieren*, *Mollusken*, *Arthropoden* fehlt. Je höher die Organisation des Tieres ist, je mehr sich die Lebensenergie seiner Zellen verbrauchen muß, um den gesteigerten Ansprüchen an die Leistungsfähigkeit zu genügen, um so notwendiger ist die geschlechtliche Fortpflanzung. Beachtenswert ist ferner, daß Teilung und Knospung vornehmlich bei festgewachsenen oder sesshaften oder wenig beweglichen Formen vorkommen (*Cölenteraten*, *Bryozoen*, *Ascidien*, *Oligochäten*), ein Zeichen, daß die Verbreitung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung auch von der Lebensweise bestimmt wird.

c) Kombinierte Fortpflanzungen.

Sehr häufig kommen bei einer und derselben Tierspecies zweierlei Fortpflanzungsweisen nebeneinander vor. Viele *Corallen* und *Würmer* haben sowohl die Fähigkeit, sich durch Teilung oder Knospung zu vermehren, als auch Eier und Spermatozoen zu bilden; andere Tiere wiederum besitzen zwar keine vegetative Fortpflanzung, ihre Eier aber entwickeln sich je nach Umständen entweder parthenogenetisch oder nach vorausgegangener Befruchtung. Das Auftreten von zweierlei Fortpflanzungsarten ist nun vielfach in der Weise geregelt, daß Individuen mit verschiedener Fortpflanzung in einem ganz bestimmten Rhythmus miteinander alternieren. Man nennt eine derartige Entwicklung *Generationswechsel* im weiteren Sinne und unterscheidet zwei besondere Formen desselben, die *Metagenesis* oder den *Generationswechsel* im engeren Sinne (*progressiven Generationswechsel*) und die *Heterogonie* (*regressiven Generationswechsel*).

Generationswechsel im engeren Sinne oder *Metagenesis* ist der Wechsel von mindestens zwei Generationen, von denen die eine sich nur ungeschlechtlich, durch Teilung oder Knospung, vermehrt, die andere ausschließlich oder doch vorwiegend geschlechtlich. Die erste Generation heißt die *Amme*, die zweite das *Geschlechtstier*. Das beste Beispiel liefert die Fortpflanzung der *Hydromedusen* (Fig. 94). Die Ammen sind hier die *Polypen*, welche meist zahlreich untereinander zu einer Kolonie vereint sind, mit Ausnahme der Süßwasserpolyphen selbst keine Geschlechtsorgane erzeugen, wohl aber durch Knospung Geschlechtstiere, die *Medusen*. Die *Medusen* sind den *Polypen* vollkommen unähnlich, viel höher organisiert, freibeweglich; sie haben nur ausnahmsweise die ungeschlechtliche Fortpflanzung bewahrt; dagegen entwickeln sie Spermatozoen und Eier, aus denen wiederum die fest-sitzenden Ammen, die Polypen, entstehen. Das Beispiel lehrt zugleich, daß beim *Generationswechsel* nicht nur ein Unterschied in der Fortpflanzungsweise vorhanden ist, sondern daß meistens noch dazu ein Unterschied in der Gestalt und Organisation kommt. Zwischen *Polyp*

Progressiver
Gene-
rations-
wechsel.
Meta-
genesis.

und *Meduse* ist der Unterschied so groß, daß man beide, obwohl Repräsentanten derselben Art, lange Zeit in ganz verschiedenen Klassen des Tierreichs unterbrachte. — In manchen Fällen kann sich der Generationswechsel noch dadurch komplizieren, daß zwei ungeschlechtliche Generationen aufeinander folgen, ehe die Rückkehr zur geschlechtlichen Fortpflanzung eintritt; dann spricht man von Großamme, Amme und Geschlechtstier.

Die Heterogonie unterscheidet sich von dem gewöhnlichen Generationswechsel oder der Metagenesis dadurch, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Parthenogenesis ersetzt ist. Es alternieren somit Tiere von manchmal ganz verschiedenem Bau, von denen die einen von befruchteten, die anderen von unbefruchteten Eiern abstammen. Gewisse *Krebse*, die *Daphniden*, zeigen die Heterogonie in typischer Weise. Lange Zeit im Jahre findet man nur Weibchen, die sich parthenogenetisch durch Sommererier vermehren; vorübergehend treten dann Männchen auf; es werden die befruchteten Wintererier gebildet, aus denen wiederum parthenogenetische Generationen hervorgehen.

Die Heterogonie hat man vielfach von der Metagenesis nicht genügend unterschieden, meistens deswegen, weil man die parthenogenetische Fortpflanzung für eine ungeschlechtliche hielt: so bei den *Trematoden*. Die geschlechtsreifen *Distomen* erzeugen die ganz abweichend gestalteten Sporocysten, diese liefern parthenogenetisch wieder die Larven der *Distomen*, die Cercarien. Lange Zeit huldigte man hier der Ansicht, daß die Zellen, aus denen die Cercarien abstammen, keine Eier, sondern „innere Knospen“, „Keimkörner“ seien (Fig. 214). — Unter die Heterogonie hat man andererseits auch Fortpflanzungsweisen aufgenommen, bei denen gar keine Parthenogenesis vorkommt. Man nennt Heterogonie auch die Fälle, wo zwei Generationen alternieren, welche nur verschiedene Gestalt und Organisation haben. In der Froschlunge wohnt ein früher „*Ascaris nigrovenosa*“ genannter hermaphroditer Wurm; er erzeugt die getrennt-geschlechtliche, im Schlamm lebende *Rhabditis nigrovenosa*, aus deren Eiern wieder die Froschascariden entstehen.

Hetero-
gonie

Fig. 94. *Bougainvillea ramosa* (aus Lang).
h Hydranthen, welche Medusenknospen (mk) erzeugen (Ammen), m losgelöste Meduse, *Margelis ramosa* (Geschlechtstier); hr Hydorrhiza; hc Hydrocaulus.

Allgemeine Erscheinungen der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung kommt eine Reihe von Entwicklungsvorgängen zur Beobachtung, welche in prinzipiell gleicher

Weise bei allen vielzelligen Tieren wiederkehren und daher hier im Zusammenhang besprochen werden sollen; das sind 1. die Reife der Eier, 2. der Befruchtungsprozeß, 3. der Furchungsprozeß, 4. die Bildung der drei Keimblätter.

1. Eireife.

Das Ei mit dem großen, bläschenförmigen Kern, dem Keimbläschen, wie wir es in der Histologie kennen gelernt haben, die „Ovocyte“ oder das „Vorei“, kann noch nicht befruchtet werden; um befruchtungsfähig zu werden („Reife“), muß es eine Summe von Veränderungen durchmachen, die Reifeerscheinungen, welche darin bestehen, daß das Keimbläschen durch den sehr viel kleineren Eikern ersetzt wird, und daß gleichzeitig an dem einen Pol des Eies die Richtungskörperchen (Polkörperchen) abgeschnürt werden.

Das Keimbläschen macht mit den Umwandlungen den Anfang, indem seine Wandung aufgelöst, sein Inhalt zum Teil dem Protoplasma des Eies beigemischt, zum Teil zur Bildung einer Kernspindel verbraucht wird. Die letztere, auch die Richtungsspindel genannt, stellt sich mit

Fig. 95. Richtungskörperbildung von *Ascaris megalocephala* (nach Boveri, etwas schematisiert). I erste Richtungsspindel, II Abschnürung des ersten Richtungskörpers, III und IV verschiedene Stadien der zweiten Richtungsspindel, V Abschnürung des zweiten Richtungskörpers.

ihrer Achse in einen Eiradius ein, so daß ihr einer Pol dem Zentrum zugewandt, der andere in der oberflächlichen Schicht des Eies befestigt ist (Fig. 95 I). Nunmehr beginnt ein regelmäßiger Zellteilungsprozeß, nur daß die Teilprodukte sehr ungleich groß sind; das größere Teilstück ist das Ei, das kleinere, ganz unansehnliche Teilstück ist der Richtungskörper (Fig. 95 II, III). Letzterer erhebt sich über die Eioberfläche als ein Hügel empor, in den die Richtungsspindel mit ihrer einen Hälfte hineinragt; bei der Abschnürung wird diese Hälfte in den Richtungskörper hinübergenommen.

Der im Ei verbleibende Teil der Richtungsspindel ergänzt sich sofort zu einer neuen Spindel; die Zellknospung wiederholt sich und führt zur Bildung des zweiten Richtungskörpers (Fig. 95 IV, V). Infolgedessen liegen an dem einen Ende des Eies zwei kleine Zellen, in vielen Fällen sogar drei, da während der Bildung des zweiten Richtungskörpers der erste sich ebenfalls noch einmal geteilt haben kann. Der nach der zweiten Teilung noch übrige Rest der Richtungsspindel wird zu einem kleinen bläschenförmigen Kern, welchen wir Eikern nennen, das charakteristische Merkmal des reifen befruchtungsfähigen Eies. Mit anderen Worten, durch doppelte Teilung sind aus dem unreifen Ei 4, resp. 3 Zellen entstanden, von denen die eine bei weitem den größten Teil der ursprünglichen Zellenmasse übernommen hat und das reife Ei darstellt, während die übrigen zwei oder drei Zellen kleine Körper sind,

gleichsam rudimentäre Eier. Den Namen Richtungskörperchen haben dieselben dem Umstand zu verdanken, daß ihre Lage in sehr vielen Fällen eine bestimmte Orientierung im Ei ermöglicht: man kann durch das Ei einen Durchmesser, die Hauptachse, legen, dessen eines Ende durch die Richtungskörperchen bezeichnet wird. Mit Rücksicht auf spätere Entwicklungsprozesse nennt man dieses Ende den animalen Pol des Eies, das entgegengesetzte Ende den vegetativen Pol.

In vielen Fällen verläuft die Eireife schon vor der Besamung des Eies entweder im Eierstock oder im Anfang der Ausführwege. Bei manchen Tieren tritt dagegen eine Ruhepause ein, wenn die erste Richtungsspindel gebildet worden ist, oder das Ei verharzt sogar auf dem Stadium des Vor-eies; das Ei bedarf dann des Zusatzes von Samen, damit die Reifevorgänge eingeleitet oder bis zur Bildung des Eikerns zu Ende geführt werden. Diese Abhängigkeit der letzten Reifeerscheinungen vom Eintritt der Befruchtung hat lange Zeit zu dem Irrtum geführt, daß die Bildung der Richtungskörper einen Teil der Befruchtungsvorgänge selbst ausmache. — Die Reifeteilungen des Eies besitzen ihr Gegenstück in den Reifeteilungen der männlichen Geschlechtszellen. Wie die Ovocyten durch zwei Teilungen vier Zellen liefern, drei Richtungskörper und ein Reifei, so teilt sich die der Ovocyte vergleichbare Spermatocyte in vier Spermatiden. Doch besteht der Unterschied, daß in der Regel alle vier Spermatiden zu Spermatozoen werden. Daß von den vier Geschlechtszellen im weiblichen Geschlecht drei (die Richtungskörper) rudimentär werden, die vierte allein zum Ei wird, erklärt sich aus der Notwendigkeit, das Ei behufs seiner Entwicklung reicher mit entwicklungsfähigem Material auszustatten. — Die Reifeteilungen der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen haben einen gemeinsamen Grundzug in der „Chromosomen-Reduktion“, in der Erscheinung, daß in den Richtungsspindeln nur die Hälfte der für die jedesmalige Art charakteristischen Zahl von Chromosomen vorhanden ist. Diese Chromosomen zeigen meistens die Eigentümlichkeit, daß sie schon in den Vorstadien der ersten Teilung in die 4 Stücke zerlegt sind (Viererkugeln), welche später auf die 4 Teilungsprodukte verteilt werden. Die Bedeutung des Vorgangs kann erst im Zusammenhang mit den Befruchtungserscheinungen erörtert werden (S. 137).

2. Befruchtung.

Wenn man den Ausdruck „Befruchtung“ im wissenschaftlichen Sinne anwenden will, so muß man ihn auf die intimen Vorgänge beschränken, welche sich nach dem Zusammentreffen der Eier und Spermatozoen im Innern der ersteren abspielen und mit einer vollkommenen Verschmelzung beider Geschlechtszellen endigen; dagegen muß man besondere Ausdrücke für die vorbereitenden Vorgänge wählen, welche den Zweck haben, die Befruchtung zu ermöglichen. Sehr häufig ist zu diesem Zweck die aktive Übertragung des Samens von dem Männchen auf das Weibchen nötig, die Begattung; indessen nicht immer. Bei vielen wasserbewohnenden Tieren, namentlich bei den meisten *Fischen*, *Echinodermen*, *Cölenteraten*, werden Eier und Spermatozoen in das Wasser entleert, und der Zufall bedingt ihre Vereinigung, die Besamung der Eier. Man kann dann, was sich in der Natur vollzieht, künstlich erzielen; man kann z. B. aus dem Uterus eines *Froschweibchens* die Eier entnehmen und mit Sperma des Männchens besamen, oder

Begattung

Besamung

durch geeigneten Druck auf den Leib laichreifer *Fische* die Eier in einer Schüssel sammeln und einige Tropfen des ebenfalls durch Druck entleerten Samens mit einer Federfahne über dieselben ausbreiten und das Ganze mit Wasser übergießen (künstliche Befruchtung, besser künstliche Besamung). Man kann so eine vollkommen normale Entwicklung erzielen.

Befruchtung.

Gehen wir nun auf die Befruchtungsvorgänge im engeren Sinne ein, so beginnen dieselben mit dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei. Gewöhnlich ist das Ei von einer gallertigen Hülle, dem Chorion, umgeben, auf dessen Oberfläche die Spermatozoen bei der Besamung haften bleiben und durch das sie sich durchbohren, bis sie die Oberfläche des Dotters erreichen (Fig. 96). Da das Chorion namentlich bei Eiern, welche im Trocknen abgelegt werden, hart und unnachgiebig sein kann, existiert häufig an ihm eine besondere Einrichtung, welche den Spermatozoen den Zugang ermöglicht, der Mikropylapparat; derselbe ist ein einziger, das Chorion durchbohrender Kanal, wie bei den *Fischen*, oder ein ganzes Bündel solcher Kanäle, wie bei fast allen *Insekten*.

Mono-
spermie
Poly-
spermie.

Durch die Gallerthülle oder den Mikropylkanal können viele Spermatozoen eindringen; in das Ei selbst gelangt unter normalen Verhältnissen bei den meisten Tieren nur ein einziges. Demjenigen Spermatozoon, welches einen, wenn auch noch so kleinen Vorsprung vor den übrigen gewonnen hat, sendet das Ei einen Fortsatz entgegen, auf welchem es in das Innere des Dotters einwandern kann. Damit wird das Ei unzugänglich für alle übrigen Samenfäden, welche unbenutzt zugrunde gehen. Nur bei krankhaft veränderten oder durch langes Liegen geschädigten Eiern kann es vorkommen, daß 2 oder mehr Spermatozoen eindringen. Der normalen Einfachbefruchtung oder Monospermie haben wir die Di- und Polyspermie, die Mehrfachbefruchtung, als pathologische Erscheinung entgegenzustellen. Im Ei existieren gegen diese anormalen Befruchtungen Schutzvorrichtungen, welche durch Abnahme der Lebensenergie außer Tätigkeit gesetzt werden. Eine dieser Schutzvorrichtungen, aber keineswegs die einzige, ist die Bildung der Dottermembran, einer undurchgängigen Hülle, die plötzlich von der Oberfläche des Eies ausgeschieden wird, wenn ein Spermatozoon die Befruchtung vollzogen hat. Innerhalb der Dottermembran zieht sich der Körper des Eies unter Entleerung flüssiger Bestandteile auf ein kleineres Volumen zusammen, so daß zwischen Dottermembran und Eioberfläche ein Zwischenraum entsteht, an welchem man befruchtete Eier leicht erkennen kann (Fig. 96 B).

Fig. 96. Ei von *Asterias glacialis* während der Befruchtung. A Eindringen des Spermatozoons, B das Spermatozoon ist eingedrungen, die Dottermembran gebildet (nach Fol).

Physio-
logische
Poly-
spermie.

Bei den großen dotterreichen Eiern mancher *Insekten* und *Wirbeltiere* dringen auch unter normalen Verhältnissen mehrere Spermatozoen ein (physiologische Polyspermie). Dadurch wird aber die prinzipielle Auffassung vom Wesen der Befruchtung nicht geändert. Denn auch dann verschmilzt

nur ein Samenkern mit dem Eikern, während die anderen nach mehrfachen Teilungen schließlich doch noch zugrunde gehen.

Wenn das Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, dann sind von seinen Bestandteilen der Kopf und das das Centrosoma enthaltende Mittelstück noch erkennbar — nach der in der Histologie gegebenen

Fig. 97. Vier Befruchtungsstadien von *Strongylocentrotus lividus* (nach Kostanecki). I Eindringen des Spermatozoons, II Drehung des Spermakerns, III Spermakern auf der Wanderung zum Eikern, IV Vereinigung von Ei- und Spermakern. (In I und II sind nur kleine Teile des Eies dargestellt.)

Deutung die chromatischen und achromatischen Teile des Kerns des Spermatozoons oder des Spermakerns —, während der Schwanzfaden und das etwa vorhandene Protoplasma vom Dotter des Eies assimiliert worden sind. Im Protoplasma des Eies erzeugt das Centrosoma des Spermakerns eine intensive Strahlung, wie sie auch während der Teilung beobachtet wird. Die Strahlung voran, wandert der Spermakern auf den Eikern zu, bis er ihn erreicht hat (Fig. 97) und mit ihm zum Furchungskern verschmilzt. Jetzt teilt sich das Centrosoma in zwei Tochtercentrosomen, welche sich an entgegengesetzte Enden des

Fig. 98. Befruchtung von *Ascaris megalocephala* (nach Boveri). A Die Spindelenden (Centrosomen) gebildet, B die Spindel fertiggestellt, *sp* Spermakern, resp. die aus ihm hervorgehenden Chromosomen, *ei* Eikern, *p* Richtungskörperchen.

Kerns begeben und ihn zur Teilung veranlassen (Fig. 98). So wird der Furchungskern zur Furchungsspindel, die sich teilt und damit den Anstoß zur Embryonalentwicklung, zu den als Furchungsprozeß bekannten sukzessiven Teilungen gibt. Da erst mit der Vereinigung der Geschlechtskerne die Befruchtung abgeschlossen ist, so gelangen wir zu dem fun-

damental wichtigen Satz, daß das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung von Ei- und Spermakern besteht.

In vielen Fällen kann eine Abkürzung der Entwicklung eintreten, indem das Stadium des Furchungskerns ausfällt und das Material von Eikern und Spermakern ohne vorherige Vereinigung direkt in die Furchungsspindel übergeführt wird. Diese Fälle ändern nichts an dem oben aufgestellten Satz; wohl aber sind sie wichtig, weil sie deutlicher erkennen lassen, in welcher Weise sich die beiden Kerne am Aufbau der Furchungsspindel beteiligen. Es ergibt sich, daß von den Chromosomen, d. h. den chromatischen Elementen, welche die Äquatorialplatte der Spindel bilden, genau die eine Hälfte vom Eikern, die andere vom Spermakern geliefert wird. Denn ehe noch die Spindel entstanden und die Kontur der beiden Kerne geschwunden ist, sind die für die Spindel bestimmten Chromosomen in jedem derselben in vollkommen gleicher Zahl entwickelt (Fig. 98).

Vererbung.

Die mitgeteilten Beobachtungen über die Befruchtung haben in der Neuzeit eine sichere Basis für die Lehre von der Vererbung geliefert. Unter Vererbung verstehen wir die Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommenschaft. Diese Übertragung erfolgt im großen und ganzen mit gleicher Energie von seiten des Vaters wie der Mutter. Denn wenn wir aus zahlreichen Fällen das Mittel ziehen, so sind die Eigenschaften des Kindes eine Resultante, welche zwischen den Eigenschaften von Vater und Mutter die Mitte hält; oder mit anderen Worten, die männlichen und weiblichen Individuen, im Durchschnitt betrachtet, haben gleichviel Vererbungsenergie. Da bei allen Tieren mit äußerer Befruchtung ein materieller Zusammenhang zwischen Eltern und Nachkommenschaft nur durch die Geschlechtszellen vermittelt wird, so müssen diese die Substanzen enthalten, welche die Vererbung bewirken. Ferner müssen bei der gleichen Vererbungsenergie beider Eltern die Vererbungssubstanzen im Ei und Spermatozoon in gleicher Menge vorhanden sein. Auf diesem Wege der Überlegung kommen wir dahin, mit großer Bestimmtheit die chromatische Kernsubstanz, welche die Chromosomen liefert, als den Träger der Vererbung zu bezeichnen. Denn da wir wissen, daß das Ei große Mengen von Protoplasma, das Spermatozoon aber nur die allergeringsten Spuren davon enthält, daß dagegen Eikern und Spermakern gleichviel Substanz und namentlich gleichviel Chromosomen für die Furchungsspindel liefern, so genügt nur das Chromatin des Kernes den Ansprüchen, welche wir an eine Vererbungssubstanz (Idioplasm) stellen müssen. Hiermit gewinnt eine früher schon geäußerte Ansicht weitere Stützen, daß der Kern der Träger der Vererbung ist und den spezifischen Charakter der Zelle bestimmt (cf. S. 58).

Deter-
minanten-
lehre.

Die Tatsachen, welche wir über Samen- und Eireife und den Befruchtungsprozeß kennen gelernt haben, sind Ausgangspunkt weiterer Untersuchungen und daran sich anknüpfender theoretischer Betrachtungen geworden, welche in der Neuzeit große Bedeutung gewonnen haben, weil die Hoffnung besteht, die aufgestellten Theorien experimenteller Prüfung zugänglich zu machen. Auch haben sich Beziehungen herausgestellt zu den äußerst wichtigen, schon 1864 erschienenen, lange Zeit aber unberücksichtigt gebliebenen Experimenten Mendels über Vererbung bei Pflanzenhybriden. — Wenn wir die Geschlechtskerne, resp. die in ihnen enthaltenen Chromosomen als Träger der Vererbung auffassen, so will das besagen, daß be-

stimmte Bestandteile der Chromosomen, der Kernsubstanz im engeren Sinn, die Anlagen zu bestimmten später sich entwickelnden, teils väterlichen, teils mütterlichen Eigenschaften des Kindes enthalten. Die einfachste Form, sich diesen Zusammenhang zwischen Anlage und Entwicklungsprodukt vorzustellen, ist die Determinantenlehre Weismanns. Wir wollen dieselbe unseren Betrachtungen zugrunde legen, wenn sich auch gegen sie vielerlei einwenden läßt. Wir stellen uns jeden Organismus vor als einen Komplex zahlloser Eigenschaften, als eine Art Mosaik, und in gleicher Weise die Anlagesubstanz des in die Entwicklung eintretenden Eies, das Idioplasma oder die Chromosomenmasse, als ein entsprechendes Mosaik kleinster, den einzelnen Eigenschaften korrespondierender Anlageteilchen, „Erbeinheiten“ oder „Determinanten“. Jeder auf das Kind sich vererbenden, sei es latent bleibenden, sei es zum Ausdruck kommenden väterlichen oder mütterlichen Eigenschaft würde eine Determinante entsprechen. Die Struktur der Chromosomen würde demnach auf der gesetzmäßigen Gruppierung zahlloser Determinanten beruhen.

Das Vorkommen der Parthenogenese zeigt nun, daß ein Ei ohne Hinzutreten des Samenkerns einen vollkommenen Organismus zu bilden vermag, daß die Chromosomen des Eies somit ausreichen, um alle zum Leben nötigen Eigenschaften zu liefern; noch beweisender ist die „künstliche Parthenogenese“, die Erscheinung, daß ein Ei, welches unter gewöhnlichen Verhältnissen zu seiner Weiterentwicklung der Befruchtung bedarf, durch eine ganze Anzahl chemischer Agentien zu einer normalen Entwicklung angeregt werden kann. In entsprechender Weise reichen auch die väterlichen Chromosomen für eine normale Entwicklung aus. Denn ein Ei, aus dem man den Eikern entfernt hat und das man dann monosperm befruchtet, liefert ebenfalls einen Organismus, der mit allen zum Leben nötigen Eigenschaften ausgerüstet ist (Merogonie). Ein befruchtetes Ei muß somit für jede Elementareigenschaft zweierlei Determinanten besitzen, eine väterliche und eine mütterliche, oder, wenn wir diese Vorstellung auf die gesamte Vererbungsmasse übertragen, ein doppeltes „Sortiment von Chromosomen“. Ob eine bestimmte Eigenschaft in rein väterlicher oder rein mütterlicher Weise oder in einer verschieden abgestuften Kompromißform zwischen beiden erscheinen wird, würde von der Energie der beiden konkurrierenden Determinanten abhängen. Ist eine Determinante so übermächtig, daß die andere neben ihr nicht zur Geltung kommt, so wollen wir sie „dominierend“, die unterdrückte „recessiv“ nennen.

Merogonie,
künstliche
Partheno-
genesis.

Schon lange ehe man die Erscheinungen der Befruchtung kannte, hat Mendel durch Experimente an Pflanzen bewiesen, daß, wenn man Individuen kreuzt, welche sich rücksichtlich einer Eigenschaft erheblich unterscheiden, z. B. rücksichtlich der Blütenfarbe, die so erzielten Bastarde in vielen Fällen keine Mischformen sind, sondern sich ausschließlich nach dem einen der beiden Eltern richten. Als er rote und weiße Erbsen kreuzte, erhielt er, gleichgültig in welcher Richtung die Kreuzung vorgenommen wurde, nur rotblühende Formen. Die Determinanten für rote Blütenfarbe erwiesen sich als so sehr „dominierend“, daß die recessiven Determinanten für Weiß gar nicht zur Wirksamkeit gelangten (Prävalenz). Daß die „weißen Determinanten“ gleichwohl vorhanden waren, was nach den morphologischen Ergebnissen über Befruchtung selbstverständlich ist, stellte sich heraus, als die rotblühenden Bastarde durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt wurden (Fig. 99). Denn $\frac{1}{4}$ ihrer Nachkommen blühte weiß; dieser Teil „züchtete auch weiterhin rein“, d. h. die weiße Farbe, das

Mendel-
sches
Gesetz.

„recessive“ Merkmal, blieb in allen folgenden Generationen konstant; ein Zeichen, daß die dominierende Determinante, die Fähigkeit, rote Blüten zu treiben, aus den Geschlechtszellen vollkommen geschwunden war. Von den übrigen $\frac{3}{4}$ züchtete $\frac{1}{4}$ ebenfalls rein, aber rotblühend, ein Zeichen, daß hier das recessive Merkmal ganz geschwunden war; derartige reinzüchtende Pflanzen und Tiere nennt man „homozygot“, weil die befruchteten Eizellen, von denen sie stammen, die Zygoten, in bezug auf die zur Untersuchung gestellte Eigenschaft nur gleichartige Determinanten enthalten. Die übrigen $\frac{2}{4}$ erwiesen sich als „heterozygot“, d. h. sie besaßen Determinanten von zweierlei Art und verhielten sich somit genau wie die erste Hybridengeneration: da die rote Farbe ihrer Blüten nur durch die Prävalenz der roten Determinante über die gleichfalls vorhandene recessive weiße bedingt wurde, „spalteten“ diese $\frac{2}{4}$ weiter und ergaben in der nächsten Generation $\frac{1}{4}$ rein weiße, $\frac{1}{4}$ rein rote, $\frac{2}{4}$ rote mit recessivem Weiß. Indem nun in jeder folgenden Generation sich die geschilderten Prozesse in durchaus gesetzmäßiger Weise wiederholten, nahm die Prozentzahl der „homozygoten“ rein züchtenden Formen rapid auf Kosten der „heterozygoten“ weiter spaltenden Formen zu.

Chromo-
somen-
reduktion.

Es gilt nun, die Resultate der Mendelschen Experimente mit den morphologischen Ergebnissen der neueren Reifungs- und Befruchtungslehre in Übereinstimmung zu bringen.

Fig. 99. Erläuterung der Mendelschen Vererbungslehre. Schwarz entspricht den rot, weißen weiß blühenden Sorten.

bleiben und nebeneinander hergehen. Es handelt sich hierbei offenbar um eine für alle Organismen geltende Erscheinung. Demnach gelangen auch die verschiedenartigen, einander korrespondierenden Determinanten, die „Paarlinge“ oder wie man sie auch anderweitig nennt, die „Allelomorphen“, in dem oben durchgeführten Beispiel die Determinanten für rote und weiße Blütenfarbe, getrennt voneinander in den Furchungskern und weiterhin in dessen Abkömmlinge; sie gelangen in die Blütenzellen, wo sie nach Maßgabe ihrer Prävalenz die Blütenfarbe bestimmen; sie gelangen aber auch in die Geschlechtszellen, die Ovocyten und Spermatoocyten der hybriden Generation. Die Geschlechtszellen besitzen nun in der den Reifeteilungen vorausgehenden sog. Wachstumsperiode nur die halbe Zahl der den Gewebszellen zukommenden Chromosomen. Man erklärt diese „Reduktion“ der gewöhnlichen Chromosomenzahl auf die Hälfte durch die an und für sich plausible, durch mancherlei Beobachtungen gestützte Annahme, daß die bisher getrennt gebliebenen väterlichen und mütterlichen Chromosomen sich vereinigt haben und zwar jedesmal Chromosomen von gleicher organologischer Bedeutung (Konjugation der Chromosomen). Demnach würden sich auch die Paarlinge, die gleichwertigen, männlichen und weiblichen Determinanten vereinigen, in unserem Beispiel

Konjugation
der Chromo-
somen.

die Determinanten für rote und weiße Blüten. Würde dabei eine völlige Durchmischung beider eintreten, so würde eine nicht mehr auflösbare Mischeigenschaft entstehen; würde die Vereinigung dagegen nur zu einer Anlagerung führen, so würden bei weiteren Teilungen der Geschlechtszellen, den sogenannten Reifeteilungen, die beiderlei Determinanten und so auch die väterlichen und mütterlichen Eigenschaftsanlagen wieder getrennt werden können. Letzteres würde für die der Mendelschen Regel folgenden Fälle zutreffen. Die in den männlichen Geschlechtszellen vorhandenen, nur aneinandergefügtten weißen und roten Determinanten würden bei einer der beiden Reifeteilungen wieder getrennt (Reduktionsteilung) und auf die Teilprodukte verteilt werden, so daß schließlich 2 Zellen nur weiße, 2 nur rote Determinanten erhalten würden (Fig. 100). Desgleichen würden am Ende der Reifung von den 4 weiblichen Zellen, den 3 Richtungskörpern und dem Reifei, 2 nur weiße, 2 nur rote Determinanten besitzen. Durch die Reifeteilungen verlieren somit die Geschlechtszellen ihren hybriden Charakter. Man spricht daher von „Reinheit der Gameten“. Wenn man nun, wie es bei Selbstbefruchtung von

Fig. 100. Schema der Reifeteilung der Geschlechtszellen, um zu erläutern, wie man sich die Spaltung der Hybridenmerkmale vorstellen kann. Dem Schema ist die Auffassung zugrunde gelegt, daß diese Spaltung, die Reduktion der Chromosomen, durch die erste Reifeteilung bewirkt wird, während von vielen Seiten die zweite Teilung als Reduktionsteilung angesehen wird. I und II die erste Reifeteilung, III und IV die zweite Reifeteilung, *c* Centrosomen, *d*¹ und *d*² die von verschiedenen Eltern stammenden Chromosomen, deren Material im Laufe der Reifung auf verschiedene Geschlechtszellen verteilt wird.

Bastarden der Fall sein muß, derartiges Material zur Befruchtung benutzt, so ergeben sich 4 Möglichkeiten, welche nach den Wahrscheinlichkeitsgesetzen in gleichen Zahlen vertreten sein werden, da kein Grund vorliegt, eine Begünstigung der einen oder anderen Kombination anzunehmen: a) $\frac{1}{4}$ rot ♂ + rot ♀ = rot blühende, auf die eine Ausgangsform zurückschlagende, reinzüchtende homozygote Formen; b) $\frac{1}{4}$ weiß ♂ + weiß ♀ = weiß blühende, ebenfalls reinzüchtende, aber auf die andere Ausgangsform zurückschlagende Formen; c) $\frac{1}{4}$ rot ♂ + weiß ♀; d) $\frac{1}{4}$ weiß ♂ + rot ♀. Die letzten $\frac{2}{4}$ würden zwar auch rot blühen wie das erste $\frac{1}{4}$; sie sind aber der Konstitution ihrer Zellen nach heterozygot wie ihre Eltern und müssen daher wie diese und in der gleichen Gesetzmäßigkeit weiter spalten.

Die Mendelsche Lehre, deren Grundzüge ich hier an einem Beispiel, den Erbsenbastarden, erläutert habe, hat teils durch Mendel selbst, teils durch seine Nachfolger (Bateson, Correns, Cuénot, Tschermak, Davenport, De Vries, Lang u. a.) einen sehr erfolgreichen Ausbau erfahren, worauf wir noch eingehen müssen.

1. Was zunächst für Pflanzen festgestellt worden war, ließ sich auch für das Tierreich erweisen, wie ein besonders interessantes Beispiel erläutern möge. Es gibt zwei reinzüchtende Rassen von *Helix hortensis*; die Schalen der einen besitzen 5 parallel verlaufende Längsbänder, die

Schalen der anderen sind einfarbig, bänderlos. Bei der Kreuzung beider Rassen erhält man ausschließlich bänderlose Formen; die gebänderte Zeichnung ist somit recessiv. Die Nachkommenschaft der Hybriden besteht in Übereinstimmung mit den Mendelschen Regeln aus $\frac{1}{4}$ gebänderten, $\frac{3}{4}$ bänderlosen Individuen, von welch letzteren wiederum ein Teil ($\frac{1}{4}$ der Gesamtheit) homozygot ist und daher reinzüchtet, ein weiterer Teil ($\frac{2}{4}$) heterozygot ist und weiter spaltet.

2. Es ist nicht nötig, daß bei der Kreuzung eines der beiden Paarungsmerkmale dominierend, das andere recessiv ist; es können auch Mittelformen entstehen. Die Kreuzung von weiß und dunkelrosa blühenden Exemplaren der *Mirabilis Jalappa* liefert hellrosa blühende Mischlinge, deren Nachkommen aus $\frac{1}{4}$ weiß, $\frac{1}{4}$ dunkelrosa blühenden und $\frac{2}{4}$ weiter-spaltenden, hellrosa blühenden Formen bestehen.

3. Wir haben bisher immer nur 1 Merkmal bei der Bastardierung berücksichtigt. Benutzt man zur Bastardierung Varietäten, welche sich in der Tat nur in einem Merkmalspaar unterscheiden, so spricht man von *Monohybriden*, dagegen spricht man von *Di-* und *Polyhybriden*, wenn 2 bis viele „Paarlinge“ in Betracht kommen. Letzteres gilt z. B. von den Erbsenbastarden, deren Eltern sich nicht nur durch die besprochene Blütenfarbe, sondern auch durch den Wuchs, die Stellung der Blüten, Farbe der Hülsen, Färbung und Gestalt der Samen, Färbung der Samenschale unterscheiden. Würden alle diese Merkmale in einem unauflöslichen Abhängigkeitsverhältnis zueinander stehen, gleichsam nur Äußerungen eines und desselben einheitlichen Grundcharakters sein, so würden bei den Polyhybriden ebenso einfache Verhältnisse vorliegen wie bei den Monohybriden; es würden die Einzelmerkmale gemeinsam vererbt werden und auch ihr Verhalten rück-sichtlich der Dominanz würde ein gleichartiges sein. Das Gesagte trifft jedoch in der Regel nicht zu; vielmehr wird jedes Merkmal eines Polyhybriden zumeist unabhängig vom anderen vererbt. Damit ergibt sich die Möglichkeit, durch Bastardierung die einzelnen Merkmale einer Varietät, selbst solche, die in innigster Korrelation zu stehen scheinen, zu sondern und in verschiedenen Kombinationen zur Vererbung zu bringen. Dieser Umstand verursacht bei Polyhybriden sehr komplizierte Verhältnisse, die nur durch weitläufige Auseinandersetzungen klargemacht werden können. Ich beschränke mich daher, um das Prinzip klar zu machen, auf die Darstellung eines Dihybriden und wähle dazu die zum Schulbeispiel gewordene Bastardierung zweier Maisvarietäten, von denen die eine in ihren Fruchtkolben nur blaue runzelige, die andere nur weiße glatte Körner hat. „Glatt“ und „Blau“ sind dominierende Merkmale. Fassen wir jedes Merkmalspaar für sich ins Auge, so hätten wir in der zweiten Hybridengeneration zu erwarten: für die Farbe: $\frac{1}{4}$ bb, $\frac{1}{4}$ bw = b, $\frac{1}{4}$ wb = b, $\frac{1}{4}$ ww, insgesamt $\frac{3}{4}$ b, $\frac{1}{4}$ w, „ Gestalt: $\frac{1}{4}$ gg, $\frac{1}{4}$ gr = g, $\frac{1}{4}$ rg = g, $\frac{1}{4}$ rr, „ $\frac{3}{4}$ g, $\frac{1}{4}$ r.

Wenn wir nun beide Merkmale kombinieren, so kommen wir zu folgender Aufstellung, in welcher die recessiven Merkmale durch liegende Schrift, die homozygoten, daher reinzüchtenden Merkmale durch große Buchstaben gekennzeichnet sind:

	bb = B	bw = b	wb = b	ww = W
gg = G	BG	bG	bG	WG
gr = g	Bg	bg	bg	Wg
rg = g	Bg	bg	bg	Wg
rr = R	BR	bR	bR	WR

Ferner ist in der Aufstellung Rücksicht genommen, daß jedes Merkmal einmal vom Vater, das andere Mal von der Mutter stammen kann. Damit ergeben sich 16 Kombinationen, unter ihnen 9 blau + glatt, 3 blau + runzelig, 3 weiß + glatt, 1 weiß + runzelig. Von den 4 Kombinationen ist die letzte ($\frac{1}{16}$) homozygot in Rücksicht auf beide Paarlinge. Von den 3 übrigen Kombinationen dagegen ist jedesmal nur 1 Unterfall vollkommen homozygot, nämlich **BG** ($\frac{1}{16}$), **BR** ($\frac{1}{16}$), **WG** ($\frac{1}{16}$). Von diesen 4 homozygoten, reinzüchtenden Formgruppen sind 2, **BR** und **WG**, Rückschlüsse auf die Ausgangsformen, 2 weitere dagegen stellen neue, gleichwohl konstante Formen (**BG** und **WR**) dar; das sind die „analytischen Arten“, von denen schon früher die Rede war, welche keine neuen Charaktere, sondern nur neue Kombinationen vorhandener Charaktere besitzen. Was nun die übrigen, nicht reinzüchtenden Formen anlangt, so sind 2 **Wg** ($\frac{1}{8}$ des Gesamtmaterials) rücksichtlich der Farbe w, 2 **bR** rücksichtlich der Gestalt homozygot, unter den blauglatten Formen herrscht die größte Mannigfaltigkeit, es sind 2 **bG** konstant in Gestalt, 2 **Bg** konstant in Farbe, 4 **bg** in Farbe und Gestalt heterozygot, also spaltend. Es ist klar, daß mit jedem neu hinzutretenden Merkmalspaar die Zahl der Kombinationsmöglichkeiten enorm anwachsen muß, zugleich aber auch die Zahl der neuen analytischen Arten. Bei hochzahligen Polyhybriden werden daher viele Tausende von Nachkommen nötig sein, wenn alle theoretisch möglichen Kombinationen in der Tat auch realisiert werden sollen. So ist es denn begreiflich, daß bei Arten mit geringer Fortpflanzungsrate viele Kombinationen überhaupt nicht in die Erscheinung treten, andere wiederum erst in späten Geschlechtern (Atavismus).

Beachtenswert ist das Zahlenverhältnis 9 : 7 (9 blauglatte Früchte zu 7 anderweitigen). Dieses Zahlenverhältnis ist charakteristisch für die zweite Generation von Dihybriden. Wo es vorkommt, ist es ein Zeichen, daß 2 Paarlinge in Frage kommen, wenn auch der Anschein für die Anwesenheit nur eines Paarlings spricht. Besonders bei Färbungen begegnet man häufig dieser Erscheinung. Man hat z. B. bei der Kreuzung weißer Hühnerassen in der ersten Generation nur farbige Tiere, in der Enkelgeneration 9 farbige zu 7 weißen erhalten. Dann kann man mit Sicherheit darauf rechnen, daß die Färbung auf dem Zusammenwirken zweier Substanzen beruht, welche gleichzeitig und im dominierenden Zustand vorhanden sein müssen. Sind diese Bedingungen nicht erfüllt, so bleibt die Färbung aus und ist durch weiß ersetzt.

4. Die Mendelschen Regeln wurden hauptsächlich bei der Kreuzung von Varietäten ermittelt; für Arten scheinen sie keine Geltung zu besitzen. Hier scheinen vielmehr bei der ersten Kreuzung je nach den Arten verschieden abgestufte intermediäre Formen zu entstehen, die in der nächsten Generation konstant bleiben. Letzteres Verhalten kann jedoch meist nicht geprüft werden, weil Artbastarde zumeist unfruchtbar sind. Immerhin scheint ein durchgreifender prinzipieller Unterschied zwischen Arten und Varietäten nicht zu bestehen. Weitere Untersuchungen sind hier nötig.

Die große Bedeutung der durch Mendel und seine Nachfolger erzielten Resultate ist offenkundig; sie besteht darin, daß es gelungen ist, eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den Konsequenzen der theoretischen Vorstellungen, die aus der Beobachtung der Reifungs- und Befruchtungerscheinungen gewonnen wurden, und wichtigen experimentell ermittelten Tatsachen nachzuweisen; es ist ferner bedeutsam, daß es gelungen ist, die so außerordentlich komplizierten Erscheinungen der Ver-

erbung einer exakten, in mathematischen Formeln zum Ausdruck kommenden Erforschung zugänglich zu machen. Die Erkenntnis der bei der Vererbung zutage tretenden Gesetzmäßigkeiten hat auch eine ungeheure Bedeutung für die praktische Tierzucht, indem sie derselben die Unterlagen für planmäßiges Vorgehen liefert.

3. Furchungsprozeß.

Die befruchtete Eizelle teilt sich in rascher Aufeinanderfolge in 2, 4, 8, 16 etc. Zellen, die naturgemäß immer kleiner werden, da die Masse des Eies gar keine oder wenigstens keine entsprechende Zunahme erfährt. Man nennt die Zellen Furchungskugeln, den ganzen Vorgang den Furchungsprozeß, weil bei jeder Teilung auf der Oberfläche Furchen entstehen, die immer tiefer durchschnüren (Fig. 101). Im großen und ganzen herrscht die Regel, daß jede neue Furchungsebene sich möglichst senkrecht auf die vorhergehende stellt. Daher die Erscheinung, daß die drei ersten Furchungsebenen, welche die Zwei-, Vier- und Achtteilung veranlassen, fast bei allen Tieren gleich angeordnet sind. Den

Anordnung
der Teil-
furchen.

Fig. 101. Äquale Furchung von *Branchiostoma lanceolatum* (nach Hatschek). I Zweiteilung (Bildung der ersten Meridionalfurche), II Vierteilung (zweite Meridionalfurche gebildet, Furchungskugel 4 ist verdeckt), III Achtteilung (Äquatoralfurche, Furchungskugel 7 und 8 sind verdeckt), IV Blastula auf dem optischen Durchschnitt; eine einschichtige Zellenblase umgibt die Furchungshöhle. In I, II, III bezeichnet ein kleines Körperchen (Richtungskörperchen) den animalen Pol.

Vergleich mit der Erdkugel zugrunde legend, spricht man von einer ersten und zweiten Meridionalfurche (I, II) und nennt die dritte Furche die Äquatoralfurche (III). Die Kreuzungspunkte der beiden Meridionalfurchen liefern uns die Pole des Eies, den animalen und den vegetativen, so genannt, weil das Material des einen vorwiegend für animale Organe (Nervensystem), das Material des anderen für vegetative Organe (Darm) verwandt wird.

Einfluß des
Dotters auf
den Fur-
chungs-
prozeß.

In der Entwicklungsgeschichte unterscheidet man verschiedene Arten des Furchungsprozesses, deren Besonderheiten von zwei Momenten bestimmt werden: 1. von der Masse des zur Ernährung des Eies dienenden Materials, des Nahrungsdotters, 2. von der Anordnung desselben. Der Nahrungsdotter wirkt hemmend auf die Teilung ein, da er ein Material darstellt, welches keiner aktiven Bewegung fähig ist und nur durch die Tätigkeit des Protoplasma auf die Furchungszellen verteilt wird. Je mehr die Masse dieses Ballastes im Verhältnis zum Protoplasma zunimmt, um so langsamer werden die Teilungsvorgänge verlaufen. Schließlich tritt ein Moment ein, wo der Widerstand des Dotters so groß wird, daß das Protoplasma der Arbeit nicht mehr vollkommen gewachsen ist; dann werden nur die protoplasmareicheren Partien des Eies geteilt, die dotterreicheren bleiben eine ungeteilte Masse. Man spricht in diesen Fällen

von einer partiellen Furchung im Gegensatz zu dem gewöhnlichen und ursprünglicheren Verhalten, der totalen Furchung; man nennt die Eier, welche die partielle Furchung zeigen, meröblastische, weil nur der abgefurchte Teil des Eies direkt zum Aufbau des Embryo oder des Sprosses (Blastos) verbraucht wird, während die ungeteilte Hauptmasse als Nährmaterial beim Wachstum dient. Die Eier mit totaler Furchung sind dagegen die holoblastischen.

Was nun zweitens die Anordnung des Dotters anlangt, so kann sich derselbe konzentrisch um den Mittelpunkt des Eies ansammeln (centrolecithale Eier); oder er häuft sich besonders reichlich an einem Pol an und verdrängt Kern und Protoplasma nach dem anderen (telolecithale Eier). Da der kernhaltige Pol im Laufe der Entwicklung stets zum animalen wird, so kann man im Ei eine animale protoplasmareichere und eine vegetative dotterreichere Partie unterscheiden. Bei vielen telolecithalen Eiern gehen beide Partien allmählich ineinander über; bei anderen wieder ist der Unterschied scharf ausgeprägt, so daß eine deutliche Grenze die fast rein protoplasmatische animale Partie von der dotterhaltigen vegetativen Partie trennt. Am schönsten zeigt dies Verhalten das Vogelei (Fig. 102). Als Ei im Sinne der Embryologie ist hier nur das

Gelbei anzusehen, während das Eiweiß, die faserige Eihaut und die Kalkschale erst spätere Ablagerungen auf der Oberfläche des Eies sind. Die Hauptmasse des Gelbeies ist Nahrungsdotter, auf welchem eine bei jeder Lage nach oben gewandte dünne Schicht von Protoplasma ruht, die Keimscheibe. Letztere enthält den Eikern und grenzt sich nach der Befruchtung und mit fortschreitender Entwicklung immer schärfer von dem darunter gelegenen Dotter ab.

Nach den vorausgeschickten Bemerkungen werden wenige kurze Erläuterungen genügen, folgende Tabelle der verschiedenen Furchungsarten verständlich zu machen.

a) Holoblastische Eier mit totaler Furchung.

1. Äquale Furchung: Der Dotter ist in geringen Mengen gleichmäßig im Ei verteilt; bei der Furchung zerfällt das Ei in Teilstücke von annähernd gleicher Größe und gleichem Dotterreichtum (alecithale holoblastische Eier) (Fig. 101).

Fig. 102. Schematischer Längsschnitt durch ein Vogelei (aus Balfour). 1. das Ei: *b.l.* Keimscheibe, *w.y.* weißer Dotter, *y.y.* gelber Dotter. 2. Hüllen des Eies: *u.t.* Chorion, *x.* und *w.* innere und äußere Eiweißlage, *ch.l.* Chalazen, *i.s.m.* und *s.m.* innere und äußere Schalenhaut, dazwischen am rechten Ende *a.ch.* die Luftkammer, *s.* Schale

Verteilung
des Dotters.

Ver-
schiedene
Arten des
Furchungs-
prozesses.

2. **Inäquale Furchung:** Der Dotter ist reichlich, aber nicht reichlich genug, um die vollkommene Furchung zu verhindern; er liegt besonders am vegetativen Pole des Eies und ist Ursache, daß hier die Furchung langsamer verläuft und daß hier größere, weil dotterreichere Furchungskugeln entstehen. Man findet daher den Keim gebildet von kleinen animalen dotterarmen und großen vegetativen dotterreichen Zellen (telolecithale holoblastische Eier) (Fig. 103 und 104).

b) Meroblastische Eier mit partieller Furchung.

3. **Discoidale Furchung:** Der Dotter ist in der vegetativen Partie des Eies so stark angehäuft, daß er ihre Abfurchung verhindert. Die Furchung bleibt daher auf die Umgebung des animalen Poles beschränkt und zerlegt dieselbe in eine Scheibe kleiner Zellen, die Embryonalanlage oder Keimscheibe (telolecithale meroblastische Eier) (Fig. 105).

Fig. 103.

Fig. 103. Inäquale Furchung des Eies von *Petromyzon* (nach Shipley aus Hatschek). Links Stadium der 8 Furchungskugeln. Rechts Blastula, in meridionaler Richtung durchgeschnitten. Die Ungleichheit der Furchungskugeln tritt hier erst mit der Äquatoralfurche ein.

Fig. 104.

Fig. 104. Inäquale Furchung des Eies einer Schnecke, *Nassa mutabilis* (nach Bobretzky). I Schon die erste Meridionalfurche hat das Ei in ungleiche Stücke geteilt. II Die zweite Meridionalfurche hat 3 kleinere und eine größere Furchungskugel gebildet (beides seitliche Ansichten). III Die „äquatoriale“ Furche hat 4 kleinere animale und 4 größere, aber ungleiche vegetative Zellen erzeugt (Ansicht vom animalen Pol).

4. **Superficielle Furchung:** Der Dotter ist im Zentrum des Eies angehäuft und verhindert dessen Abfurchung; infolgedessen zerfällt nur die Rinde des Eies in Furchungszellen, welche in Form einer zusammenhängenden superficiellen Schicht die unfurchte zentrale Masse umhüllen (centrolecithale Eier) (Fig. 106).

Von den genannten vier Arten der Furchung hat die superfizielle Furchung ein systematisches Interesse, indem sie ausschließlich bei den *Arthropoden* vorkommt. Die übrigen Furchungsarten verteilen sich in der Weise, daß die discoidale bei der Mehrzahl der *Wirbeltiere* und bei den höchst organisierten *Mollusken*, den *Tintenfischen*, einigen *Arthropoden* und *Tunicaten* beobachtet wird, während äquale und inäquale Furchung bei allen Stämmen der vielzelligen Tiere auftreten können.

Blastula.

Während der Furchung bildet sich früher oder später im Innern des Eies zwischen den Zellen ein Hohlraum aus, welcher mit dem Fortschreiten der Entwicklung immer größer wird und die Furchungshöhle heißt. Um dieselbe herum liegen die Zellen in Form eines ein- oder vielschichtigen Epithels und bilden das Blastoderm. Daher der

Name *Vesicula blastodermica* oder kurz *Blastula* für das vorliegende Stadium. Je mehr Dotter vorhanden ist, um so kleiner ist die Furchungshöhle; sie fehlt bei *centrolecithalen* Eiern mit *superficieller* Furchung.

Fig. 105. Discoidale Furchung des Cephalopodeneies (*Loligo Pealii*, nach Watase).

Fig. 106. Superficielle Furchung des Insektenees (*Pieris crataegi*). A Teilung des Furchungskerns, B Heraufrücken der Kerne zur Bildung des Blastoderms, C Bildung des Blastoderms (nach Bobretzky).

4. Bildung der Keimblätter.

Außer der *Blastula* gibt es noch ein zweites Entwicklungsstadium, welches allen vielzelligen Tieren gemeinsam ist, die *Gastrula* oder der zweischichtige Keim. Bei den äqual sich furchenden Eiern ist das Stadium am leichtesten zu verstehen (Fig. 107 B); es hat hier die Gestalt eines doppelwandigen Bechers mit weiterer oder engerer Mündung. Der Hohlraum des Bechers ist die Anlage des wichtigsten Abschnittes des Darms, des Urdarms oder *Archenteron*; die Mündung ist der Urmund oder das *Prostoma*; von den beiden die Becherwand bildenden und am *Prostoma* zusammenhängenden Zellschichten

Fig. 107. Gastrulation des *Amphioxus* (nach Hatschek). Im Unterschied von Fig. 101 ist der animale Pol abwärts, der vegetative aufwärts gerichtet. In Fig. A beginnen die Zellen des vegetativen Poles einzusinken. B Einstülpung beendet, Furchungshöhle auf einen Spalt zwischen Entoblast *en* und Ectoblast *ek* reduziert. *o* Gastrulamund.

heißt die äußere Ectoblast oder äußeres Keimblatt, die innere Entoblast oder inneres Keimblatt. Mit dem Gastrulastadium beginnt die Keimblattbildung, d. h. die Bildung von bestimmten, gegeneinander abgegrenzten Lagen embryonaler, noch nicht differenzierter Zellen, aus denen durch organologische und histologische Sonderung die Organe hervorgehen.

Die Gastrula entsteht aus der Blastula durch Einstülpung oder Invagination (Fig 107 A). Wie wenn man bei einem hohlen Gummiball durch den Fingerdruck die eine Seite gegen die andere einpreßt, so sinkt die Schicht der vegetativen Zellen allmählich ein und wird von den Zellen des animalen Poles umschlossen. Dabei entsteht im Ei neben der Furchungshöhle ein neuer Hohlraum, die Anlage des Darmlumens; derselbe vergrößert sich und verdrängt gewöhnlich die Furchungshöhle ganz, so daß dann der eingestülpte Teil des Blastoderms, der Entoblast, gegen den außen verbleibenden Teil, den Ectoblast, angepreßt wird.

Bei dotterreichen Eiern wird das Verständnis des Baues und der Bildungsweise der Gastrula wesentlich erschwert. Es genügt hier die Bemerkung, daß es geglückt ist, für alle auch noch so dotterreichen Eier das Gastrulastadium nachzuweisen, wobei das Dottermaterial vorwiegend in den entoblastischen Zellen oder einem Teil derselben seine Unterkunft findet. — Bei *Cölienteraten* gibt es andere Bildungsmodi der Gastrula, welche offenbar primitiverer Natur sind und sich wahrscheinlich auf das Schema zurückführen lassen, daß isolierte Zellen aus dem Blastoderm in die Furchungshöhle übertreten und einen Haufen bilden. Indem im Innern dieses Zellhaufens ein Hohlraum (Anlage des Darmes) entsteht, welcher nach außen durchbricht, entsteht die Gastrula. — Für äußeres und inneres Keimblatt hat man vielfach die Bezeichnungen Epiblast und Hypoblast, oberes und unteres Keimblatt benutzt. Die Namen passen, streng genommen, nur auf die Eier mit discoidaler Furchung. Beim Vogelei z. B. bilden die beiden Keimblätter über dem ungefurchten Dotter, von dem sie durch die Gastrulahöhle getrennt werden, einen uhrglasförmigen Aufsatz; dabei liegt dann das äußere Keimblatt tatsächlich oben, das innere unten. Weitere Bezeichnungen für die beiden Keimblätter sind Ectoderm und Entoderm. Diese Namen wurden ursprünglich für die Körperschichten ausgebildeter Tiere, der *Cölienteraten*, gebraucht und sind erst später auf die Entwicklungsgeschichte übertragen worden. In diesem Lehrbuch sollen sie nur in ihrer ursprünglichen Bedeutung für Zellenschichten, welche schon die organologische und histologische Sonderung erfahren haben, angewandt werden, da für embryonale Zellschichten die Namen Entoblast und Ectoblast geeigneter sind.

Bildung des
Mesoblasts.

Viele niedere Tiere, die meisten *Cölienteraten*, besitzen überhaupt nur zwei Keimblätter. Nachdem dieselben angelegt sind, beginnt hier sofort die Ausscheidung von Muskel- und Nervenfasern und die übrigen Prozesse der histologischen Umbildung der Zellen, sowie eine Reihe von Gestaltsveränderungen, durch welche die Gastrulae zu ausgebildeten Tieren werden. Bei höherer Organisation dagegen entsteht, bevor es zur organologischen und histologischen Sonderung kommt, noch ein drittes Keimblatt, welches seiner Lage zwischen den beiden ersten den Namen Mesoblast oder mittleres Keimblatt verdankt. Dasselbe kann natürlich nur von dem Zellenmaterial der vorhandenen Keimblätter abstammen, und zwar scheint dabei allein der Entoblast beteiligt

zu sein. Man kann zwei Arten in der Bildung des mittleren Keimblattes unterscheiden. In einem Fall wird der Zwischenraum zwischen Ectoblast und Entoblast durch Ausscheidung von Gallerte von neuem ausgeweitet, und in die Gallerte dringen isolierte Zellen aus dem Entoblast ein; so entsteht eine an gallertige Bindesubstanz erinnernde Zwischenschicht, das Mesenchym, aus welchem ein Teil der Organe seine Entstehung nimmt. Das Mesenchym kann schon ausgebildet werden, ehe die Gastrulation begonnen hat oder zu Ende geführt ist (Fig. 108, vergl. auch S. 73). Zweitens aber kann das mittlere Keimblatt den epithelialen Charakter der beiden primären Keimblätter beibehalten, so daß wir es Mesepithel nennen. Das Mesepithel ist ein durch Faltung abgeschnürter Teil des Entoblastes, über dessen Entwicklungsweise die Embryologie eines Wurms, der *Sagitta*, uns Aufschluß geben mag.

Fig. 108. Larven von *Strongylocentrotus lividus* (nach Boveri), links Blastula in Mesenchymbildung, rechts Gastrula mit differenziertem Mesenchym.

Wenn sich die Gastrula der *Sagitta* entwickelt hat, erheben sich am Grund des Urdarms zwei entoblastische Falten symmetrisch zur Mittellinie des Körpers (Fig. 109 A) und teilen den Urdarm in 3 zunächst noch zusammenhängende Räume, den bleibenden Darm und die beiden Anlagen der Leibeshöhle, die Cölo-divertikel. Jetzt schließt sich der Urmund und wachsen die Entoblastfalten bis an das vordere Ende der Gastrula, um

Fig. 109. Bildung des Mesepithels und des Cöloms von *Sagitta*. A Vom Grund der Gastrula erheben sich 2 Falten, welche den Urdarm in den bleibenden Darm und die Cölo-divertikel abteilen. B Die Sonderung durch Vordringen der Falten fast beendet, *ak* äußeres, *mk* mittleres, *ik* inneres Keimblatt, *mk*¹ Hautfaserblatt, *mk*² Darmfaserblatt, *lh* Leibeshöhle.

hier mit den Wandungen zu verkleben. Dadurch wird zweierlei bewirkt: die beiden Cölo-divertikel werden vom Darm vollkommen getrennt; ferner wird in entsprechender Weise der bis dahin einheitliche Entoblast in 3 Epithelsäckchen zerlegt. Das mittlere ist die Auskleidung des Darms oder der sekundäre Entoblast (Darmdrüsenblatt), die seitlichen sind die Auskleidungen der Cölo-säcke oder die paarigen Anlagen des mittleren Keimblatts. Jede Mesoblastanlage besteht aus 2 Schichten, welche durch die Leibeshöhle getrennt werden; die eine Schicht liegt dem Darm an und heißt daher das Darmfaserblatt, die andere Schicht folgt dicht unter dem Ectoblast oder der embryonalen Haut und heißt Hautfaser-

blatt. Aus dem Gesagten ist ersichtlich, daß der epitheliale Mesoblast, streng genommen, keine einheitliche Schicht ist, sondern aus zwei allerdings ineinander übergehenden Lagen besteht, und daß seine Entstehung mit der Bildung der Leibeshöhle eng verknüpft ist.

Was nun die Verbreitungsweise des Mesenchyms und des Mesepithels anlangt, so sind 3 Fälle möglich und tatsächlich auch vorhanden. Es gibt rein mesenchymatöse Tiere, wie die *Plattwürmer*, und rein mesepitheliale, wie die *Sagitten*, viele *Anneliden* und der *Amphioxus*; es gibt endlich aber auch Tiere, bei denen der Mesoblast aus Mesenchym und Mesepithel besteht. Entweder entsteht zuerst das Mesenchym und später das Mesepithel, wie bei manchen *Echinodermen*, oder es wird wie bei den meisten *Wirbeltieren* die umgekehrte Reihenfolge eingehalten.

Aus den 3 Keimblättern entstehen alle Organe eines Tieres dadurch, daß sich zunächst embryonales Zellenmaterial, meist durch Einfaltung, zu gesonderten Komplexen abgrenzt (organologische Differenzierung), und daß diese Zellkomplexe dann später in Gewebe verwandelt werden (histologische Differenzierung). Wie das geschieht, ist bei den einzelnen Tierstämmen verschieden. Immerhin lassen sich folgende allgemeine Sätze aufstellen: daß aus dem Ectoblast die Epidermis mit ihren Drüsen und Anhängen, das Nervensystem und die Sinnesepithelien hervorgehen, daß der Entoblast den wichtigsten Teil des Darms mit seinen wesentlichen Drüsen erzeugt, daß endlich Muskeln, Bindesubstanz, exkretorische Organe ganz oder zum Teil im Mesoblast entstehen; mesoblastisch sind meist auch die Geschlechtsorgane.

Verhalten
der Keim-
blätter bei
der
Knospung.

In der Neuzeit ist die Frage viel erörtert worden, inwieweit die Keimblättertheorie auch für die Vorgänge bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung Geltung besitzt. Zunächst würde man erwarten, daß bei der Knospung und noch mehr bei der Teilung jedes Organ des Tochtertieres sich von dem entsprechenden Organ des Muttertieres abspalte, oder, wenn das durch räumliche Verhältnisse unmöglich gemacht wird, von einer dem gleichen Keimblatt angehörigen Gewebsmasse. In vielen Fällen ist das sicher der Fall, wie z. B. bei der Knospung der *Hydroiden* Entoderm und Ectoderm der Knospe von den entsprechenden Körperschichten der Mutter abstammen (Fig. 93). Durch neuere Untersuchungen sind wir aber mit Ausnahmen von dieser Regel bekannt geworden. Bei *Bryozoen* und *Tunicaten* sind die bei der Knospung zur Verwendung kommenden Zellen offenbar indifferent, noch nicht mit den Merkmalen einer bestimmten Körperschicht ausgestattete Elemente, welche demgemäß auch unabhängig von der Lage, welche sie im Muttertier einnehmen, je nach Bedürfnis zum Aufbau der Organe benutzt werden können. Auch bei der Regeneration verloren gegangener Teile hat sich ergeben, daß die betreffenden Organe nicht immer aus derselben Körperschicht, welche sie im Embryonalleben erzeugt, entstehen. Die Linse des *Wassersalamanders* z. B. entsteht embryonal aus dem Epithel der Haut, nach ihrer Exstirpation dagegen wird sie vom Pigmentepithel der Iris regeneriert.

Beurteilung der verschiedenen Arten der Fortpflanzung.

Auf den voranstehenden Seiten habe ich eine schematisierte Einteilung der verschiedenen Arten der Fortpflanzung durchgeführt, wie sie wohl im allgemeinen noch den herrschenden Auffassungen entspricht. Ob-

wohl dieselbe sich begrifflich rechtfertigen läßt, entspricht sie doch nicht den natürlichen Verhältnissen, indem sie die Teilungen der *Protozoen*, welche Zellteilungen sind, und die Teilungen der *Metaxoen*, welche auf der Trennung von Zellkomplexen beruhen, trotz ihres verschiedenen morphologischen Werts in eine Gruppe bringt und ferner einen kausalen Zusammenhang von Befruchtung und Fortpflanzung in einer den tatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechenden Form annimmt.

Um das Gesagte klar zu machen, gehen wir davon aus, daß eine jede Fortpflanzung auf Zellvermehrung beruht. Bei einzelligen Organismen ist Fortpflanzung und Zellvermehrung eines und dasselbe. Bei vielzelligen Organismen ändert sich das, insofern wir hier zweierlei Zellteilungen unterscheiden müssen, die wir somatische und propagatorische Zellteilungen nennen wollen. Beide sind Fortsetzungen des Furchungsprozesses; erstere bedingen das Wachstum des Individuums, indem sie das Bildungsmaterial für die funktionierenden Organe vergrößern; letztere ermöglichen die Fortpflanzung, indem sie die Geschlechtszellen liefern, aus denen sich neue Individuen entwickeln.

In den Verlauf der Zellteilungen, welche den Lebensgang der Organismen darstellen, greift nun die Befruchtung ein, bei *Protozoen* die Verschmelzung zweier Individuen, bei vielzelligen Tieren die Verschmelzung zweier Geschlechtszellen, welche die Anlage zu einem neuen Individuum enthalten; beiden Fällen gemeinsam ist die Vereinigung (*Amphimixis*) zweier Organisationen zu einer kombinierten Organisation. Bei den *Protozoen* ist der Einfluß, welchen die Befruchtung auf die Fortpflanzung ausübt, in den einzelnen Klassen ein ganz verschiedener. Bei *Infusorien* verändert sie in keiner ausgesprochenen Weise die Intensität der Vermehrung; bei vielen *Rhizopoden* bringt sie die Vermehrung sogar zum Stillstand, indem sie Ruhezustände (*Encystierung*) veranlaßt; bei *Sporozoen* führt sie zu einer besonderen Form der Vermehrung. Nur im letzteren Fall könnte man von „geschlechtlicher Fortpflanzung“ reden; die beiden anderen Fälle dagegen lassen erkennen, daß Befruchtung und Fortpflanzung zwei Erscheinungen sind, welche nicht notwendig zusammengehören, daß die wichtigste Aufgabe der Befruchtung nicht darin zu suchen ist, daß sie die Vermehrung der Tiere ermöglicht, sondern daß sie in einer noch nicht aufgeklärten, jedenfalls aber fundamental wichtigen Weise den Organismus umgestaltet und die Lebensvorgänge beeinflusst.

Bei dieser Sachlage bedarf es der Erklärung, warum bei den *Metaxoen* im Gegensatz zu den *Protozoen* die Befruchtung in so innige Beziehung zur Fortpflanzung getreten ist, daß man meinen könnte, was ja auch der herrschenden Anschauungsweise entspricht, die Befruchtung sei von der Natur gleichsam eingeführt worden, um die Fortpflanzung zu ermöglichen. Die Erklärung ist in der Vielzelligkeit zu suchen. Wenn es für die Erhaltung der Organismen von Wichtigkeit ist, daß die Eigentümlichkeiten zweier Organisationen in eine verschmolzen werden, so kann die Verschmelzung nur erfolgen, wenn die Eigenschaften eines jeden Organismus oder auch nur die Anlagen dazu in einer einzigen Zelle kondensiert sind, wie es bei der Fortpflanzung durch Eier der Fall ist. Denn eine Vereinigung zweier vielzelliger Organismen zu einem einheitlichen Organismus ist erfahrungsgemäß fast stets nur ein Nebeneinander der Teile, nur in wenigen noch nicht genügend aufgeklärten Fällen (den Pfropfhybriden mancher Pflanzen) eine völlige Durchdringung der beiderseitigen Eigenschaften. Daher wurde die von koloniebildenden *Protozoen* übernommene Fortpflanzung, daß die Zellverbände immer wieder von Einzelzellen ihren

Ausgangspunkt nehmen, beibehalten und mit Befruchtung kombiniert. Dagegen sind Teilung und Knospung der vielzelligen Tiere Neuerwerbungen, welche in Anpassung an besondere Lebensbedingungen in den einzelnen Abteilungen unabhängig entstanden sind. Sie lassen sich auf die Erscheinungen der Regeneration zurückführen, auf die Fähigkeit der Teile des Organismus, zum Ganzen auszuwachsen, wenn sie aus dem Zusammenhang gelöst werden. Bei der typischen Regeneration erfolgt die ihr vorausgehende Ablösung eines Teils durch Eingriffe von außen, bei der Teilung und Knospung erfolgt sie scheinbar spontan durch besondere Wachstumsvorgänge des Organismus selbst. Daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung (man würde sie besser „vegetative Fortpflanzung“ nennen) hauptsächlich bei niederen Tieren vorkommt, ist nicht ein Zeichen ihres ursprünglichen Charakters, sondern nur die Folge der Erscheinung, daß nur bei einfach gebauten Organismen die Fähigkeit der Ergänzung zum Ganzen vorhanden ist. Aus alledem erklärt es sich, daß die so auffällige Gesetzmäßigkeit der Vorgänge, welche die geschlechtliche Entwicklung beherrscht, bei Regeneration, Teilung und Knospung vermißt wird.

5. Die verschiedenen Formen der geschlechtlichen Entwicklung.

Embryonale
und post-
embryonale
Entwick-
lung.

Zur Zeit, in welcher sich die beschriebenen Vorgänge (Befruchtung und Teilung des Eies, Bildung der Keimblätter) abspielen, sind die jungen Tiere gewöhnlich noch in schützenden derben Eihüllen oder gar in dem mütterlichen Geschlechtsapparat (Uterus) eingeschlossen und werden deshalb Embryonen genannt. Auch die auf späteren Stadien vor sich gehende Bildung der wichtigsten Organe kann noch in die Zeit des Embryonallebens fallen, wie uns die *Säugetiere*, *Vögel*, *Reptilien*, viele *Fische*, *Würmer* und *Krebse* lehren, welche, am Ende ihres embryonalen Daseins angelangt, in allen Teilen fertiggestellt sind und nur noch der Reife der Geschlechtsorgane und des Wachstums des gesamten Körpers bedürfen, um den Höhepunkt ihrer Ausbildung zu erreichen. Auf der anderen Seite gibt es Tiere, namentlich Wasserbewohner, welche nach dem Verlassen der Eihüllen noch wichtige Umgestaltungen erfahren, wie *Cölenteraten*, *Ringelwürmer*, *Echinodermen*, *Insekten*, *Amphibien* etc. Die *Cölenteraten*, *Echinodermen* und viele *Würmer* pflegen sogar vor der Entstehung der Keimblätter die Hüllen zu durchbrechen und, mittelst eines die Körperoberfläche bedeckenden Wimperkleides frei herumschwimmend, als „Planulae“ die Keimblätter und Organe zu bilden. Da hier zur embryonalen Entwicklung eine mehr oder minder ausgedehnte postembryonale Entwicklung kommt, ist es mißbräuchlich, für jede Form der Entwicklungsgeschichte den Namen „Embryologie“ anzuwenden; vielmehr ist es nötig, diesen Namen auf die Entwicklungsvorgänge in den Eihüllen zu beschränken, generell dagegen von Entwicklungsgeschichte oder Ontogenie zu sprechen. Wie man das unentwickelte Tier innerhalb seiner Hüllen einen Embryo nennt, so ist der Name „Larve“ für das freilebende, aber noch entwicklungsbedürftige Tier üblich.

Direkte und
indirekte
Entwick-
lung.

Die Larvenentwicklung kann nun entweder eine direkte oder eine indirekte sein. Bei der direkten Entwicklung bewegt sich die Larve, wie der Name sagt, gleichsam geraden Weges auf ihr Endziel, das geschlechtsreife Tier, zu, indem sie allmählich die ihr fehlenden Organe anlegt und stetig somit dem geschlechtsreifen Tiere äh-

licher wird. Die indirekte Entwicklung macht dagegen Umwege; es werden Organe angelegt, die später wieder zugrunde gehen und nur auf das Larvenleben berechnet sind, die man demgemäß auch Larvenorgane nennt. Bei der Definition der indirekten Entwicklung oder, wie sie gewöhnlich genannt wird, der Metamorphose, ist daher besonderes Gewicht auf die Anwesenheit der „Larvenorgane“ zu legen. So unterscheiden sich die *Raupen* von den *Schmetterlingen* nicht nur durch den Mangel der zusammengesetzten Augen und der Flügel, sondern auch durch die Anwesenheit der dem *Schmetterling* fehlenden Afterfüße und Spinndrüsen, ferner durch die andere Gestalt von Kiefern, Antennen und Beinen, die verschiedene Beschaffenheit des Darms, des Tracheen- und Nervensystems etc. Die *Kaulquappen* unterscheiden sich vom *Frosch* nicht nur durch den Mangel der Lungen und Extremitäten, sondern auch durch die Anwesenheit der Kiemen und des Ruderschwanzes. Je mehr „Larvenorgane“ vorhanden sind, um so deutlicher wird daher auch der Charakter der Metamorphose sein.

Meta-
morphose.

Es kommt vor, daß die Geschlechtsorgane eines sich indirekt entwickelnden Tieres schon reifen, ehe die Metamorphose beendet ist, und daß infolgedessen die letztere zum Stillstand kommt (Geschlechtsreife der durch Kiemen atmenden *Triton*-Larven, der Larven von *Myiost.* etc.). Man hat diese eigentümliche, durch den Geschlechtsapparat ausgelöste Entwicklungshemmung „Neotenie“ genannt und hat versucht, nicht wenige Tierformen als neotene, d. h. auf dem Larvenstadium geschlechtsreif gewordene Arten, aufzufassen.

Unabhängig von der Zeit, um welche der Embryo die Eihüllen verläßt, ist der Zeitpunkt, auf welchem das Ei aus dem mütterlichen Organismus entfernt wird. Wir kennen hier zwei Extreme, die oviparen oder eierlegenden und die viviparen oder lebendig gebärenden Tiere. Zu den oviparen Tieren können, streng genommen, nur solche gerechnet werden, bei denen das Ei zur Zeit der Geburt noch den Charakter einer einzigen Zelle hat, bei denen es entweder, wie bei den meisten *Fischen*, *Seeigeln* etc., erst nach der Ablage oder, wie bei *Batrachiern* und *Insekten*, während der Ablage befruchtet wird. Bei viviparen Tieren dagegen treffen Geburt und Zerreißen der Eihüllen zeitlich vollkommen oder nahezu zusammen, und aus den mütterlichen Geschlechtswegen tritt ein Tier hervor, welches seine Entwicklung abgeschlossen oder doch so weit fortgeführt hat, daß es ohne schützende Hüllen zu leben vermag. Zwischen beiden Extremen vermitteln die wechselnden Formen der ovoviviparen Entwicklung. Was hier bei der Geburt zum Vorschein kommt, macht zunächst vermöge seiner Hüllen den Eindruck eines Eies; allein die ersten Entwicklungsstadien sind schon in ihm abgelaufen, so daß man beim künstlichen Sprengen der Eihüllen einen mehr oder minder weit entwickelten Embryo herauschält. In die Kategorie der ovoviviparen Tiere sind auch die *Vögel* zu rechnen; denn ihre Eier sind längere Zeit, bevor sie gelegt wurden, befruchtet worden und haben die Bildung des Blastoderms schon vollendet. Bei vielen *Schlangen* kann sogar bei der Ablage schon ein zum Ausschlüpfen bereites Tier in der Eischale enthalten sein.

Ovipare,
vivipare,
ovovivipare
Tiere.

Derartige Übergangsformen lehren, daß zwischen „Eier legen“ und „lebendig gebären“ keine scharfe Grenze gezogen werden kann, und daß man sich hüten muß, den hier zutage tretenden Unterschieden größere Bedeutung beizumessen. Es war gänzlich verfehlt, daß Linné nach dem

Vorgang von Aristoteles den Zeitpunkt der Geburt systematisch bewerten wollte. In vielen Tierabteilungen finden sich sowohl Eier legende wie lebendig gebärende Formen. Die meisten *Haifische* sind lebendig gebärend, einige Arten aber „legen Eier“; umgekehrt gilt für die *Knochenfische* als Regel, daß die Eier vor der Befruchtung entleert werden. Ausnahmen hiervon sind der lebendig gebärende *Zoarces viviparus* u. a. Von *Amphibien*, *Reptilien* und *Insekten* sind die meisten Eier legend, nicht wenige Formen aber lebendig gebärend. Hier gibt es in ein und derselben Gattung (z. B. *Lacerta* und *Chamäleon*) vivipare und ovovivipare Arten. Selbst bei den *Säugetieren*, bei welchen das „Lebendiggebären“ lange Zeit für typisch galt, kennt man einige Eier legende (ovovivipare) Formen, *Echidna* und *Ornithorhynchus*. Schließlich kommen sogar bei einer und derselben Art Ausnahmen von der Regel vor. Die *Nattern* sind ovovivipar, unter ungünstigen Bedingungen aber behalten sie die Eier bis kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen der Jungen bei sich.

Zusammenfassung der Resultate der Entwicklungsgeschichte.

1. Die Entwicklung eines Tieres beginnt mit einem Akt der Zeugung; man unterscheidet Urzeugung und Elterzeugung.

2. **Urzeugung** (Generatio aequivoca, G. spontanea, Abiogenesis) ist die Entstehung lebender Wesen aus unbelebter Materie (ohne präexistierende Mutterorganismen).

3. Die derzeitige Existenz der Urzeugung ist weder durch Beobachtung erwiesen, noch überhaupt wahrscheinlich; dagegen ist die Urzeugung ein logisches Postulat, um die erste Entstehung der Organismen auf unserem Erdball zu erklären.

4. **Elterzeugung** (Tokogonie), Abstammung eines Tieres von einem Tiere gleichen oder ähnlichen Baues, kann entweder auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege erfolgen.

5. Die **ungeschlechtliche Fortpflanzung** kann sein: Teilung oder Knospung.

6. Bei der Teilung wächst ein Organismus gleichmäßig in allen seinen Teilen und zerfällt durch Einschnürung in zwei oder mehr gleichwertige neue Stücke.

7. Nach der Richtung der Teilungsebene zur Längsachse des Tieres spricht man von Längs-, Quer- und Schrägteilung.

8. Bei der **Knospung** findet ein lokales gesteigertes Wachstum statt; der lokale Auswuchs, die Knospe, löst sich als ein kleineres, meist auch unvollkommener gebautes Individuum vom Muttertier ab.

9. Nach der Lage und der Zahl der Knospen unterscheidet man laterale, terminale, multiple Knospung.

10. Die **geschlechtliche Fortpflanzung** ist eine Fortpflanzung mittels besonderer, längere Zeit oder dauernd vom Anteil an den Körperfunktionen ausgeschlossener Zellen, der Geschlechtszellen.

11. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung vereinigen sich zweierlei Geschlechtszellen, das weibliche Ei und der männliche Samenfaden (Befruchtung).

12. Selten kann sich das Ei ohne Befruchtung entwickeln: Parthenogenesis; diese ist eine geschlechtliche Fortpflanzung mit rückgebildeter Befruchtung.

13. **Pädogenese** ist die parthenogenetische Fortpflanzung eines jugendlichen, d. h. unvollkommen entwickelten Tieres.

14. Verschiedene Arten der Fortpflanzung (ungeschlechtliche, geschlechtliche, Parthenogenese, Pädogenese) können bei derselben Species vorkommen; häufig wird dann die Verteilung derselben gesetzmäßig geregelt, derart, daß Individuen mit verschiedener Fortpflanzung miteinander alternieren: **Generationswechsel** im weiteren Sinne.

15. **Generationswechsel** im engeren Sinne (progressiver G., Metagenese) ist der Wechsel zweier Generationen, von denen sich die eine durch Teilung oder Knospung, die andere geschlechtlich fortpflanzt. Erstere heißt die Amme, letztere das Geschlechtstier.

16. Das Alternieren von Parthenogenese oder Pädogenese mit streng geschlechtlicher Fortpflanzung nennt man regressiven Generationswechsel oder **Heterogenie**.

17. Die durch die geschlechtliche Fortpflanzung eingeleitete Entwicklung zeigt fast bei allen vielzelligen Tieren prinzipielle Übereinstimmung in den Anfangsstadien: Befruchtung, Furchung, Keimblattbildung.

18. Das Wesen der Befruchtung beruht auf der vollkommenen Verschmelzung von Ei und Spermatozoon, vor allem auf der Vereinigung der Kerne, Ei- und Spermakern, zum Furchungskern (resp. Furchungsspindel).

19. Die Eifurchung ist eine Zellteilung, eine Teilung des befruchteten Eies in die Furchungskugeln. Die Furchung kann sein eine totale (holoblastische Eier) oder eine partielle (meroblastische Eier): die totale Furchung ist entweder äqual oder inäqual, die partielle entweder discoidal oder superficial.

20. Durch fortgesetzte Teilung der Furchungskugeln und durch Ausbildung der Furchungshöhle entsteht der einschichtige Keim, die Blastula (Vesicula blastodermica).

21. Durch Einstülpung der Blastula entsteht die Gastrula oder der zweischichtige Keim.

22. Die Gastrula umschließt einen durch den Gastrulamund nach außen sich öffnenden Hohlraum, den Urdarm oder das Archenteron; sie besteht aus zwei Epithellagen, dem den Urdarm auskleidenden Entoblast (Hypoblast) oder inneren Keimblatt und dem die Körperoberfläche bildenden Ektoblast (Epiblast) oder äußeren Keimblatt.

23. Zwischen äußerem oder innerem Keimblatt kann noch ein drittes, mittleres Keimblatt, Mesoblast, entstehen.

24. Das mittlere Keimblatt entsteht entweder durch Einfaltung und Abschnürung eines Teils des Entoblastepithels: epithelialer Mesoblast, Mesepithel, oder durch Auswandern einzelner Zellen zur Bildung eines Gallertgewebes: Mesenchym.

25. Viele Tiere legen die Eier vor oder gleich nach der Befruchtung ab (ovipare Tiere), andere legen Eier ab, welche schon im Mutterleib befruchtet waren und bei der Geburt einen Teil der Entwicklungsstadien durchlaufen haben (ovo-vivipar). Eine dritte Reihe von Tieren gebiert lebendige Junge (vivipar).

26. Die Entwicklung eines Tieres ist entweder eine direkte oder eine indirekte (Metamorphose).

27. Von indirekter Entwicklung oder Metamorphose spricht man, wenn das aus dem Ei hervortretende junge Tier von dem geschlechtsreifen Tier sich in zwei Punkten unterscheidet:

1. durch den Mangel gewisser dem geschlechtsreifen Tier zukommender Organe,
2. durch das Auftreten von Organen, die umgekehrt dem geschlechtsreifen Tier fehlen, von Larvenorganen.

III. Beziehungen der Tiere zueinander.

Wie zwischen den Organen eines und desselben Tierkörpers ein gesetzmäßiger Zusammenhang besteht, welcher als *Korrelation* der Teile bezeichnet wird, so stehen auch die verschiedenen Individuen derselben Tierbevölkerung in vielfacher und inniger Wechselwirkung zueinander. An einer Fülle von Beispielen hat Darwin durchgeführt, wie die Existenzbedingungen mancher Tierarten verändert werden, wenn andere Formen neu auftreten oder verschwinden oder eine außergewöhnliche Reduktion oder Vermehrung der Individuenzahl erfahren. Derartige Wechselwirkungen sind meist spezieller Natur und können nur durch besondere Studien klargelegt werden. Nur wenige Verhältnisse haben allgemeinere Verbreitung und sind daher auch einer allgemeinen Besprechung zugänglich. Hierher gehören Stock- und Staatenbildung, Parasitismus und Symbiose.

1. Beziehungen zwischen Individuen derselben Art.

Stock-
bildung
durch Kon-
kreszenz.

Stock- und Staatenbildung sind Beziehungen, welche sich zwischen Individuen derselben Art ergeben. Unter einem Tierstock verstehen wir eine Vereinigung von Tierindividuen, welche auf einem festen organischen Zusammenhang der Körper beruht; derselbe kann entweder zustande kommen, indem Tiere, welche von Anfang an getrennt waren,

Fig. 110. Entwicklung von *Diplozoon paradoxum* (aus Boas). 1 Larve, 2 daraus hervorgegangene „Diporpa“, 3 zwei Diporpen vereinigen sich, 4 die Diporpen sind zum Diplozoon vereinigt. *m* Mund, *d* Darm, *h* hinterer Haftapparat, *b* Bauchsaugnapf, der zum Fassen des Rückenpanzers *r* dient.

sich einander nähern und teilweise miteinander verschmelzen, oder indem Tiere, welche durch Teilung oder Knospung entstehen, sich nicht vollkommen ablösen, sondern untereinander resp. mit dem Muttertier vereint bleiben. Der erstere Fall der Stockbildung ist äußerst selten und spielt im Tierreich gar keine Rolle. Manche *Protozoen* verschmelzen miteinander und bilden größere Körper, in denen man die Einzeltiere noch erkennen kann. Unter den vielzelligen Tieren kennt man nur den Fall des *Diplozoon paradoxum*, bei welchem normalerweise jedesmal

zwei aus verschiedenen Eiern stammende Tiere (die *Diporpen*) sich zu einem an Doppelmißbildungen erinnernden Doppeltier vereinen (Fig. 110).

Im allgemeinen kann man sagen, daß die in der Natur vorkommenden Fälle von Stockbildung auf unvollkommener Teilung und Knospung beruhen: diese gelangen nicht zum normalen Abschluß, indem zwar die Ausgestaltung von zwei oder mehr Individuen, nicht aber die völlige Trennung herbeigeführt wird. Mehr oder minder breite Gewebsbrücken bleiben erhalten, welche die Teilstücke untereinander oder die Knospen mit ihrem Muttertier vereinigen. Die marinen Stöcke der *Corallen* und *Hydroiden* (Fig. 94) können aus Tausenden von Individuen bestehen, welche durch fortgesetzte unvollkommene Knospung oder Teilung von einem einzigen geschlechtlich erzeugten Muttertier abstammen.

Der Zusammenhang der Gewebe bedingt in der Mehrzahl der Fälle einen hohen Grad von Gemeinsamkeit der Funktionen. Reize, welche ein Individuum treffen, werden durch verbindende Nerven den übrigen Tieren des Stockes mitgeteilt und so einheitliche Bewegungen ermöglicht. Die von einem Tier erbeutete und verdauete Nahrung kommt dem gesamten Stock zugute. Vermöge der Gemeinsamkeit seiner Funktionen erscheint ein Stock wie ein Individuum höherer Ordnung; es wiederholt sich ein analoger Prozeß, wie er zur Bildung vielzelliger Organismen führt. Wie dort die Elementarorganismen, die Zellen (Individuen I. Ordnung) zum vielzelligen Tier (Individuum II. Ordnung) verbunden bleiben, so hier die vielzelligen Tiere zum Stock (Individuum III. Ordnung).

Wo ein Ganzes aus zahlreichen gleichwertigen Teilen besteht, sind die Bedingungen zur Arbeitsteilung gegeben. Anstatt daß die Funktionen der Gesamtheit sich gleichmäßig auf die Einzelstücke verteilen, werden manche der letzteren mehr für diese, andere wiederum mehr für jene Funktion geeignet und erhalten eine dementsprechende Organisation. Bei solchen Tierstöcken spricht man dann von Vielgestaltigkeit oder Polymorphismus. Der Polymorphismus äußert sich am häufigsten auf dem Gebiet der vegetativen Funktionen, indem er zu einem Gegensatz von Geschlechtstieren und Nährtieren führt, wie bei den meisten *Hydrozoen*, bei denen nicht selten die Ernährung durch Tiere ohne Geschlechtsorgane und die Fortpflanzung durch Tiere ohne Mund besorgt wird. Aber auch die übrigen Funktionen, wie

Stock-
bildung
durch un-
vollkom-
mene Teil-
ung und
Knospung.

Fig. 111. *Praya diphyes* (nach Gegenbaur). B das ganze Tier, A eine einzelne Individuengruppe stärker vergrößert (Eudoxie). 1 Deckstück, 2 Freßpolyp, 3 Senkfaden, 4 Geschlechtsglocke.

Polymor-
phismus.

Fortbewegung, Empfindung, Schutz und Trutz, können spezialisiert werden. Das klassische Beispiel für Polymorphismus sind die *Siphonophoren* (Fig. 111). Zu einem einzigen Körper vereint sind hier lokomotorische Tiere, die Schwimglocken, welche nur der Bewegung dienen, Deckstücke, welche nur die übrigen beschützen, Freßpolypen, welche nur Nahrung aufnehmen und verdauen, Geschlechtstiere und Tastpolypen, welche nur die geschlechtliche Fortpflanzung, beziehungsweise die Empfindung vermitteln. Rücksichtlich der übrigen Funktionen ist hier jedes Tier auf seine Geschwister angewiesen; seine Existenz ist daher von diesen abhängig geworden; das einzelne Individuum kann nur als Teil eines Ganzen dauernd leben. So führt auch hier die Arbeitsteilung zu größerer Zentralisation; je polymorpher ein Tierstock ist, um so einheitlicher ist er, um so mehr macht er den Eindruck eines Einzeltieres, anstatt einer Summe von Individuen.

Staaten-
bildung.

Viel geringer ist die wechselseitige Abhängigkeit der Tiere bei der Staatenbildung, da es sich hier um keinen organischen Zusammenhang, sondern nur um ein freiwilliges Zusammenleben handelt. War bei der Stockbildung die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Wichtigkeit, so spielt hier die geschlechtliche eine große Rolle. Unter dem Einfluß des Geschlechtstriebes drängen sich viele Tiere, selbst solche von niedrigster Organisation, dauernd oder zeitweilig, zu Haufen zusammen; die *Seeigel*, *Seequalen*, viele *Fische* sammeln sich zur Zeit der Eiablage an der Küste; der Geschlechtstrieb vereinigt die Herden der *Hirsche*, *Elefanten* etc. Zu einer festen Organisation, zu einer Staatenbildung im engeren Sinne, führt dann weiter die Sorge um die junge Brut; alle *Insektenstaaten* sind auf dieser Basis aufgebaut. Da somit das Geschlechtsleben der Ausgangspunkt für die Staatenbildung ist, so ist es weiter begreiflich, daß bei den verschiedenen Individuengruppen, den „Ständen“ des Staates, die Geschlechtsorgane in ihrer Ausbildung beeinflußt werden. Außer Männchen und Weibchen (Königen und Königinnen) gibt es noch Tiere mit rückgebildetem, funktionsunfähig gewordenem Geschlechtsapparat, die Arbeiter; entweder sind die letzteren nur rudimentäre Weibchen (*Bienen*, *Ameisen*) oder rudimentäre Weibchen und Männchen (*Termiten*). Während die Könige und Königinnen den Nachwuchs liefern, haben die Arbeiter die Pflege der jungen Brut übernommen; sie sorgen ferner für die Bauten, für die Nahrung und auch für die Verteidigung, eine Vielgestaltigkeit der Funktionen, welche oft zu einer Vielgestaltigkeit der Arbeiter führt.

2. Beziehungen zwischen Individuen verschiedener Arten.

Wenn Individuen verschiedener Arten zueinander in ein engeres Wechselverhältnis treten, so ist die Ursache dazu der Nutzen, welchen entweder einseitig die eine Art von der anderen zieht, oder den beide sich gegenseitig bieten; im ersteren Fall sprechen wir von Parasitismus, im letzteren von Symbiose.

Parasitis-
mus.

Unter Parasiten verstehen wir Tiere, welche auf oder in anderen Tieren, den Wohntieren oder Wirten, resp. Pflanzen Wohnung und Nahrung finden, welche dadurch in ein Abhängigkeitsverhältnis zu diesen getreten sind und mehr oder minder eingreifende Veränderungen ihrer Organisation erfahren haben. Das Maß, in welchem ein Parasit von seinem Wirt abhängig geworden ist, wechselt nach den einzelnen Arten; es wird davon bestimmt, inwieweit der Parasit sich in seiner Organisation

Parasitische
Rück-
bildung.

seinem Wirt angepaßt hat. Darum ist es nötig, bei der Besprechung des Parasitismus auch der Umgestaltungen zu gedenken, welche die parasitische Lebensweise in dem Bau der Tiere hervorruft. Dieselben betreffen am unmittelbarsten die Organe der Fortbewegung und Ernährung. Da ein Parasit sich auf seinem Wohntier möglichst fest anzusiedeln sucht, so gehen die den Ortswechseln vermittelnden Einrichtungen allmählich verloren oder werden doch schlechter entwickelt. Dafür treten Apparate zum Festhalten am Wirt auf. Parasiten der verschiedensten Abteilungen besitzen Haken, Klammern, Saugnäpfe etc. Zur Ernährung dient den Parasiten das Blut oder der Gewebssaft oder der Speisebrei des Wirts; das sind gelöste Substanzen, welche kaum der Verdauung bedürfen. Daher ist gewöhnlich der Darmkanal vereinfacht, oder er geht gänzlich verloren; es gibt unter den Parasiten sowohl darmlose *Würmer* als darmlose *Crustaceen*. Sehr häufig leben Darmparasiten ohne Sauerstoff, sie sind anaërob (S. 90). Auch sonst vereinfacht sich die Lebensweise des Parasiten, da er nicht gezwungen ist, nach Nahrung zu suchen. Daher erfahren Nervensystem und Sinnesorgane eine hochgradige Rückbildung; ersteres wird zumeist auf das Notwendigste beschränkt, diese können mit Ausnahme der Tastapparate ganz verloren gehen.

Eine starke Ausbildung erleidet dagegen der Geschlechtsapparat. Während es dem Parasiten leichter wird, sich selbst zu erhalten, ist die Existenz der Art um so gefährdeter. Wenn ein Mensch stirbt, so gehen auch meist seine Parasiten mit ihm zugrunde, namentlich diejenigen, welche im Innern des Körpers existieren. Soll eine bestimmte parasitische Art nicht in kurzer Zeit aussterben, so ist es nötig, daß ihre Entwicklungszustände, am häufigsten ihre Eier, immer wieder in neue Wirte hineingeraten. Da diese Übertragung mit Schwierigkeiten verknüpft ist, müssen die Parasiten einen enormen Überfluß an Eiern produzieren. Die Eier ihrerseits wiederum zeichnen sich durch große Widerstandsfähigkeit und gut entwickelte Schutzorgane, wie starke Schalen, aus; es ist z. B. bekannt, daß die Eier von *Ascariden* sich längere Zeit sogar im Spiritus weiter entwickeln, da sie durch ihre schwer durchgängigen Schalen geschützt sind.

Alle die hervorgehobenen Einrichtungen werden mehr bei Schmarotzern, welche im Innern von anderen Tieren leben, den Entoparasiten, Geltung gewinnen, als bei Bewohnern der Haut oder anderer oberflächlicher Organe, den Ectoparasiten. Bei den Entoparasiten sind die umgestaltenden Einflüsse des Parasitismus so bedeutend, daß Vertreter der verschiedensten Tierabteilungen eine auffallende Ähnlich-

Fig. 112.

Fig. 113.

Fig. 112. *Taenia nana* (nach Leuckart).Fig. 113. *Pentastomum taenoides*. Weibchen (nach Leuckart). *h* Haken links und rechts vom Mund; *ov* unpaares Ovar, gabelt sich in 2 Oviducte, die sich zur unpaaren Vagina (*va*) vereinigen, letztere empfängt die Ausführwege zweier Receptacula seminis *rs* und windet sich um den Darm *d*, *oc* Ösophagus.

Ecto-
parasiten
und Ento-
parasiten.

keit des Aussehens und des Baues gewinnen. *Pentastomum taenioides* z. B. gehört mit den *Spinnen* in dieselbe Klasse, die Klasse der *Arachnoideen* (Fig. 113), gleicht aber in der äußeren Erscheinung vielmehr den gar nicht verwandten, aber unter ähnlichen Bedingungen lebenden *Bandwürmern* (Fig. 112). Man hat daher auch lange alle Entoparasiten (*Crustaceen*, *Würmer* und *Arachnoideen*) wegen ihrer Gleichartigkeit in eine einzige systematische Gruppe unter dem Namen „*Helminthes*“ zusammengefaßt. Erst durch die Entwicklungsgeschichte wurden die Zoologen auf das Unnatürliche der Helminthengruppe aufmerksam gemacht. Der Entoparasitismus ist somit eines der schönsten Beispiele, um das Wesen der konvergenten Züchtung zu erläutern: daß Tiere von ganz verschiedener systematischer Stellung unter gleichen Lebensbedingungen auch eine große Gleichartigkeit des Baues und der Erscheinung gewinnen.

Symbiose.

Viel seltener als Parasitismus ist die Symbiose oder das Zusammenleben der Tiere zu gegenseitigem Nutzen. Bei staatenbildenden Tieren beobachtet man zwar nicht selten, daß sie gewisse Tierarten nicht nur in ihren Verbänden dulden, sondern sogar hegen und pflegen, wie man in Gesellschaft der *Ameisen* andere Insekten (*Myrmecophilen*), z. B. den blinder *Claviger*, oder manche *Blattläuse* oder sogar *Ameisen* aus anderen Arten und Gattungen findet. Solche Fälle des Zusammenlebens entsprechen zum Teil der Haustierzucht und der Sklaverei, wie sie vom Menschen betrieben werden. Die *Ameisen* halten die *Blattläuse*, um die süßen Säfte zu lecken, welche in ihren Fäkalien enthalten sind; sie rauben die Puppen anderer *Ameisen* und ziehen sie auf, um sie später als Sklaven zu ihrem Vorteil zu benutzen. Das Verhältnis beruht somit nicht auf Gleichberechtigung, indem das eine Tier, in den beiden vorliegenden Beispielen die *Ameise*, das Zusammenleben veranlaßt, das andere Tier passiv in dasselbe hineingerät. Dagegen nähert sich der echten Symbiose die *Symphylie*. Außer dem oben genannten *Claviger* sind viele andere *Insekten*, meist *Käfer*, in *Ameisen*- und *Termiten*-Staaten gefunden worden, welche von den *Ameisen* gepflegt und gefüttert werden, weil sie an besonderen Haarbüscheln wohl-schmeckende Sekrete bereiten, die die *Ameisen* ablecken. Häufig fressen die *Käfer* die junge Brut der *Ameisen*. Einen Fall vollkommenster Gleichberechtigung und echter Symbiose liefern uns ein Krebs und eine Actinie, der *Pagurus Prideauxi* und die *Adamsia palliata*. Wie jede *Pagurus*-art, bewohnt auch dieser Einsiedlerkrebs die Schale einer Schnecke, aus deren Mündung er nur mit seinen Beinen und Scheren hervorragt. Auf dem Schneckenhaus siedelt sich eine kleine Actinie an, welche mit ihrem Körper den Eingang des Schneckenhauses umgibt. Wenn der Krebs im Laufe seines Wachstums gezwungen wird, ein neues größeres Schneckenhaus zu beziehen, so nimmt er stets seine Begleiterin mit. Die Vorteile, welche die Actinie aus dieser Symbiose zieht, sind klar; sie bekommt ihren Anteil an der Beute, welche der schnellfüßige Krebs erjagt. Weniger klar ist es, warum der Krebs auf das Zusammenleben so großen Wert legt. Vielleicht ist die Actinie ihm von Vorteil, indem sie mit ihren Nesselbatterien den Eingang in die Schale verteidigt und somit Eindringlinge abhält, welche in das Innere der Schale hineinschleichen und dem weichen Hinterleib des Krebses gefährlich werden könnten.

Daß Tiere selten in Symbiose leben, hat vornehmlich seinen Grund wohl darin, daß die Lebensbedingungen aller Tiere bis zu einem gewissen Grade ähnlich oder gleich sind. Sie alle nehmen kohlenstoff- und stick-

stoffreiche Verbindungen auf und zersetzen sie, indem sie sie unter Zutritt des Sauerstoffs der Luft in Kohlensäure, Wasser und stickstoffhaltige Oxydationsprodukte zerlegen. Alle Tiere sind somit Konkurrenten im Wettbewerb um die Nahrung. Derselbe Grund macht es auf der anderen Seite begreiflich, weshalb umgekehrt echte Symbiose zwischen Pflanzen und Tieren gar nicht selten ist. Besonders sind es niedere Algen, die *Zooxanthellen*, welche oft in Tieren leben. Gewisse *Rhizopoden*, vor allem die *Radiolarien*, enthalten in ihrem Weichkörper grün oder gelb gefärbte Zellen mit solcher Konstanz, daß man sie lange für Bestandteile ihres Körpers gehalten hat. Ganz ähnliche gelbe und grüne Zellen bevölkern das Magenepithel vieler *Actinien*, *Corallen* und sogar mancher *Würmer*. Die *Zooxanthellen* ernähren sich von der Kohlensäure, welche in den tierischen Geweben gebildet wird, und atmen Sauerstoff aus, welcher wiederum für das Tier von großer Bedeutung ist; sie bilden ferner Stärke und andere Kohlenhydrate. Auch ist es nicht ausgeschlossen, daß ein hierbei entstehender Stärkeüberschuß als Nährmaterial dem Tiere zugute kommt. So spielt sich hier im kleinen Raum der Kreislauf der Stoffe ab, wie er in der Natur im großen zwischen Tier- und Pflanzenreich vorhanden ist. Mit Hilfe des Blattgrüns und der chemischen Einwirkung des Sonnenlichts zerlegen die Pflanzen Wasser und Kohlensäure und bilden aus ihnen Sauerstoff, den sie ausatmen, und kohlenstoffreiche Verbindungen, welche sie in ihren Geweben ablagern; sie sind Reduktionsorganismen. Umgekehrt atmen die Tiere Kohlensäure und Wasser aus, nehmen dagegen Sauerstoff aus der Luft und kohlenstoffreiche Verbindungen durch ihre Nahrung auf; den Sauerstoff benutzen sie, um die chemischen Verbindungen zu zerlegen, zu oxydieren; sie sind Oxydationsorganismen. Daher erklärt es sich, weshalb die günstigen Einwirkungen der Pflanzen auf das Tierreich meistens aufhören, wenn sie den Charakter ihres Stoffwechsels verändern. *Pilze* und *Bakterien* haben mit dem Verlust des Chlorophylls die Fähigkeit, Kohlensäure zu reduzieren, verloren; sie beziehen die Nahrung von anderen Organismen und zerlegen dieselbe in Kohlensäure, Wasser usw.; sie sind Oxydationsorganismen wie die Tiere und somit gefährliche Konkurrenten der Tiere geworden. Wo sie im tierischen Körper sich niederlassen, bringen sie ihm als Ursachen vieler dem Tier gefährlicher Krankheiten meistens Schaden.

IV. Tier und Pflanze.

Die Betrachtungen über Symbiose haben uns darauf geführt, daß zwischen Pflanzen und Tieren ein Gegensatz in der Art des Stoffwechsels existiert, der sich darin ausdrückt, daß Pflanzen zumeist Kohlensäure aufnehmen und Sauerstoff ausatmen, während die Tiere Sauerstoff einatmen und Kohlensäure abgeben. Hieraus könnte man schließen, daß es leicht sein müsse, allgemeingültige Unterschiede zwischen Pflanzen und Tieren ausfindig zu machen, wie denn in der Tat der Laie nie im Zweifel ist, bei den ihm allein bekannten höher organisierten Tieren und Pflanzen zu entscheiden, welchem Naturreich er dieselben zurechnen soll.

Je mehr man sich aber mit dieser Frage beschäftigt hat, um so schwieriger hat sich ihre Lösung herausgestellt. Schon die alten Zoologen

kamen zur Auffassung, daß es Organismen gäbe, welche auf der Grenze von Tier- und Pflanzenreich ständen, und der Engländer Wotton nannte dieselben direkt Pflanzentiere oder Zoophyten. Jetzt wissen wir, daß die Pflanzentiere des Wotton echte Tiere sind mit einer oberflächlichen Pflanzenähnlichkeit; dafür sind wir durch das Mikroskop mit zahlreichen niederen Organismen bekannt geworden, deren Zugehörigkeit zu einem der beiden Naturreiche noch umstritten ist. Als solche sind zu nennen die *Mycomyceten* und viele *Flagellaten*.

Unter-
scheidung
von Tier
und Pflanze.

Will man Unterschiede zwischen Tieren und Pflanzen ausfindig machen, so kann man einerseits physiologische, andererseits morphologische Merkmale heranziehen. Von physiologischem Gesichtspunkt ausgehend, schrieb Linné den Pflanzen nur die Fähigkeit der Fortpflanzung und Ernährung, den Tieren dagegen außer diesen noch die Fähigkeit der Bewegung und Empfindung zu. Seitdem wir wissen, daß das pflanzliche Protoplasma so gut wie das tierische reizbar und kontraktile ist, seitdem wir die lebhaften Bewegungen niederer *Algen*, die große Empfindsamkeit der *Mimosen* und anderer Pflanzen kennen gelernt haben, seitdem wir ferner wissen, daß zahlreiche selbst höher organisierte Tiere, wie *Krebse* (Fig. 114), die Ortsbewegung verlieren und festwachsen und manche festsitzende Formen, wie viele *Spongien* (Fig. 87, 155), auch bei der genauesten Untersuchung unbeweglich und gegen Reize fast unempfindlich erscheinen, haben wir darauf verzichtet, die sogenannten animalen Funktionen als sichere Unterschiede zu betrachten.

Fig. 114. *Lepas antitijera* (nach Schmarda).
c Carina, t Tergum, s Scutum.

Auch der Gegensatz im Stoffwechsel ist keineswegs durchgreifend. Jede Pflanze hat einen doppelten Stoffumsatz. Bei seinen Bewegungen und anderweitigen Lebensleistungen liefert das pflanzliche Protoplasma Kohlensäure und verbraucht Sauerstoff. Daneben geht unter dem Einfluß des Sonnenlichts und des Chlorophylls die Reduktion der Kohlensäure und die Abgabe von Sauerstoff einher. Am Tage überwiegen bei chlorophyllhaltigen Pflanzen die Reduktionsvorgänge so bedeutend, daß sich als Endresultat die Abgabe großer Mengen von Sauerstoff herausstellt, und nur nachts, wenn die Reduktionsvorgänge wegen des Mangels an Sonnenlicht eingestellt werden, kommt die Kohlensäureproduktion zur Wahrnehmung. Die Reduktionsvorgänge kommen aber sofort dauernd in Wegfall, wenn das Chlorophyll fehlt; chlorophylllose *Pilze* und *Bakterien* haben daher einen ähnlichen Stoffwechsel wie Tiere, insofern sie Kohlensäure produzieren. Ebenso ist es auch nicht richtig, daß nur die Pflanzen die Fähigkeit haben, Zellulose zu bilden. Denn Zellulose findet sich bei manchen niederen Tieren, den *Rhizopoden*, und in der relativ hoch organisierten Gruppe der *Tunicaten*; sie soll auch bei *Arthropoden* verbreitet sein.

So kämen denn die morphologischen Merkmale zur Diskussion. — Vielzellige Tiere und vielzellige Pflanzen sind leicht zu unterscheiden, da erstere in der Keimblattbildung ein ihnen allein zukommendes Anordnungsprinzip der Zellen haben. Mit dem Auftreten des Gastrulastadiums ist jeder Organismus als unzweifelhaftes Tier charakterisiert. Indessen bei einzelligen Organismen kommt die Anordnungsweise der Zellen in Wegfall und kann nur die Beschaffenheit der einzelnen Zelle uns leiten. Gibt es

nun unzweifelhafte morphologische Unterschiede zwischen der tierischen und der pflanzlichen Zelle?

Im Bau der Pflanzen- und Tierzelle ist ein wichtiger Unterschied dadurch bedingt, daß erstere eine Zellulosemembran besitzt, letztere dagegen zumeist membranlos ist. Auf diesen Unterschied muß in letzter Instanz das so verschiedene Aussehen der beiden Reiche zurückgeführt werden. Indem die Pflanzenzelle sich frühzeitig mit einem festen Panzer umhüllt, verliert sie ein gutes Teil von der Fähigkeit zu weiterer Umgestaltung. Daher sind pflanzliche Gewebe und Organe trotz mannigfaltiger intracellulärer Differenzierungen, wie z. B. der Chlorophyllkörner, einförmig gegenüber der ungeheuren Vielgestaltigkeit, welche die tierische Histologie und Organologie erkennen lassen. Die so außerordentlich viel höhere Stufe der Organisation, welche das Tierreich selbst in seinen niederen Klassen erreicht, ist zum großen Teil wohl eine Folge davon, daß die tierischen Zellen sich nicht eingekapselt und daher sich die Fähigkeit zu mannigfacher und höherer Entwicklung bewahrt haben.

Allein auch hier ergeben sich bei niederen Pflanzen und Tieren Übergänge. Bei niederen *Algen* haben die Zellkörper die Fähigkeit, aus der Zellulosemembran herauszutreten und herumzuschwimmen (Fig. 115), ehe sie sich aufs neue eingekapseln. Andererseits besitzen die meisten einzelligen Tiere die Encystierung; sie hören auf zu fressen und sich zu bewegen, kugeln sich zusammen und umhüllen sich mit einer festen, manchmal sogar aus Zellulose bestehenden Membran. Da in beiden Fällen ein Wechsel zwischen eingekapselten und freibeweglichen Zuständen vorhanden ist, kann nur die längere Dauer des einen oder des anderen bei der Unterscheidung leiten. Damit ist aber die Möglichkeit, daß indifferente Zwischenformen existieren, gegeben. Ihre tatsächliche Existenz ist Grund, weshalb wir auch jetzt noch keine scharfe Grenze zwischen Tier- und Pflanzenreich ziehen können.

Fig. 115. *Oedogonium* in Zoosporenbildung. A ein Stück des Algenfadens mit ausschließendem Zellinhalt. C aus dem Inhalt hervorgegangene Zoospore. D Zoospore festsitzend, in Keimung (nach Sachs).

V. Geographische Verbreitung der Tiere.

Schon eine oberflächliche Kenntnis von der Verbreitungsweise der Tiere läßt erkennen, daß die Tierfauna an verschiedenen Punkten der Erde einen wesentlich anderen Charakter hat. Zum Teil ist diese Verschiedenartigkeit der Faunen eine unmittelbare Folge der klimatischen Unterschiede. *Eisbär*, *Polarfuchs*, *Eiderenten* und viele andere *Schwimmvögel* sind auf die Polarzone angewiesen, weil sie ein bestimmtes Maß von Wärme nicht ertragen können; umgekehrt sind die meisten großen *Katzenarten*, *Affen* und *Kolibris* etc. nur in tropischen oder subtropischen Gegenden vertreten, weil sie gegen die Einflüsse der kühleren Witterung nicht genügend geschützt sind.

Wäre das Klima der einzige die Verbreitung bestimmende Faktor, so müßte der faunistische Charakter von zwei Ländern, welche gleiche klimatische Verhältnisse besitzen, im wesentlichen derselbe sein. Umgekehrt müßten innerhalb eines zusammenhängenden, sich durch mehrere Klimazonen hindurch erstreckenden Territoriums die einzelnen Regionen gänzlich verschiedene Tierfaunen besitzen, je nachdem sie dem Äquator oder den Polen benachbart sind. Beides trifft nicht zu; zwei tropische Länder können im Charakter ihrer Tierwelt einander ferner stehen als die heißen und kalten Gegenden eines und desselben Kontinents.

Die moderne Zoologie ist bemüht, diese eigentümlichen Verhältnisse zu erklären, indem sie die jetzige Verbreitung der Tiere als das Produkt von zwei Faktoren auffaßt: der allmählichen Umgestaltung der Tierwelt und ferner der allmählichen Umgestaltung der den Tieren zur Ausbreitung dienenden Erdoberfläche (vergl. S. 33). Die in der Geologie niedergelegte Erdgeschichte lehrt zweierlei: 1. daß die Zusammenhänge der Erdteile vielfach gewechselt haben, daß z. B. zu einer Zeit, wo das Mittelmeer noch nicht seine heutige Ausdehnung gewonnen hatte, Marokko, Algier, Tunis und Ägypten mit dem europäischen Nordrand des Mittelmeeres inniger verknüpft waren als mit dem südlichen, durch die Sahara getrennten Teil des afrikanischen Kontinents, 2. daß erhebliche Klimaschwankungen stattgefunden haben. In Europa herrschte in der Tertiärzeit ein subtropisches Klima, welches Tieren, wie sie jetzt in Algier (*Löwe*) vorkommen, die Existenz ermöglichte. Umgekehrt trat später eine Kälteperiode ein, welche in weiten Strecken des europäischen Kontinents polare Lebensbedingungen und damit eine Fauna nördlicher Tiere (*Rehntier*) einführte, von welcher sich wenige Relikten in der Gletscherregion des Hochgebirges bis in die Neuzeit erhalten haben (*Alpenhase*). Hand in Hand mit den geologischen Veränderungen gingen Veränderungen in der Tierwelt vor sich, indem unter dem Wechsel der Existenzbedingungen vorhandene Arten ausstarben oder vielleicht auch durch allmähliche Umbildung neue Arten lieferten. So gestaltet sich die Tiergeographie zu einem äußerst verwickelten Problem, dessen Lösung eine umfassende Reihe von Vorarbeiten voraussetzt. Wir müssen genau wissen, wie sich die Zusammenhänge des Festlandes und die Klimaverteilung besonders in den letzten Erdperioden verändert haben; wir müssen ferner erforscht haben, nicht nur wie sich jetzt die Tiere über die Erdoberfläche verteilen, sondern auch wie sie in früheren Zeiten verteilt gewesen sind. Endlich müssen zuvor Anatomie und Entwicklungsgeschichte in ganz detaillierter Weise uns die Verwandtschaftsbeziehungen der Tiere klar gelegt haben.

Bis zur Lösung der hier kurz skizzierten Aufgabe ist es ein außerordentlich weiter Weg; was bisher erforscht wurde, kann nur die Bedeutung einer vorläufigen Prüfung haben, daß die Zoologie mit ihren herrschenden Anschauungen über die Umformung der Tiere und der Erde auf dem richtigen Wege ist. Ein Prüfstein für die Richtigkeit dieser Anschauungen würde es sein, wenn sich feststellen ließe, daß die faunistische Ähnlichkeit zweier Länderstrecken in erster Linie davon abhängt, wie lange sie miteinander in enger Verbindung und infolgedessen auch im Austausch der sie bewohnenden Tiere gestanden haben. Zwei Länder, welche in frühen Perioden der Erdgeschichte voneinander getrennt wurden, müssen rücksichtlich ihrer Tiere einander fremder sein, als Länder, welche jetzt noch zusammenhängen oder sich erst jüngst voneinander getrennt haben. In dieser Hinsicht ist es sehr bezeichnend, daß, wenn man sich auf der nördlichen Hemisphäre in gleicher Klimazone um die Erde bewegt, man

selbst in sehr weit entfernten Ländern eine außerordentlich ähnliche Fauna findet, unter dem Äquator dagegen und auf der südlichen Hemisphäre unter denselben Bedingungen ganz gewaltigen Unterschieden begegnet. Das erklärt sich daraus, daß die Ländermassen auf der nördlichen Hemisphäre wie jetzt, so zu allen Perioden der Erdgeschichte im engsten Zusammenhang gestanden haben, während die nach Süden ausstrahlenden Teile der Kontinente — abgesehen vielleicht von hypothetischen vorübergehenden Verbindungen zwischen Südamerika einerseits und Afrika resp. Australien andererseits — während des größten Teils der Erdgeschichte getrennt waren.

Bei der näheren Durchführung der erörterten Gesichtspunkte haben die Tiergeographen versucht, große Faunengebiete der Erde, Tierprovinzen oder Regionen zu unterscheiden und innerhalb dieser wieder Abteilungen von geringerer Bedeutung, die Subregionen. Man hat diese Provinzen vorwiegend auf die Verbreitungsweise der *Säugetiere*, weniger auf die der *Vögel* und übrigen Tiere begründet. Denn die Verbreitungsweise der Säugetiere wird hauptsächlich von denjenigen Veränderungen der Erdoberfläche bestimmt, welche sich geologisch am besten kontrollieren lassen und am meisten Interesse besitzen. Der Mehrzahl der Säugetiere setzen bedeutende Hebungen und Senkungen der Erdoberfläche unüberwindliche Schranken entgegen, Hebungen, wenn sie zur Bildung gewaltiger vergletschter Gebirgskämme führen, Senkungen, wenn in ihrem Gefolge Meeresarme entstehen, welche, wenn auch vielleicht nur schmale, so doch für die meisten Säugetiere unüberschreitbare Wasserstrecken zwischen zwei bisher zusammenhängende Länder einschieben. Vögel und gut fliegende Insekten werden von allen solchen Veränderungen der Erdoberfläche zwar auch betroffen, aber nicht in gleichem Maß wie die Säugetiere; sie können ihrer Mehrzahl nach Meeresarme und Gebirgsketten überfliegen, wie es denn Vögel gibt, die sogar weite Meeresstrecken, wie den Atlantischen Ozean, passieren.

Von den bisher aufgestellten tiergeographischen Systemen hat am meisten Anklang die von Scater und Wallace vorgeschlagene Einteilung gefunden. Die englischen Gelehrten unterscheiden folgende sechs Hauptregionen: 1. die paläarktische, welche ganz Europa, den Norden Afrikas bis zur Sahara und das nördliche Asien bis zum Himalaja umfaßt; 2. die äthiopische, das gesamte, südlich der Sahara gelegene Afrika; 3. die orientalische, zu der Vorder- und Hinterindien, das südliche China und die westlichen malaiischen Inseln gehören; 4. und 5. die nearktische und neotropische Region, welche den amerikanischen Kontinent ausmachen und durch eine Linie, welche ungefähr in der Gegend des Nordrandes von Mexiko zu ziehen ist, getrennt werden; 6. die australische, zu der man außer Australien die großen und kleinen Inseln des Stillen Ozeans und die malaiischen Inseln östlich von Celebes und Lombok rechnet.

1. Die australische Region ist von den übrigen Regionen am schärfsten unterschieden und wird daher von vielen Tiergeographen als ein Hauptreich mit dem Namen „*Notogaea*“ bezeichnet. Ihre geographisch isolierte Lage, vereint mit dem Umstand, daß die jetzt noch vorhandene Trennung von den übrigen Ländermassen schon seit langem (wahrscheinlich seit Anfang der Tertiärzeit) besteht, ist Ursache gewesen, daß zwar die älteren Säugetiere, die *Beuteltiere* und *Monotremen*, in ihr Gebiet haben eindringen, die später und höher entwickelten *placentalen Säugetiere* dagegen ihnen nicht folgen können. Während die *Beuteltiere*, welche in der Sekundärzeit auch die nördliche Hemisphäre bewohnten, in dieser während

der Tertiärzeit von den placentalen Säugetieren verdrängt wurden, konnten sie in Australien sich weiter entwickeln. Australien mit den angrenzenden Inseln ist somit das Land der *Beuteltiere*, welche sich außerdem nur noch in Südamerika (*Caenolestes*, *Didelphiden*), letztere durch das *Opossum* auch in Nordamerika vertreten) erhalten haben. Dagegen fehlten in Australien, als es von Europäern entdeckt wurde, die *Placentaltier* mit Ausnahme der durch Wasser in ihrer Verbreitung nicht gehemmten *Cetomorphen*, *Pinnipedia* und *Fledermäuse* und der durch schwimmendes Holz leicht verschleppt werdenden *Muriden*. Zwei größere Säugetiere, *Sus papuensis* Neuguineas und der wilde Hund Australiens, *Canis dingo*, sind wohl in Begleitung des Menschen eingedrungen, was für den *Dingo* noch immer das Wahrscheinlichste ist, trotzdem man seine Reste schon im Pleistocän gemeinsam mit den Riesenbeutlern dieser Zeit gefunden hat. Weitere Eigentümlichkeiten der australischen Region sind die Eier legenden Säugetiere *Echidna*, *Proechidna* und *Ornithorhynchus* (*Monotremen*), die besonders auf Neuguinea entwickelten *Paradiesvögel*, die *Casnare* und der neuholländische *Strauß*.

Daß auf den der australischen Region angehörigen, isolierten Inselgruppen der Südsee (Polynisien) sich viele faunistische Besonderheiten entwickelt haben, ist begreiflich; ebenso ist es begreiflich, daß zwischen den der orientalischen Provinz angehörigen und den faunistisch Australien nahestehenden Inseln des malaiischen Archipels nicht die scharfe Grenze besteht, die man früher als Wallace'sche Linie bezeichnet hat, daß sich vielmehr hier eine Inselzone erstreckt, innerhalb deren ein Austausch der Faunengebiete sich vollzogen hat (Eindringen von *Beuteltieren* in Celebes, von *Placentaliern* nach den Molukken). Dagegen verdient besondere Beachtung die Sonderstellung Neu-Seelands und der anschließenden Inseln. Dieses Gebiet unterscheidet sich von Australien durch eine große Zahl eigentümlicher Vögel (*Apteryx*, die ausgestorbenen *Dimorphiden*), *Reptilien* (die altertümliche *Hatteria*) und *Mollusken*. Wenn wir die tiergeographisch unwichtigen *Fledermäuse* und *Muriden* außer acht lassen, fehlen auch altansässige Säugetiere (keine Beuteltiere!).

2. Nächst Australien ist die neotropische Provinz (Südamerika + Zentralamerika) am schärfsten charakterisiert. Auch ihr wird der Rang eines besonderen Hauptreichs „*Neogaea*“ angewiesen, namentlich mit Rücksicht auf ihre geologische Vergangenheit, welche erkennen läßt, daß die *Neogaea* in der Kreideperiode und der ersten Hälfte der Tertiärzeit von Nordamerika durch Meer getrennt war und eine besondere Tierfauna (z. B. riesige *Edentaten*, keine *Raubtiere*) entwickelt hatte. Wenn auch die unterscheidenden Merkmale sich gegen Ende der Tertiärzeit durch Eindringen von Norden kommender *Raubtiere* und *Huftiere*, andererseits durch Vorrücken von *Edentaten* (*Gürteltiere*), *Didelphiden* (Beuteleratten), *Kolibris* usw. nach Norden etwas verwischt haben, so ist doch der ganz eigenartige faunistische Charakter auch jetzt noch unverkennbar. Die *Neogaea* beherbergt die *breitnasigen Affen*, während die *schmalnasigen Affen* der alten Welt angehören; sie besitzt charakteristische *Edentaten* in den *Gürteltieren*, *Faultieren*, *Ameisenbären*, ferner eigentümliche Beuteltiere, *Didelphiden*, und die den *Diprotodontien* Australiens nahestehende Gattung *Caenolestes*, von Vögeln die *Kolibris*, *Tukane*, *Aras*, *Hokos*, die merkwürdigen *Cotingiden*, *Tanagriden*, *Tinamiden* und *Palamedeiden*, die *Rhea americana* usw. Auffallend ist das fast gänzliche Fehlen der *Insektivoren* und die ansehnliche Entwicklung mancher Nager (*Caviden*, *Dasyproctiden*, *Chinchilliden*).

Die vier übrigen Regionen hängen geographisch jetzt noch eng zusammen und sind auch in ihrer Tierwelt einander ähnlich, so daß man sie

zu einem dritten Hauptreich „*Arctogaea*“ vereinigen kann. Gemeinsame Charaktere sind gänzlicher Mangel der *Beuteltiere* (mit Ausnahme des in Nordamerika vertretenen *Opossums*) und *Monotremen*, der *Platyrrhinen*, starke Entwicklung der *Insektivoren* etc. Besonders sind die nördlichen Teile dieser Ländermassen in Sekundär- und Tertiärzeit in engeren Verband und Austausch der Tierwelten getreten, was durch die Ausdehnung warmen Klimas bis in den hohen Norden noch erleichtert wurde. Daher werden von den meisten Tiergeographen die nearktische und paläarktische Provinz zur holarktischen vereinigt. Berücksichtigt man die derzeitige Tierverteilung, so scheint immerhin die Trennung beider Regionen den Verhältnissen besser zu entsprechen.

3. Die nearktische Region hat besonders drei Säugetierfamilien eigentümlich, die *Gabelgansen*, die *Taschenratten* und die *Haplodonten*, aus der Klasse der *Amphibien* die *Sireniden* und *Amphiumiden*. Bemerkenswert ist das Fehlen von Reh, Dachs, Wildschwein, aller echten Mäuse. Von der am nächsten verwandten paläarktischen Region ist sie außerdem noch unterschieden durch das Vorkommen eingewanderter neotropischer Formen, wie der *Beuterratten*, *Kolibris* etc.

4. Die paläarktische Region ist ein Gebiet, welches sich über den größten Teil der Erde erstreckt und dabei an viele andere Tierprovinzen angrenzt. Daher ergeben sich einerseits wichtige, durch Klima und weite Entfernung bedingte Unterschiede innerhalb des Gebiets, andererseits erklärt sich daraus, daß die paläarktische Region keine Familien ausschließlich für sich besitzt. Familien, welche wenigstens vorwiegend hier ihre Entwicklung gefunden haben, sind die *Hirsche*, *Rinder*, *Ziegen*, *Schaf-Arten* und *Kamele*, besonders hervorstechende Gattungen die *Gemsen*, *Moschustiere*, die *Siebenschläfer*, *Dachse* und *Pfeifhasen*.

5. Die äthiopische Region hat viele Familien für sich allein, unter denen die *Flußpferde* und *Giraffen*, die *Kapschweine* und, wenn wir Madagaskar zur Region hinzuziehen, die *Fingertiere* die charakteristischsten sind. Dazu kommt der große Reichtum an *Antilopen* und *Zebra-Arten*, das Auftreten von *Schimpanse* und *Gorilla* und der neu entdeckten *Oecapia*. Ebenso bemerkenswert ist das gänzliche Fehlen äußerst auffallender Familien und Gattungen, wie der *Bären*, *Maulwürfe*, *Hirsche*, *Tapire*, der echten *Schweine* (*Sus*), soweit sie nicht domestiziert und eingeführt sind. Innerhalb der Region nimmt die Insel Madagaskar eine höchst merkwürdige Stellung ein. Die Insel ist das Land der *Halbaffen* und *Insektenfresser*; namentlich ist kein Land so reich an Halbaffen, von denen die Mehrzahl der Gattungen ausschließlich in Madagaskar lebt. Dagegen fehlen die großen *Raubtiere*, die *Katzen*, *Hyänen*, *Hunde* und die allerdings auch in Afrika nicht vertretenen *Bären*, sämtliche *Antilopen*, *Elefanten* und *Rhinoceros-Arten*, *echten Affen*. Da sich somit Madagaskar ganz erheblich von Afrika unterscheidet, trennen viele Zoologen die Insel von der äthiopischen Region ab; manche wollen ihr sogar den Rang einer selbständigen Hauptregion geben.

6. Die orientalische Region enthält nächst Madagaskar die meisten *Halbaffen*, unter denen die *Tarsiden* ausschließlich orientalisches sind. Auffällige Vertreter der Provinz sind außerdem die *Galeopitheciden*, die *Gibbons* und *Orang Utangs*, der *Moschushirsch* (*Tragulus javanicus*), zahlreiche Familien und Gattungen von Vögeln.

In der Neuzeit gewinnt die Anschauung immer mehr an Boden, daß man außer den besprochenen sechs Tierprovinzen noch zwei weitere zirkumpolare aufstellen müsse, die arktische und antarktische. Beide be-

sitzen eine aus wenigen Arten, aber zahlreichen Individuen bestehende Tierwelt, aus welcher für die nördliche oder arktische Region die *Alken*, *Eisbären*, *Renntiere*, *Eisfüchse*, für die antarktische die *Pinguine* sowie der gänzliche Mangel landbewohnender Säugetiere besonders charakteristisch sind.

Zur Tiergeographie gehört ferner **die Verbreitung der Tiere im Meer und im süßen Wasser**. Da die meisten Meere im Zusammenhang stehen, so sind faunistische Regionen in der Schärfe wie bei der Landfauna nicht zu erkennen; erhebliche Unterschiede sind nur da vorhanden, wo zwei Ozeane durch Kontinente getrennt werden, welche weit nach Norden und Süden vorragen; erhebliche Unterschiede bestehen z. B. zwischen dem Roten Meer und dem geographisch benachbarten Mittelmeer, zwischen Ost- und Westküste von Nordamerika, selbst da, wo sie nur durch die schmale Landenge von Panama getrennt werden. Ferner werden große Unterschiede wahrnehmbar, wenn zwei Meeresströmungen von ganz verschiedener Temperatur aufeinander stoßen.

Viel auffälliger sind bei der Meeresfauna gewisse Unterschiede, welche durch die Abänderung der Lebensbedingungen in den einzelnen Meerestiefen herbeigeführt werden. Man kann eine Tiefseefauna, eine Küstenfauna und eine pelagische Fauna aufstellen. Die Küstenfauna umfaßt die Tiere, welche teils festsitzend, teils frei beweglich die pflanzenbewachsenen felsigen oder sandigen Ufer bis einige hundert Meter tief besiedeln. Die Tiefseefauna schwimmt, kriecht oder ist festgewachsen auf dem Boden der 1000 bis 9000 m tiefen Abgründe der Ozeane (die größte bisher gemessene Tiefe beträgt 9430 m); sie unterscheidet sich von der Küstenfauna zum Teil durch ihren altertümlichen Charakter, indem hier vielfach Gattungen und ganze Tierabteilungen fortleben, welche man lange Zeit vorwiegend aus früheren Erdperioden kannte, wie die *Heractinelliden*, *Criuroideen*, gewisse *Seesterne* und *Seeigel* etc.

Unter pelagischer Tierwelt versteht man das, was frei im Wasser schwebt, das „Plankton“; viele *Cölenteraten* (*Medusen* und *Ctenophoren*), ganze Abteilungen der *Protozoen*, wie die *Radiolarien*, mancherlei *Krebse* und *Krebsslaven*, von den *Mollusken* die *Heteropoden* und *Pteropoden* gehören hierher. Diese Tiere leben entweder an der Oberfläche des Meeres oder frei schwebend in geringeren und größeren Tiefen bis zu 8000 m und darunter. Zumeist sind sie gallertig weich und von glasartiger Durchsichtigkeit, was wohl als sympathische Färbung und Anpassung an die durchsichtige Klarheit des Meerwassers betrachtet werden muß. Das Plankton der großen Meerestiefen etwa bis 800 m hinaufreichend bildet im allgemeinen eine Fauna für sich, ausgezeichnet durch die rotbraunen Farbtöne, welche auch unter der Bodenfauna weit verbreitet sind.

Im Süßwasser muß man zwei Gruppen von Tieren auseinanderhalten, von denen die eine mehr die höher organisierten Formen, die *Fische*, *Mollusken* und höheren *Krebse*, die andere mehr die niedere Lebewelt umfaßt. Die Verbreitungsweise der ersteren wird vorwiegend von den Momenten bestimmt, welche auch bei der Scheidung der Landbewohner wirksam sind; sie ist daher für alle tiergeographischen Fragen von großer Bedeutung; doch ist hierbei zu beachten, daß noch jetzt manche Fische zur Zeit des Laichens aus dem Meer in die Flüsse (*Lachs*, *Maifisch*) oder umgekehrt aus den Flüssen ins Meer (*Aal*) übertreten, daß also das Meer für Fische nicht die scharfe Scheidung bildet wie für Landbewohner. Die Verbreitungsweise der zweiten Gruppe von Süßwassertieren ist dagegen eine im großen und ganzen kosmopolitische. Die meisten *Infusorien* und *Rhizopoden*, *Branchiopoden* und *Copepoden*, *Süßwasserpolyphen*, welche bei uns in

Deutschland vorkommen, scheinen nahezu über die ganze Erde verbreitet zu sein. Das hängt damit zusammen, daß alle diese Tiere Ruhezustände besitzen, hartschalige Eier oder ganze eingekapselte Tiere, welche das Eintrocknen vertragen und wie Staub vom Winde verweht oder mit Schlamm von Wasservögeln vertragen werden können, um von neuem in das Wasser gelangt, ihre volle Entwicklungsfähigkeit zu betätigen.

VI. Zeitliche Verbreitung der Tiere.

Die Beschaffenheit und Verbreitungsweise der Tiere in früheren Perioden der Erdgeschichte zu schildern, ist die Aufgabe einer besonderen Wissenschaft, der Paläontologie und Paläozoologie. Da es aber besonders bei *Wirbeltieren* zum Verständnis der lebenden Formen nötig ist, paläontologische Ergebnisse heranzuziehen, so möge hier eine Übersicht über den geologischen Aufbau der Erde mit einer kurzen zoologischen Charakteristik der einzelnen Perioden Platz finden.

I. Archaische (präcambrische) Zeit.

Aus dieser Periode sind außer Radiolarien noch keine mit Sicherheit systematisch bestimmbar Organismen nachgewiesen. Die tierische Natur des früher zu den *Rhizopoden* gestellten, den Laurentischen Schichten angehörigen *Eozoon canadense* ist mindestens strittig.

II. Paläozoische Zeit: 1. Cambrium. 3. Devon. 5. Perm. 2. Silur. 4. Carbon.

Die ältesten paläozoischen Schichten, die cambrischen, enthalten nur Reste von Wirbellosen: *Kieselschwämme*, die rätselhaften *Graptolithen*, *Trilobiten*, *Brachiopoden*, *Cystoideen*, *Nautiloideen*, *Schnecken*, einige *Muscheln* und *Gigantostroken*. *Trilobiten*, *Cystoideen*, *Gigantostroken* und die im Silur auftretenden *Blastoideen* und *Tetracorallien* erreichen in der paläozoischen Zeit ihren Höhepunkt und sterben gänzlich aus. Im Silur beginnen die Fische und erreichen schon im Devon eine große Mannigfaltigkeit. Im Carbon beginnen die *Amphibien* und *Reptilien*.

III. Mesozoische Zeit: 1. Trias. 2. Jura. 3. Kreide.

Das mesozoische Zeitalter bezeichnet die Blüte der *Reptilien*, die durch viele abenteuerliche und riesige, zumeist schon in der Kreide aussterbende Formen vertreten sind. Ferner treten in der Trias die ersten *Säugetiere*, im Jura die *Vögel* auf. Unter den Wirbellosen erreichen die im Devon zuerst auftretenden *Ammoniten* ihren Höhepunkt und ihr Ende.

IV. Cänozoische Zeit: a) Tertiär. 1. Eocän. 3. Miocän. 2. Oligocän. 4. Pliocän. b) Quartär. 5. Pleistocän (Periode der Eiszeiten, Diluvium). 6. Neuzeit (Alluvium).

Im Laufe des Tertiärs haben sich die jetzt lebenden Ordnungen der *Säugetiere* und *Vögel* entwickelt, unter ihnen wahrscheinlich auch der *Mensch*, dessen Spuren mit Sicherheit in das Pleistocän haben verfolgt werden können.

Spezielle Zoologie.

Seitdem die Anschauungen der vergleichenden Anatomie und der Deszendenztheorie Einfluß auf die systematische Zoologie gewonnen haben, erblickt man im System der Tiere nicht nur ein Mittel, das Bestimmen der Arten zu ermöglichen, sondern stellt ihm weiter die Aufgabe, die verwandtschaftlichen Beziehungen, in denen die größeren und kleineren Gruppen zueinander stehen, zum Ausdruck zu bringen. Die Lösung dieser Aufgabe setzt eine genaue vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Kenntniss und ein hierauf sich gründendes volles Verständnis der Tierformen voraus. Wir sind von letzterem noch weit entfernt, auf einigen Gebieten der Zoologie weniger weit als auf anderen, und demgemäß sind auch die systematischen Bemühungen nicht überall gleichweit gediehen. Als naturgemäß gebildete Stämme des Tierreichs werden allgemein anerkannt: 1. die *Wirbeltiere*, 2. die *Weichtiere* (nach Ausschluß der *Brachiopoden*), 3. die *Gliederfüßler*, 4. die *Stachelhäuter*, 5. die *Cölenteraten* (nach Ausschluß der *Schwämme*), 6. die *Urtiere*. Dagegen ist es strittig, wie man sich dem von v. Siebold aufgestellten und von Leuckart enger begrenzten Stamm der *Würmer* und einigen kleineren Gruppen (*Brachiopoden*, *Bryozoen*, *Tunicaten*) gegenüber verhalten soll. Im allgemeinen besteht die Neigung, die *Würmer* mindestens in drei Stämme aufzulösen (*Platt-*, *Rund-* und *Ringelwürmer*) und auch aus den *Brachiopoden*, *Bryozoen* und *Tunicaten* besondere Stämme zu bilden. Bei einem solchen Verfahren werden nun formenarme und für die Betrachtung des Tierreichs minder wichtige Gruppen mit den großen, unendlich mannigfaltiger gebauten Stämmen der *Wirbeltiere*, *Gliederfüßler* und *Weichtiere* auf gleiche Stufe gestellt und gewinnen so, namentlich im Auge des Anfängers, eine ihnen in keiner Weise zukommende Bedeutung. Daher soll in diesem Lehrbuch der Stamm der *Würmer* beibehalten und sollen die *Brachiopoden*, *Bryozoen* und *Tunicaten* im Anschluß an ihn besprochen werden, um so mehr, als es noch gar nicht ausgemacht ist, ob nicht die im Namen schon ausgedrückte Formenähnlichkeit der verschiedenen Wurmklassen auf einer engeren Blutsverwandtschaft beruht. Von den sieben Stämmen, welche sich ergeben, wenn man den Würmerstamm beibehält, haben weiterhin die *Cölenteraten*, *Würmer*, *Stachelhäuter*, *Weichtiere*, *Gliederfüßler* und *Wirbeltiere* viel Gemeinsames, wodurch sie sich vom Stamm der *Urtiere* unterscheiden: sie sollen daher unter dem Namen *Metazoen* zusammengefaßt werden.

I. Stamm.

Protozoen oder Urtiere.

Die *Protozoen* oder *Urtiere* sind durchschnittlich von geringer Körpergröße; die meisten von ihnen können eben noch von einem scharf beobachtenden Auge als kleine Punkte wahrgenommen werden; viele sind sogar so klein, daß zu ihrer Auffindung das unbewaffnete Auge nicht ausreicht und die Benutzung des Mikroskops notwendig wird; freilich gibt es auch Formen, welche einen Durchmesser von mehreren Millimetern oder gar Zentimetern erreichen, was namentlich dann zutrifft, wenn Hunderte von Individuen zu einer Kolonie vereinigt sind.

Größe der Protozoen.

Die geringe Körpergröße der *Protozoen* ist eine notwendige Folge davon, daß sie nur aus einer einzigen Zelle bestehen. Sie sind Klümpchen jener eigentümlichen Substanz, welche man früher Sarcode genannt hat, der man aber jetzt den Namen Protoplasma gibt, weil sie in ihren Lebenserscheinungen mit dem Protoplasma der tierischen und pflanzlichen Zellen im wesentlichen übereinstimmt. Zum Protoplasma kommen als ein weiteres Zellattribut ein oder mehrere Kerne hinzu. Mit der Einzelligkeit hängt es ferner zusammen, daß den *Protozoen* echte Gewebe und echte Organe fehlen; sie haben keinen Darm, kein Nervensystem, keine Geschlechtsorgane etc.; die fundamentalen Funktionen der Ernährung, Empfindung, Bewegung und Fortpflanzung werden vom Protoplasma geleistet.

Bau.

Bei der Ernährung, sofern sie nicht durch gelöste Stoffe erfolgt, gelangen Fremdkörper in das Protoplasma hinein und werden von demselben verdaut; meist liegen sie während der Verdauung in besonderen Flüssigkeitsansammlungen (Fig. 148, 120 u. f. Na), den Nahrungsvakuolen, seltener unmittelbar in der Körpersubstanz selbst. Alles Unverdauliche wird nach einiger Zeit wieder ausgestoßen. Die Aufnahme und Entleerung der Fremdkörper kann bei den nackten *Protozoen* an jedem Punkt der Körperoberfläche erfolgen. Wenn aber die Oberfläche undurchgängig wird, indem sie zu einer „Pellicula“ erhärtet oder eine feine Hülle „Cuticula“ ausscheidet, entwickeln sich besondere Öffnungen, welche man nach Analogie mit den vielzelligen Tieren Mund und After, prägnanter Zellenmund, „Cytostom“, und Zellenafter, „Cytopyge“, nennt. Der Zellenmund kann sogar in einen frei in das Protoplasma mündenden Kanal führen, eine Art Ösophagus oder Cytopharynx.

Ernährung.

Auch sonst können innerhalb der Protozoenzelle Einrichtungen entstehen, welche an die Organe höherer Tiere erinnern und daher Zellorgane heißen. Wenn auch gewöhnlich das Protoplasma mit seinen Anhängen, den Pseudopodien, Geißeln und Flimmern, zur Fortbewegung ausreicht, so gibt es doch *Protozoen*, welche echte Muskelfibrillen erzeugen, wie die *Vorticellinen*, *Stentoren* und viele andere *Ciliaten*. Die Reizbarkeit der Protozoen gegen Licht wird in manchen Fällen gesteigert, indem sich ein Augenfleck entwickelt, eine umschriebene Pigmentanhäufung, in welcher sogar eine Linse vorhanden sein kann. Zu den verbreitetsten Zellorganen gehören endlich die kontraktile Vakuolen (Fig. 116 u. f. cc.), Gebilde, welche bei den Süßwasserprotozoen nur selten fehlen, bei den Meeresbewohnern dagegen meistens vermißt werden und sich von den schon erwähnten Nahrungsvakuolen in drei-

Bewegung.

Kontraktile Vakuole.

facher Weise unterscheiden. Erstens nehmen sie im Körper des Tieres eine bestimmte Lagerung ein, zweitens ist ihre Zahl für die meisten Arten annähernd konstant, drittens besitzen sie äußerst charakteristische Lebenserscheinungen. Ihre Wandungen kontrahieren sich und entleeren den flüssigen Inhalt (manchmal durch einen besonderen Ausführgang) nach außen. Ist infolge der Entleerung die Vakuole vollkommen verschwunden, so entsteht sie nach einiger Zeit von neuem, indem sie sich mit Flüssigkeit aus dem umgebenden Protoplasma füllt. Durch diese Funktionsweise erinnern die kontraktile Vakuolen an die Nieren der *Würmer*, die später zu besprechenden Wassergefäße; wahrscheinlich entleeren sie auch schädliche, im Körper durch die Lebensprozesse entstandene gelöste Stoffe, wahrscheinlich auch Kohlensäure.

Das Vorkommen so mannigfacher an Organe und Gewebe erinnernder Differenzierungen kann dem Körper der *Protozoen* ein kompliziertes Aussehen und ein so hohes Maß von Leistungsfähigkeit verleihen, daß man lange Zeit Bedenken trug, das alles einer einzigen Zelle zuzutrauen. Doch wäre es falsch, deswegen Zweifel an der Einzelligkeit der *Protozoen* zu erheben. Denn mit dem Begriff der Zelle ist es sehr wohl vereinbar, daß sie ihre bildnerische Tätigkeit nach vielen Richtungen hin gleichzeitig entfaltet, daß sie gleichzeitig eine Art Darm, Muskelfasern, Sinnesapparate, Skelettstücke usw. erzeugt, wenn sie auch im Organismus der vielzelligen Tiere meist nur ein bestimmtes Bildungsprodukt (die Muskelzelle kontraktile Substanz, die Drüsenzelle Sekrete) liefert.

Die Lebenserscheinungen der Protozoen gehen vom Protoplasma aus, stehen aber auch zum Kern in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnis. Zerschneidet man ein *Infusor* oder eine *Amöbe* in ein kernhaltiges und ein kernloses Stück, so ist nur das erstere dauernd lebensfähig. Das kernlose Stück verliert sofort die Fähigkeit zu assimilieren, zu wachsen und die bei der Operation verloren gegangenen Teile zu regenerieren; es kann dagegen sich noch eine Zeitlang bewegen und vermag auch auf Reize zu reagieren. Reizbarkeit und Kontraktilität dauern offenbar so lange an, als die unter dem Einfluß des Kerns gebildete zu ihnen nötige Organisation vorhanden ist. Ist dieselbe verbraucht, so hören auch diese letzten Lebensäußerungen auf und tritt der Tod ein. Man kann somit sagen, daß der Chemismus der Zelle der Mitwirkung des Kerns bedarf.

Auch bei der Fortpflanzung ist der Kern beteiligt. Die primitivste Art der Fortpflanzung ist die Zweiteilung (Fig. 119, 153, 154); seltener ist Knospung, deren Charakter am deutlichsten ist, wenn von einem Muttertier gleichzeitig viele Knospen gebildet werden (Fig. 22). Die Teilung des Kerns erfolgt auf sehr verschiedene Weise; er kann wie der Zellkörper durch eine Furche durchschnürt werden ohne erhebliche Strukturveränderungen zu erfahren (Amitose); er kann aber auch die komplizierten Vorgänge der Mitose (Bildung von Spindelfasern und Chromosomen) dabei erkennen lassen. In nicht wenigen Fällen treten sogar besondere Teilungsorgane, Centrosomen, auf, so daß man bei Protozoen alle Übergänge zwischen direkter und äußerst komplizierter indirekter Kernteilung beobachten kann.

Sehr häufig vermehren sich die Kerne, ohne daß es zur Teilung des Protoplasmas kommt; es können so große Protoplasmakörper mit Hunderten oder Tausenden von Kernen (Fig. 120, 123) entstehen (vielkernige Zellen, Syncytien); oder es wachsen Kern und Protoplasma

beide ohne Teilung zu außergewöhnlicher Größe heran. In beiden Fällen tritt nach einiger Zeit simultane Teilung in viele Hunderte oder Tausende von Fortpflanzungskörpern ein, im ersteren Fall, indem das Protoplasma nach der Zahl der vorhandenen Kerne abgeteilt wird, im zweiten Fall, nachdem zuvor aus dem großen Mutterkern sich eine Generation zahlloser Tochterkerne entwickelt hat. Viele Protozoen teilen sich im freien Zustand während sie herumkriechen oder schwimmen, andere encystieren sich zuvor, d. h. sie nehmen Kugelgestalt an und scheiden eine schützende Membran aus.

Bei den Protozoen begegnet man außerdem Verschmelzungen, welche an die Befruchtungsprozesse der vielzelligen Tiere und Pflanzen, die Verschmelzungen der Geschlechtszellen, erinnern. Zum Teil gestatten dieselben keine nähere Vergleichung mit der Befruchtung der Metazoen, indem nur die Plasmaleiber sich vereinigen (Plasmogamie vieler *Rhizopoden*), die zum Wesen der Befruchtung unerläßliche Kernverschmelzung (Karyogamie) dagegen unterbleibt. Bei einem anderen Teil kommt es jedoch zu einer Kernverschmelzung (Bildung eines „Synkaryon“). In den genauer untersuchten Fällen hat man sogar der Kernverschmelzung vorausgehende, der Richtungskörperbildung im Ei vergleichbare Prozesse beobachtet, insofern in jedem der beiden konjugierenden Individuen der Kern sich zweimal teilt, von den Teilprodukten jedoch nur eines, der für die Karyogamie bestimmte Kern, erhalten bleibt, während die anderen Kerne (Richtungskörper) zugrunde gehen.

Die echten Fälle von typischer Befruchtung lassen eine große Mannigfaltigkeit zu. Die sich vereinigenden Tiere können untereinander gleich groß (Isogameten) sein (die meisten *Infusorien*, manche *Rhizopoden*), oder es hat sich ein Größenunterschied (sexueller Dimorphismus) entwickelt, indem kleine und infolgedessen lebhafter bewegliche „männliche“ Tiere (Mikrogameten, Zoosporen) die größeren unbeweglichen oder schwach beweglichen Tiere (Makrogameten, Oosporen) befruchten (*Vorticellinen*, die meisten *Sporozoen* und *Flagellaten*), d. h. mit ihnen zu einer „Zygote“ dauernd verschmelzen (Kopulation). Bildung einer „Zygote“ kann auch durch dauernde Vereinigung von Isogameten bewirkt werden. Doch ist bei Isogameten auch die Möglichkeit gegeben, daß die Vereinigung nur eine vorübergehende ist (Konjugation) und nur so lange dauert, als notwendig ist, um eine gekreuzte Befruchtung zu ermöglichen. Bei der Konjugation befruchtet der Gamet a den Gameten b und wird seinerseits von letzterem befruchtet, worauf beide auseinandergehen. Eine höchst auffallende Erscheinung ist schließlich die gar nicht seltene „Autogamie“. Bei derselben teilt sich ein Muttertier in zwei Tochtertiere; diese bilden Richtungskörper und verschmelzen, nachdem sie so herangereift sind, sofort zu einer Zygote, der denkbar höchste Grad von Inzucht (Fig. 122).

Noch vor 30 Jahren konnte man es als einen allgemeinen Satz aufstellen, daß die *Protozoen* im Gegensatz zu den *Metazoen* keine „geschlechtliche Fortpflanzung“ besäßen. Inzwischen haben sich die Beobachtungen über Befruchtungsvorgänge bei *Protozoen* der verschiedensten Klassen, selbst bei den niedersten Formen, den *Rhizopoden*, so außerordentlich vermehrt, daß man Ursache hat, anzunehmen, daß die Befruchtung allen *Protozoen* zukommt, wenn vielleicht auch die Seltenheit ihres Auf-

tretens bei vielen Arten den Nachweis erschwert. Vielleicht ist auch bei manchen Gruppen die Befruchtung (ähnlich der Apogamie der Pflanzen) durch Rückbildung geschwunden. Immerhin bleiben noch gewisse interessante Unterschiede zu den Metazoen bestehen. Die *Protozoen* haben keine besonderen Sexualzellen, keine Eier oder Spermatozoen. Vielmehr funktioniert ihr ganzer Körper als Sexualzelle. Ferner sind die Beziehungen der Befruchtung zur Fortpflanzung noch nicht in der für die *Metazoen* charakteristischen Weise geregelt. 1. Es kommt vor, daß sich *Protozoen* vor und nach der Befruchtung in derselben Weise durch Teilung vermehren, nachher vielleicht sogar etwas langsamer als vorher (*Infusorien*). 2. Es kommt vor, daß die Befruchtung die Ernährung und Fortpflanzung zum Stillstand bringt, indem Encystierung eintritt (viele *Rhizopoden* und *Flagellaten*). 3. Ein dritter Fall ist, daß nach der Befruchtung Teilungen erfolgen, welche lebhafter vor sich gehen und einen anderen Charakter tragen (geschlechtliche Vermehrung, besser „metagame Teilungen“, „Sporogonie“), als die vorhergehenden Teilungen (ungeschlechtliche Vermehrung, „Schizogonie“, besser „progame Teilungen“). Man hat dieses Alternieren progame und metagame Teilungen „Generationswechsel“ genannt (die meisten *Sporozoen*, viele *Rhizopoden*). Überblicken wir die Gesamtheit der besprochenen Erscheinungen, so kann man bei den *Protozoen* zwar von Befruchtung, aber nicht von geschlechtlicher Fortpflanzung reden. Wie ich schon früher hervorhob, sind diese Tatsachen von großer Bedeutung für die Beurteilung des Wesens der Befruchtung, da sie zeigen, daß die Befruchtung nicht immer den Zweck hat, Entwicklungsprozesse anzuregen und so die Bildung eines neuen Individuums einzuleiten, sondern daß sie dem Organismus noch weitere Aufgaben zu leisten hat, daß diese zunächst noch unklaren Aufgaben die wichtigeren, weil ursprünglicheren und allgemein verbreiteten sind (S. 147). — In einigen Fällen hat man Reorganisationen des Kernapparates, wie sie nach der Befruchtung vorkommen, auch ohne diese sich vollziehen sehen. Man hat daher Ursache, bei *Protozoen* Parthenogenesis anzunehmen. Ob diese Erklärung für alle als Parthenogenesis beschriebenen Fälle gilt, kann nur durch weitere Untersuchungen festgestellt werden.

Encystierung.

Als kleine und weiche protoplasmatische Körper sind die *Protozoen* gegen Eintrocknen durch Verdunstung wenig oder gar nicht geschützt und daher auf den Aufenthalt im Wasser angewiesen. Manche Formen, wie *Amoeba terricola*, leben auf dem festen Lande, aber auch diese nur an feuchten Orten. Meer- und Süßwasser, bei letzterem vorwiegend pflanzenreiche stehende Gewässer, wie Teiche und Tümpel, sind die Lieblingsorte der *Protozoen*. Die Süßwasserbewohner sind kosmopolitisch, so daß die Protozoenfaunen der verschiedensten Länder einander äußerst ähnlich sind. Das hängt mit ihren besonderen Lebens-einrichtungen zusammen. Die Süßwasserprotozoen besitzen auch unabhängig von der Fortpflanzung die Fähigkeit sich einzukapseln; im encystierten Zustand überdauern sie die Zeiten ungünstiger Lebensbedingungen, wenn Nahrungsmangel eintritt, wenn das Wasser gefriert oder gar vollkommen verdunstet, so daß sie auf das Trockene geraten. Im encystierten Zustand können *Protozoen* wie Staub durch die Winde zerstreut oder von anderweitigen Tieren, namentlich von Wasservögeln, weithin getragen werden. Daher die eigentümliche Erscheinung, welche einem Teil der *Protozoen* den Namen *Infusorien* oder *Aufgußtierchen* verschafft hat. Wenn man trockene Erde oder trockene Pflanzen, z. B.

Heu, mit Wasser übergießt und diese „Infusion“ oder auch nur ein Glas mit reinem Wasser längere Zeit stehen läßt, so entwickelt sich eine mehr oder minder reiche Protozoenfauna in der Flüssigkeit, weil in sie, sei es durch den vom Luftzug verwehten Staub, sei es gleichzeitig mit der Erde oder den Pflanzenteilen, encystierte Tiere hineingeraten waren, welche durch die Benetzung zu neuem Leben erwachten und die Cystenhülle verließen. Eine Urzeugung, wie man früher annahm, findet hierbei sicherlich nicht statt. Denn wenn man die zur Infusion verwandten Materialien „sterilisiert“ und durch Verschluß der ebenfalls sterilisierten Gläser das Eindringen neuer Keime verhindert, bleiben die Infusionen unbelebt. Man sterilisiert Gläser, Wasser, Heu, Erde etc., indem man sie längere Zeit Temperaturen von 100° C aussetzt. — Eine große Bedeutung besitzen die Protozoen für die Krankheitslehre. In jeder der 4 Klassen findet man zahlreiche Parasiten, die Klasse der Sporozoen besteht sogar ausschließlich aus Parasiten. Viele derselben erzeugen schwere Infektionskrankheiten (Wechselfieber, Rückfalltyphus, Schlafkrankheit etc.), und zwar besonders in wärmeren Klimaten, während im Norden, soweit es sich wenigstens um den Menschen handelt, die Bakterienerkrankungen überwiegen. Manche Protozoenerkrankungen sind „erblich“, d. h., die Eizellen werden vom Parasiten infiziert. Das Gesagte gilt von dem die Pebrinekrankheit der Seidenraupen erzeugenden *Nosema bombycis*, der in *Boophilus bovis* schmarotzenden *Babesia bigemina*, welche im Rind das Texasfieber erzeugt, und anderen.

Geschichtliches. Da die meisten Protozoen mit unbewaffnetem Auge gar nicht oder nur eben als kleine Punkte wahrgenommen werden können, blieben sie jahrhundertlang unbekannt. Im Jahre 1675 wurden sie zum ersten Male in Infusionen durch den Holländer van Leeuwenhoek, den Erfinder des Mikroskops, entdeckt; durch Wrisberg erhielten sie im 18. Jahrhundert den Namen Aufgukhtierchen, „*Animalcula infusoria*“. Erst im vorigen Jahrhundert wurde der zuerst von Goldfuß, aber in viel weiterem Sinne gebrauchte Name „*Protozoen*“ durch von Siebold eingeführt. Der Vorschlag, einen Teil der Protozoen zu einem Zwischenreich zwischen den Tieren und Pflanzen, dem Reich der *Protisten*, zu vereinigen, wurde von Haeckel gemacht, ist aber im Interesse der Übersichtlichkeit des Systems hier nicht befolgt worden.

Bei der Beurteilung des Baues standen sich lange Zeit die Ansichten Dujardins und Ehrenbergs gegenüber. Ehrenberg behauptete mit aller Bestimmtheit, daß die *Protozoen* wie alle übrigen Tiere die wichtigsten Organe, Darm, Nervensystem, Muskulatur, Exkretionsorgane, Geschlechtsorgane besäßen. Dujardin stellte dies alles in Abrede und schrieb den *Protozoen* nur eine einzige homogene Substanz, die „Sarcode“, zu, welche schon genüge, alle Lebenstätigkeiten zu ermöglichen. Dujardins Lehre fand später eine sehr wichtige Ergänzung durch den Satz Siebolds, daß die *Protozoen* einzellige Organismen seien. Lange Zeit über war die Ansicht Ehrenbergs in ihrer ursprünglichen Form oder in mehr oder minder wichtigen Modifikationen die herrschende; für die *Rhizopoden* wurde sie endgültig erst in den 50er Jahren des 19. Jahrhunderts durch Max Schultze und Haeckel beseitigt, für die *Infusorien* noch später durch die Arbeiten Haeckels, Bütschlis, Hertwigs u. a. Die Erkenntnis, daß es einzellige Tiere ohne Organe gibt, welche vollkommen lebensfähig sind, ist eine der wichtigsten Errungenschaften, erstens weil sich dadurch unsere Auffassungen vom tierischen Leben vertieft

haben, zweitens aber weil mit dieser Erkenntnis für die Lehre von der Abstammung der Organismen aus einfachen Urformen das wichtigste Glied der Kette, der Anfang derselben, gefunden wurde.

Systematik. Das verschiedene Aussehen der *Protozoen* hängt von dem Grad der organologischen und histologischen Differenzierung ab. Da diese vorwiegend in den zur Fortbewegung und Ernährung dienenden Einrichtungen zutage tritt, verdienen letztere bei der Einteilung besondere Berücksichtigung. Je nachdem die Fortbewegung und Nahrungsaufnahme durch Pseudopodien, Geißeln oder Wimpern vermittelt wird, erhalten wir die drei Klassen der *Rhizopoden*, *Flagellaten* und *Ciliaten* (*Infusorien* s. str.); dazu kommt die durch Parasitismus in ihrer Ernährung, Fortbewegung und Fortpflanzung beeinflusste Klasse der *Sporozoen*. Unzweifelhaft stehen *Rhizopoden*, *Flagellaten* und *Sporozoen* einander viel näher als den *Ciliaten*; sie werden daher vielfach mit Recht als *Plasmodroma* oder *Cytomorpha* den *Ciliophora* oder *Cytoidea* gegenübergestellt.

I. Klasse.

Rhizopoden, Wurzelfüßler.

An die Spitze der *Protozoen* müssen wir Organismen stellen, bei denen noch keinerlei konstante Einrichtungen zur Fortbewegung und Ernährung getroffen sind, sondern das Körperplasma oder die Sarcode selbst diese Funktionen verrichtet. Mit Rücksicht auf die unmittelbare Verwendung der Sarcode können wir die Tiere Sarcodeorganismen oder *Sarcodina* nennen. Verbreiteter ist der Ausdruck „*Wurzelfüßler*“ oder „*Rhizopoden*“, welcher sich darauf bezieht, daß das Protoplasma wurzelartige Fortsätze aussendet, welche Nahrungsaufnahme und Bewegung vermitteln. Die Fortsätze heißen Scheinfüßchen oder Pseudopodien, da sie zwar wie Füße zur Ortsveränderung dienen, aber von echten Extremitäten sich dadurch unterscheiden, daß sie keine konstanten Zellorgane sind, sondern nach Bedürfnis gebildet und wieder eingezogen werden. Ein Pseudopodium entsteht, wenn nach einer Stelle des Körpers das Protoplasma zusammenströmt und über die Oberfläche als ein Fortsatz hervorfließt. Indem der Fortsatz sich anheftet und den Körper nachzieht oder auch, indem das Protoplasma des Körpers nachströmt, findet eine langsame Ortsbewegung statt. Dabei schwindet der Fortsatz, indem er wieder in den Körper aufgenommen wird, und es bilden sich an anderen Stellen des Körpers neue Fortsätze, welche nach einiger Zeit abermals in den Körper zurückfließen. Man nennt diese Form der Bewegung amöboid nach den *Amöben*, bei welchen die Bewegungsweise am frühesten genauer studiert wurde. Wenn nun *Rhizopoden* bei ihren Wanderungen auf Nahrungskörper stoßen, umschließen sie dieselben mit ihren Protoplasmafortsätzen und verdauen sie innerhalb derselben oder pressen sie in ihren Körper hinein (Fig. 116 N).

Die Form der Pseudopodien ist für jede Art annähernd konstant, im übrigen aber sehr mannigfaltig, so daß sie zur Unterscheidung nicht nur verschiedener Arten, sondern sogar von Gattungen, Familien und größeren Gruppen benutzt werden kann. Es gibt einerseits lappen- und fingerförmige Pseudopodien (Fig. 116), andererseits Pseudopodien von so großer Zartheit, daß sie selbst mit starken Vergrößerungen nur wie dünne Fäden aussehen (Fig. 117); zwischen diesen Extremen existieren die mannigfachsten Übergänge. Fadenförmige Pseudopodien

sind meistens verästelt; wenn sich die feinen Ästchen begegnen, können sie miteinander zu Netzen verschmelzen und Anastomosen bilden, woraus hervorgeht, daß die Oberfläche der Pseudopodien nicht, wie man früher annahm, von einer Membran bedeckt ist.

Fig 116.

Fig. 117.

Fig. 116. *Amoeba proteus* nach Leidy. ek Ektosark, en Entosark, cv kontraktile Vakuole, n Kern, N Nahrungskörper.

Fig. 117. *Rotalia Freyeri* (aus Lang nach M. Schultze).

Die feinen Körnchen des Protoplasma treten meistens auf die Pseudopodien über und erzeugen hier, indem sie in zentrifugaler und zentripetaler Richtung zirkulieren, das Phänomen der Körnchenströmung. An der so überaus wichtigen Erscheinung, daß Körnchen auf demselben feinsten Fädchen nach entgegengesetzten Richtungen strömen und gleichgerichtete Körnchen einander überholen können, haben wir schon früher (S. 55) die außerordentlich komplizierte Struktur des Protoplasma erläutert.

Wenn *Rhizopoden* sich im freien oder encystierten Zustand durch Teilung vermehrt haben, vertauschen die Teilprodukte häufig die amöboide Bewegung mit der für die Klasse der *Flagellaten* charakteristischen Bewegungsweise und werden zu Geißelschwärmern oder Zoosporen. Der Körper rundet sich zu einem Oval oder zu bohnenförmiger Gestalt ab und entwickelt an seinem vorderen, kernführenden Ende eine oder mehrere Geißeln, welche energischer als Pseudopodien schwingen und konstant bleiben, solange als das Stadium des Geißelschwärmers anhält (Fig. 121). Da manche *Urtiere* dauernd neben den Pseudopodien Geißeln besitzen, verwischt sich die Grenze zwischen *Rhizopoden* und *Flagellaten* (Fig. 118).

Fig. 118. *Mastigamoeba aspera* (nach F. E. Schultze).

Die *Rhizopoden* bilden eine aufsteigende Reihe, in welcher die systematischen Merkmale immer charakteristischer werden, sei es, daß die Körpergestalt eine bestimmtere wird, wie bei den *Radiolarien* und *Heliozoen*, sei es, daß ein Skelett von gesetzmäßiger Form auftritt, wie bei den *Thalamophoren*, sei es endlich, daß die Fortpflanzungsweise der Gruppe ein bestimmtes Gepräge verleiht (*Mycetozoen*). Am niedrigsten stehen *Moneren* und *Amöbinen*, deren Charakteristik vornehmlich eine negative ist, insofern weder Skelett, noch Körpergestalt, noch Fortpflanzungsweise bestimmte systematische Merkmale liefert.

I. Ordnung. Moneren.

Als wichtigstes Merkmal der *Moneren* wird der Mangel der Kerne aufgeführt. Wie jede negative Charakteristik, so hat auch die vorliegende etwas Mißliches. In vielen Fällen sind Kerne sehr schwierig nachzuweisen, besonders wenn das Protoplasma reichlich und von Farbstoffkörnchen getrübt ist; und so können Tiere als kernlos beschrieben werden, nur weil die vorhandenen Kerne übersehen worden waren. Früher war die Zahl der „*Moneren*“ eine sehr große; sie schrumpfte zusammen, als die Technik im Nachweis der Kerne sich vervollkommnete. Daher ist es wahrscheinlich, daß bei den wenigen jetzt noch als *Moneren* geltenden Formen die Kerne bisher nur übersehen wurden; vielleicht sind sie auch funktionell durch Chromidien (cfr. S. 58) ersetzt. Andererseits können mancherlei theoretische Erwägungen zugunsten der Existenz kernloser Organismen geltend gemacht werden. Es ist leichter sich vorzustellen, daß bei der Urzeugung zunächst Organismen entstanden, welche nur von einerlei Substanz gebildet waren, als Organismen, bei denen sich Kern und Protoplasma schon gesondert hatten. — Als kernlose Organismen werden mehrere Arten der Gattung *Protamoeba* beschrieben: *Protamoeba vorax* GRBB.

II. Ordnung. Amöbinen.

Amöbinen sind primitive Rhizopoden mit einem oder mehreren Kernen. Als charakteristische Repräsentanten können die verschiedenen Arten der Gattung *Amoeba* gelten, welche dem beständigen

Wechsel, den ihre Körperform bei der Bewegung infolge der Bildung fingerförmiger Pseudopodien erleidet, ihren Namen verdanken (Fig. 116 und 119). Der Körper und die von ihm ausfließenden Pseudopodien bestehen aus zwei Schichten, einer weichen, körnchenreicheren Innenschicht, dem Entosark (*en*), und einer festeren körnchenarmen Außenschicht, dem Ectosark (*ek*). Im Entosark liegen stets Kerne, gewöhnlich nur ein einziger, seltener eine große Anzahl. Der Kern (*n*) ist ein Bläschen mit großem Nucleolus oder zahlreichen kleinen Kernkörperchen. Eine kontraktile Vakuole ist meistens vorhanden. Die

Fig. 119. *Amoeba polypodia* in Teilung nach F. E. Schulze. *n* Kern, *cv* kontraktile Vakuole, *ek* Ectosark, *en* Entosark.

Fortpflanzung erfolgt durch Zwei- oder Vielteilung (Fig. 119). Teilung in viele, oft Hunderte von Fortpflanzungskörpern findet sich bei Encystierung, welche wohl immer mit Befruchtungsvorgängen (Autogamie?) Hand in Hand geht.

Die meisten Amöben sind aus dem Süßwasser bekannt; die größeren Formen, wie die 2 mm große *Pelomyxa palustris* Greef, leben im Schlamm von Tümpeln, kleinere, wie *A. proteus* und *A. princeps* Ehrbg., an Wasserpflanzen oder frei im Wasser schwebend; in feuchter Erde existiert die sehr kleine *Amoeba terricola* Greef. Auch gibt es unter den Amöben einige menschliche Parasiten, wie die 0,02 bis 0,035 mm große, bei uns selten, in heißen Klimaten dagegen häufig beobachtete *Amoeba coli* Loesch. Unter diesem Namen sind nach neueren Untersuchungen zwei verschiedene Formen zusammengefaßt worden, eine unschädliche, *Entamoeba coli*, und eine oder vielleicht sogar mehrere pathogene Formen, z. B. *E. histolytica* Schaudinn, welche in den Darmgeschwüren und Leberabszessen von Menschen, die an der Tropen-Dysenterie erkrankt sind, in enormen Mengen auftritt. Für erstere ist es festgestellt, für letztere wahrscheinlich, daß die Infektion durch Cysten erfolgt, welche im Anschluß an Befruchtungsvorgänge entstehen und mit den Fäkalien abgehen.

III. Ordnung. Heliozoen, Sonnentierchen.

Die *Heliozoen* verdanken ihren Namen „Sonnentierchen“ der Kugelgestalt ihres Körpers und den wie Strahlen radienartig angeordneten Pseudopodien. An letzteren unterscheidet man einen feinen, eine Art Skelett bildenden organischen Achsenfaden und einen dünnen Überzug körnigen Protoplasmas. Verästelungen und Anastomosen der Pseudopodien sind selten und treten gewöhnlich nur auf, wenn die radiale Anordnung der Pseudopodien durch Druck gestört wird. Merkwürdig ist, daß häufig die Achsenfäden nach dem Zentrum des Körpers zusammenstrahlen. Hier liegt ein Korn, welches nichts anders als das vom Kern abgelöste Centrosoma (cf. S. 58) ist und als solches die Teilung von Kern und Protoplasma beherrscht. — Der Körper besteht aus einer Rinde und einer Marksubstanz (Fig. 120); in der Rinde liegen die kontraktile Vakuolen (*cv*), in der Marksubstanz der meist einfache Kern. Zu den wenigen vielkernigen Formen gehört das schönste und größte Sonnentierchen des süßen Wassers, das *Actinosphaerium Eichhorni* (Fig. 120).

Die Fortpflanzung erfolgt durch Teilung, wobei es vorkommen kann, daß eines oder beide Teilstücke zu Schwärmsporen werden, d. h. eine ovale Gestalt annehmen und an einem Pol 1—2 Geißeln erhalten (Fig. 121). Mit den Geißeln verbreiten sich die Heliozoenschwärmer weithin, ehe sie wiederum zur Kugelform zurückkehren und unter Verlust der Geißeln Pseudopodien aussenden. Häufig kommt es vor, daß mehrere *Heliozoen* gleicher Art mittelst Protoplasmastrücken verschmelzen und so Verbände von 2—10 Tieren bilden (Plasmogamie). Echte Befruchtung (Karyogamie) wurde jedoch bisher nur bei *Actinophrys sol* und *Actinosphaerium Eichhorni* festgestellt.

Wir unterscheiden skelettlose und skelettbildende Formen. Ein aus Kieselsäure bestehendes Skelett besitzt: *Cladhrulina elegans* Cienk., Skelett eine Gitterkugel von einem Stiel getragen (Fig. 121), *Acanthocystis turfacea* Cart., Kieselskelett besteht aus zahlreichen radial gestellten Stacheln, welche zentralwärts mit einem Fußplättchen beginnen und nach der Peri-

Fig. 120.

Fig. 121.

Fig. 122.

Fig. 120. *Actinosphaerium Eichhorni*. *M* Markssubstanz mit Kernen (*n*), *R* Rindensubstanz mit kontraktile Vakuolen *cv*, *Na* Nahrungskörper.

Fig. 121. *Clathrulina elegans*. *A* Tier mit ausgestreckten Pseudopodien, *B* Tier in zwei Cysten geteilt. *C* Zoospore, *n* Kern, *cv* kontraktile Vakuole.

Fig. 122. Encystierung von *Actinosphaerium*, insofern schematisiert, als in III und IV zeitlich auseinander liegende Entwicklungszustände durch Kombination mehrerer Zeichnungen in einem Bild vereinigt wurden. I frisch encystiertes Tier. II Bildung der Primäreysten nach Resorption der meisten Kerne. III 1 und 2 Teilung der Primäreyste in 2 Sekundäreysten, 3 und 4 Reifung der Sekundäreysten, 5 Bildung des ersten, 6 Bildung des zweiten Richtungskörpers, 7 Verschmelzung der Sekundäreysten (Autogamic). IV 1—4 verschiedene Entwicklungsstufen der Konjugationseyste, 5 Ausschlüpfen eines jungen *Actinosphaerium* aus der Cyste.

pherie sich gabeln. Zu den skelettlosen Formen gehört vor allem das schon im vorigen Jahrhundert von O. F. Müller entdeckte und vom Pfarrer Eichhorn wieder neu aufgefundene *Actinosphaerium Eichhorni* Ehrbg. (Fig. 120); Körper milchweiß, stecknadelkopfgroß, Protoplasma nach Art von Seifenschaum von Flüssigkeitsvakuolen durchsetzt, deren verschiedene Gestalt und Größe den Unterschied von Rinden- und Marksubstanz bedingen. In der Rinde mehrere kontraktile Vakuolen, im Mark zahlreiche Kerne. Bei der Encystierung verschwindet die schaumige Beschaffenheit des Protoplasma (Fig. 122 I), und der größte Teil der Kerne wird aufgelöst. Innerhalb der gallertigen Cystenhülle wird der Inhalt nach der Anzahl der erhalten bleibenden Kerne in Tochter- oder Primärcysten abgeteilt, welche sich mit Kieselhüllen umgeben (II). Jede Primärcyste teilt sich karyokinetisch in zwei Tochtercysten (III 1, 2), welche unter Bildung von zwei Richtungskörpern heranreifen (III 3, 4) und wieder vollkommen untereinander verschmelzen (III 5). Die in dieser Weise durch Autogamie entstandenen Keimkugeln umgeben sich noch mit einer undurchlässigen Hülle (IV 1—4), aus der nach längerer Ruhe junge *Actinosphärien* ausschlüpfen (IV 5).

IV. Ordnung. Radiolarien.

Die *Radiolarien*, die formenschönsten und höchstorganisierten *Rhizopoden*, erinnern in ihrem Habitus sehr an die *Heliozoen*; sie haben kugeligen Körper, welcher in manchen Gruppen durch Abplattung in die Scheibenform oder durch ungleichmäßiges Wachstum in kegelförmige oder lappige Gestalten übergeführt wird. An die *Heliozoen* erinnern ferner die feinen, oft von Achsenfäden gestützten Pseudopodien. Das unterscheidende Merkmal ist in der Zentralkapsel gegeben. Unter diesem Namen versteht man einen von einer Membran umschlossenen zentralen Teil des Körpers, während man die nach außen davon gelegenen Teile als extrakapsulären Weichkörper zusammenfaßt. Die Zentralkapsel ist der wichtigste Abschnitt des Tieres; mit Präpariernadeln aus dem extrakapsulären Weichkörper herausgeschält, lebt sie nicht nur weiter, sondern regeneriert sogar die verloren gegangenen Partien, während der extrakapsuläre Weichkörper ohne Zentralkapsel zugrunde geht. Da das Protoplasma beider Teile, die intrakapsuläre und die extrakapsuläre Sarcod, identisch ist, kann der Unterschied im Regenerationsvermögen nur durch die auf die Zentralkapsel beschränkten Kerne veranlaßt sein. Die die Zentralkapsel umschließende Kapselmembran ist entweder allseitig von vielen Porenkanälen durchbohrt oder besitzt nur an beschränkten Stellen Öffnungen. Durch die Poren und Öffnungen tritt die intrakapsuläre Sarcod hervor und breitet sich im extrakapsulären Weichkörper aus. Dieser besteht der Hauptmasse nach aus einem Gallertmantel, welchen das Protoplasma mit einem feinen Netzwerk durchzieht, ehe es an der Oberfläche die Pseudopodien bildet. Bei größeren *Radiolarien* kann der Gallertmantel eine beträchtliche Ausdehnung erfahren, indem sich Vakuolen (extrakapsuläre Alveolen) in dem protoplasmatischen Netz entwickeln.

Die Zentralkapsel kann ein- oder vielkernig sein. Im ersteren Falle liegt der Kern als ein Bläschen von ansehnlicher Größe (Binnenbläschen) im Zentrum (Fig. 88); im zweiten Falle ist der Kapselinhalt ganz durchsetzt von Hunderten kleiner homogener Kerne. Jedes *Radiolar*

ist in der Jugend einkernig und zur Zeit der Zoosporenbildung vielkernig. Der Umstand, daß man bestimmte Arten fast stets vielkernig, die andern fast stets einkernig antrifft, hängt damit zusammen, daß im ersteren Falle der auch hier anfangs vorhandene einheitliche Kern frühzeitig durch Teilung viele kleine Kerne liefert, während er im letzteren Fall zu bedeutender Größe heranwächst und in seinem Inneren das Material für eine Generation von Sekundärkernen erzeugt, welche aus ihm heraustreten, während er selbst zugrunde geht (vgl. S. 63). — In der Zentralkapsel werden mannigfache Einschlüsse gebildet, wie Ölkugeln, Konkretionen etc., welche während der Fortpflanzung verbraucht werden.

Fig. 123.

Fig. 124.

Fig. 124. *Eucyrtidium cranioides* (nach Haeckel).

Fig. 123. *Acanthometra elastica*. Ck Zentralkapsel; Wk extrakapsulärer Weichkörper; n Kerne; St Stacheln, von einem Kegel muskulöser Fäden umschleidet; P Pseudopodien.

Mit wenigen Ausnahmen besitzen die Radiolarien Skelette von wunderbarer Schönheit: man findet gegitterte Kugeln, einzelne oder mehrere ineinander geschachtelt und durch radiale Stäbe verbunden (vergl. Fig. 88), auf ihrer Oberfläche häufig mit stachelartigen Aufsätzen verziert. Oder es sind gegitterte Scheiben, helm- oder käfigartige Gehäuse (Fig. 124), schwammige Gerüste. In anderen Fällen endlich geeignet nach Ringen, Röhren, Stacheln, welche im Zentrum der Zentralkapsel zusammenstoßen (Fig. 123) etc. Da die Skelette zumeist aus Kieselsäure bestehen und sehr widerstandsfähig sind, finden sie sich in vielen geologischen Schichten; die berühmtesten Fundstätten sind die Berge von Caltanissetta in Sizilien (Tertiär) und die ebenfalls der Tertiärzeit angehörigen, an *Radiolarien* noch reicheren Gebirge der Nicobareninseln und der Insel Barbados.

Was die Fortpflanzung anlangt, so kennt man bei manchen Arten, bei denen das Skelett es gestattet, Teilungen, welche mit der Teilung der Zentralkapsel (bei einkernigen Formen mit der Teilung des Kerns) beginnen. Unterbleibt die Teilung des extrakapsulären Weichkörpers, so kommt es zur Koloniebildung. In einer gemeinsamen, allmählich wachsenden Gallerte liegen dann zahlreiche Zentralkapseln, untereinander durch Protoplasmanetze verbunden, welche an der Oberfläche der Kolonie die Pseudopodien bilden (Fig. 126). Eine zweite Art der Fortpflanzung ist die Fortpflanzung durch Schwärmer oder Zoosporen, welche immer erst eintritt, wenn der Kern der Zentralkapsel sich in Hunderte oder Tausende von Tochterkernen umgewandelt hat. Der Zentralkapselinhalt zerfällt dabei in soviel Stücke, als Kerne vorhanden waren; die kernhaltigen Stücke werden oval oder nierenförmig, entwickeln zwei Geißeln, welche bald lebhaft zu schlagen beginnen, so daß der Inhalt der Zentralkapsel in tumultuarische Bewegung gerät. Indem die Kapselmembran platzt, schwärmen die jungen Fortpflanzungskörper aus, womit unsere Kenntnisse von dieser Form der Fortpflanzung abschließen (Fig. 125). Außer gewöhnlichen Schwärmersporen gibt es Makro- und Mikrogameten, von denen es nicht zweifelhaft sein kann, daß sie untereinander kopulieren müssen, um sich weiter zu entwickeln.

Sehr verbreitet, wenn auch nicht konstant, sind im Körper der Radiolarien die gelben Zellen, welche früher irrtümlich für Teile des *Radiolar*s gehalten wurden; sie sind einzellige Algen (*Zooxanthellen*), wie sie auch bei anderen Tieren (*Thalamophoren*, *Actinien*, *Schwürmen* etc.) vorkommen; sie liefern uns ein Beispiel für Symbiose, das Zusammenleben verschiedenartiger Organismen zu gegenseitigem Nutzen. Diese Auffassung gründet sich darauf, daß die gelben Zellen eine Membran besitzen, stärkerartige Substanzen erzeugen, unabhängig vom *Radiolar* sich teilen und nach dessen Tode fortleben. — Die *Radiolarien* sind ausschließlich Meerestiere; sie schwimmen bei gutem Wetter vielfach frei an der Oberfläche des Meeres, steigen aber bei Regen oder Sturm in die Tiefe hinab. Bestimmte Arten, ja ganze große Gruppen, wie die *Phäodarien*, findet man fast ausschließlich in größeren Meerestiefen bis zu 5000 m abwärts.

I. Unterordnung. Peripyleen oder Spumellarien. Die Kapselmembran ist allseitig von Porenkanälen durchsetzt, Skelett fehlt oder besteht aus lockeren Nadeln oder kieseligen Gitterkugeln, welche öfters zu einem spongiösen Netzwerk aufgelöst oder zu Scheiben abgeplattet sind; die Gitterkugeln können mit Stacheln und Verbindungsstäben ausgerüstet sein. Hierher gehören die koloniebildenden *Sphäroxoen* (Fig. 126), die großen *Thalassicollen*, die gitterschaligen *Haliommen* (Fig. 88), die scheibenförmigen *Disciden*. *Colloxooum inerme* H., *Thalassicolla pelagica* H.

II. Unterordnung. Acantharien. Die Kapselmembran ist ebenfalls allseitig durchbohrt; 20 Stacheln, welche aus einer außerordentlich leicht löslichen anorganischen Verbindung (schwefelsaurem Strontium) bestehen, vom Zentrum des Tieres ausstrahlen und meist äußerst gesetzmäßig (Müllersches Gesetz) angeordnet sind, bilden das Skelett; sie sind von Gallertscheiden, die von besonderen Muskelchen bewegt werden, umhüllt: *Acanthometren*; oder die Stacheln sind untereinander durch Gitterkugeln, die aus 20 Einzelplatten bestehen, verbunden: *Acanthophracten*. *Acanthometra elastica* H. (Fig. 123.)

III. Unterordnung. Monopyleen oder Nassellarien. Die Zentralkapsel besitzt nur an einem Ende feine Poren, welche zu einem

Porenfeld vereinigt sind. Die bekanntesten Monopyleen sind die *Cyrtiden*, Radiolarien mit helm- oder käfigartigen Gehäusen, und die *Stephoideen* mit einem sagittalen Ring. *Eucyrtidium eranioides* H. (Fig. 124.)

IV. Unterordnung. Tripyleen oder Phäodarien. Die Zentralkapsel hat eine häufig röhrig ausgezogene, von dunklem Pigment (Phaeodium) umhüllte Hauptöffnung, zu der noch kleinere Nebenöffnungen hinzutreten können. Skelett kieselig, aus hohlen Einzelstücken gebildet. Die Phäodarien sind meist Tiefseebewohner und daher zum größten Teil erst neuerdings bekannt geworden; oberflächlich leben die *Aulacanthen*, *Aulosphären*, *Cölodendren*, Tiere, welche meist die Größe von 0,5—1,0 mm erreichen. *Coelodendrum abietinum* H.

Fig. 125.

Fig. 125. Zoosporen von *Collozoum inerme*. *a* Mikrospore, *b* Zoospore mit einem kristallinen Einschuß, dem wetzsteinförmigen Körper, *c* Makrospore.

Fig. 126.

Fig. 126. *Collozoum inerme*. *a* Gallerte, *b* Ölkugeln, *c* Zentralkapseln, *d* gelbe Zellen, *e* Vakuolen.

V. Ordnung. Thalamophoren oder Foraminiferen.

Die *Thalamophoren*, früher und vielfach auch jetzt noch *Foraminiferen* genannt, sind zwar den *Radiolarien* an Mannigfaltigkeit und Schönheit der Erscheinung nicht ebenbürtig, sind ihnen dagegen an Individuenzahl bedeutend überlegen und besitzen daher für die Umgestaltung der Erdoberfläche eine viel größere Bedeutung. Keine Tierabteilung hat an der Ablagerung neuer Gesteinsschichten in Gegenwart und Vergangenheit einen so großen Anteil gehabt wie sie.

Das wichtigste Merkmal der Gruppe ist in der Schale gegeben; diese ist ein Gehäuse, welches an einem Ende geschlossen ist, am anderen Ende gewöhnlich eine zum Durchtritt der Pseudopodien dienende Öffnung besitzt (Fig. 128). Je nachdem die durch diese beiden Pole gezogene Achse verkürzt oder verlängert ist, ist die Schale scheiben- oder sack- oder flaschenförmig oder auch infolge spiraler Einrollung schneckenhausartig. Meist kommt hierzu noch das weitere Merkmal, daß der Binnenraum der Schale durch quere Scheidewände in zahlreiche Kammern abgeteilt ist (Fig. 127). Solche vielkammerige Schalen (*Polythalamien*) sind anfangs klein, einkammerig oder nur aus wenigen Kammern gebildet, vergrößern sich aber, solange das Wachstum des Tieres andauert, indem an der Schalenmündung neue, an Größe zunehmende Kammern entstehen. Öffnungen in den Scheide-

wänden (Foramina) verbinden dabei die Binnenräume der aufeinanderfolgenden Kammern. Die spiral eingerollten, vielkammerigen Gehäuse haben eine überraschende Ähnlichkeit mit den außerordentlich viel größeren Schalen der *Nautiliden* (Fig. 345), was lange Zeit selbst hervorragende Forscher wie d'Orbigny veranlaßte, die *Foraminiferen* für kleine *Cephalopoden* zu halten. Die Wand der Schale ist bei den Süßwasserformen von einer organischen chitinösen Substanz gebildet, welche an Festigkeit gewinnen kann, indem sie verkieselt oder Fremdkörper in sich aufnimmt. Die typischen, ausschließlich marinen Vertreter der Gruppe besitzen dagegen fast stets Gehäuse von kohlensäurem Kalk, welche bei Behandlung mit Säuren unter Kohlensäureentwicklung sich lösen und nur geringe Spuren einer organischen Grundsubstanz hinterlassen. Auf mannigfache Reliefzeichnungen der Schale, wie Dornen, Stacheln, Leisten, Höcker etc., sei hier nur kurz hingewiesen. Systematisch wichtiger ist die Frage, ob die Schalenwand solid oder von feinen Porenkanälen durchsetzt ist; letzteres ist bei den *perforaten Thalamophoren* der Fall (Fig. 117).

Fig. 127.

Fig. 128.

Fig. 129.

Fig. 127. Junge *Miliola* mit vielen Kernen (aus Lang).Fig. 128. *Quadrula symmetrica* (nach F. E. Schulze). *n* Kern, *cv* kontraktile Vakuole *N* Nahrungskörper.Fig. 129. Weichkörper einer *Globigerina*, durch Auflösen der Schale erhalten. *n* Kern

Der Weichkörper bildet einen mehr oder minder vollkommenen Ausguß der Schale und besteht daher bei vielkammerigen Arten aus vielen der Zahl der Kammern entsprechenden Stücken, welche aber sämtlich untereinander verbunden sind, indem Plasmabrücken die „Foramina“ der Scheidewände durchsetzen (Fig. 129). Im Protoplasma findet sich ein großer Kern (Fig. 128, 129 *n*), welcher aber häufig frühzeitig durch eine Tochtergeneration kleiner Kerne ersetzt werden kann. Kontraktile Vakuolen kommen im allgemeinen nur den Süßwasserbewohnern zu. Die Pseudopodien verlassen die Schale durch die am Ende der Schalenachse befindliche Hauptöffnung, bei den Perforaten auch durch die Poren der Schalenwand; sie sind selten lappig oder fingerförmig (Fig. 128), meist fadenförmig, verästelt, reich an Körnchen und Anastomosen, ein treffliches Objekt zum Studium der Körnchenströmung (Fig. 17, 117).

Bei der Fortpflanzung der Süßwassermonothalamien kann sich das Tier samt seiner Schale teilen; häufiger dringt das Protoplasma aus der Schalenmündung heraus und bildet einen Auswuchs, um den sich eine zweite Schale anlegt, worauf bei der Teilung das eine Tier die neue, das andere die alte Schale bekommt. Für die marinen *Polythalamien* scheint allgemein folgende Entwicklungsweise zu gelten. Der vielkernige Schaleninhalt zerfällt in zahlreiche einkernige Stücke („Embryonen“), welche sich häufig schon innerhalb der mütterlichen Schale mit kleinen, aus einer oder wenigen Kammern bestehenden Schalen umgeben. Außer dieser einen Art der Fortpflanzung scheint allgemein noch eine zweite zu existieren, bei der es zu Befruchtungsprozessen kommt. Bei *Polythalamien* entwickeln sich dann in der Schale viele Schwärmsporen (Gameten), welche paarweise miteinander verschmelzen. Beiderlei Fortpflanzungsweisen alternieren miteinander und verbinden sich oft mit Dimorphismus der Individuen. Die progame zur Bildung von Gameten führende Generation unterscheidet sich in der Kernbeschaffenheit (lange Persistenz eines Hauptkerns) und oft auch in der Schalenstruktur (große Zentralkammer, megasphärische Generation) von der metagamen, aus der Befruchtung hervorgehenden (vielkernige, mikrosphärische G.). Auch bei *Monothalamien* wurde ein entsprechender Generationswechsel beobachtet.

I. Unterordnung. Monothalamien. Die einkammerigen *Thalamophoren* bewohnen vorwiegend das Süßwasser. Die Süßwasserformen haben niemals eine Kalkschale; die Schale ist entweder chitinös oder verkieselt oder durch eingeklebte Fremdkörper erhärtet. Kontraktile Vakuolen werden nur ausnahmsweise vermißt; die Pseudopodien sind sehr verschiedenartig: lappig, fingerförmig, fadenartig, verästelt oder unverästelt, körnchenfrei oder körnchenreich. a) Arten mit fingerförmigen Pseudopodien: *Arcella vulgaris* Ehrbg., bräunliche, scheibenförmige Schale, zwei oder viele Kerne (Fig. 19 II). — *Quadrula symmetrica* F. E. Schulze (Fig. 128), Schale aus vielen quadratischen Plättchen zusammengefügt. — *Diffugia proteiformis* Ehrbg., Schale durch eingekittete Fremdkörper erhärtet. b) Arten mit verästelten, fadenförmigen Pseudopodien: *Euglypha alveolata* Duj., Schale aus ovalen Plättchen (Fig. 19 III). *Gromia oviformis* Duj. (Fig. 17), Schale ein häutiger Sack, marin.

II. Unterordnung. Polythalamien. Die vielkammerigen *Thalamophoren* sind ausschließlich Meeresbewohner; entweder sitzen sie an Küstentpflanzen, oder sie leben am Meeresgrund, oder sie schwimmen pelagisch. Die Schalen der abgestorbenen Tiere kommen, sofern sie nicht durch die Kohlensäure des Meeres ganz gelöst oder zerbröckelt werden, am Meeresgrund in so enormen Mengen vor, daß 1 Gramm feingesiebten Sandes an günstigen Punkten etwa 50 000 Schalen enthalten kann. Da die Schalen vorwiegend aus kohlensaurem Kalk mit nur geringen Beimengungen organischer Grundsubstanz bestehen, so haben sie zu allen Zeiten einen ganz hervorragenden Anteil am Aufbau der Erdrinde besessen. Gewaltige Erdschichten, wie die Kreide, der Grünsandstein, die Nummulitenkalke, bestehen vorwiegend aus Foraminiferenschalen. — Die lebenden Arten haben eine durchschnittliche Größe von etwa 1 mm, selten sind mehrere Centimeter große Tiere (*Psammomyx vulcanicus* Dödl. 5–6 cm); unter den fossilen erreichen die *Nummuliten* Durchmesser bis zu 10 cm. — Die Einteilung gründet sich auf die Struktur der Kammerwand: 1. *Imperforaten*. Schalenwand massiv, die terminale Pseudopodienöffnung ist die einzige Kommunikation des Schalen-

innern nach außen. *Miliola cyclostoma* M. Schultze (Fig. 127). 2. *Perforaten*. Schalenwand von zahlreichen feinen Poren durchsetzt, Pseudopodienöffnung fehlt manchmal. *Polystomella strigillata* M. Schultze, *Rotalia Freyeri* M. Schultze (Fig. 117), am Meeresgrund lebend; *Globigerina bulloides* d'Orb., pelagisch (Fig. 129). Von fossilen Formen sind besonders die *Nummuliten* zu nennen, ferner das den uralten laurentischen Schichten Kanadas und Böhmens entstammende *Eoxoon canadense* Dawson, dessen tierische Natur jedoch von den meisten Forschern bestritten wird.

An die *Foraminiferen* schließen sich vielleicht die **Xenophyophoren** an, aus der Tiefsee stammende, 2—7 cm große, bikonkave scheiben- oder fächerartige Platten, gebildet aus zartwandigen, teils netzig verbundenen, teils geweihartig verästelten, mikroskopisch feinen Röhren, zwischen denen ein Gerüst verklebter Fremdkörper, die *Xenophya*, lagert. Die feineren Röhren, die *Granellare*, sind von vielkerniger Sarcodien gefüllt, die größeren, die *Stercomare*, von rundlichen, als Kotballen gedeuteten Klumpen. Leider wurden die früher zu den *Spongien* gestellten Gebilde bisher nicht lebend untersucht.

VI. Ordnung. Mycetozoen.

Die *Mycetozoen* oder *Schleimtiere* werden von einem Teil der Forscher zu den Tieren, von einem anderen Teil dagegen unter dem älteren Namen *Myxomyceten* (*Schleimpilze*) zu den Pflanzen gestellt. Erstere Auffassung gründet sich auf den Bau der beweglichen Zustände, der Plasmodien,

Fig. 130.

Fig. 131.

Fig. 130. *Chondrioderma difforme*. a) trockene Spore, b) dieselbe im Wasser quellend, c) Spore mit austretendem Inhalt, d) Zoosporen, e) aus Umwandlung der Zoosporen hervorgegangene Amöben, die anfangen zum Plasmodium sich zu vereinigen (bei d und e Kern und kontraktile Vakuole zu sehen), f) Teil eines Plasmodium (nach Strasburger).

Fig. 131. Sporenblasen von *Arcyria incarnata*, die linke ist durch den Druck des herausquellenden Capillitium geplatzt und hat die Sporen entleert (nach de Bary).

letztere auf den Bau der an die Pilze erinnernden Fortpflanzungskörper. — Die Plasmodien erscheinen bei nassem Wetter auf faulendem Holz als rahmartige, intensiv rot, orange oder gelb gefärbte Überzüge; sie sind riesige, mehrere Centimeter große Amöben mit netzförmig angeordneten Protoplasmasträngen, in welche zahlreiche Kerne und vielerlei gefressene Fremdkörper eingebettet sind; sie kriechen langsam vorwärts,

indem vorhandene Plasmastränge eingezogen, neue gebildet werden (Fig. 130). Bei eintretender Trockenheit können sich die Plasmodien in eigentümlicher Weise encystieren; haben sie eine bestimmte Reife erreicht, so bilden sie die mannigfach gestalteten Fortpflanzungskörper, die Sporenblassen (Fig. 131) und die Carpome. Jene sind festwandige Blassen, welche häufig auf einem Stiel sitzen, der sich in die Achse der Blase als Columella verlängern kann. Der Zwischenraum zwischen Blasenwand und Columella ist von einem feinen Sporenpulver und einer quelfähigen, bei vielen Arten jedoch fehlenden Masse ausgefüllt, welche entweder ein Netz von feinen Fäden (Capillitium) ist oder aus vielen spiral aufgerollten Strängen (Elateren) besteht. Wenn bei eintretendem Regen das Capillitium oder die Elateren befeuchtet werden, dehnen sie sich aus, bringen die Cystenwand zum Platzen und schleudern die Sporen weit aus. Im Wasser oder in feuchter Umgebung keimen die Sporen; aus den Hüllen treten kleine Amöben hervor, die bei manchen Arten vorübergehend Geißeln entwickeln und mittelst derselben herumschwärmen (Fig. 130). Mehrere Amöben verschmelzen untereinander zu einem kleinen Plasmodium. — *Fuligo varians* (*Aethalium septicum* Fr.), Lohblüte: Plasmodium gelb, auf Gerberlohe; parasitisch im Kohl, eine Geschwulst erzeugend: *Plasmodiophora brassicae* Woronin.

II. Klasse.

Flagellaten oder Mastigophoren, Geißelinfusorien.

Bei vielen *Rhizopoden* sahen wir zur Zeit der Fortpflanzung die Pseudopodien schwinden und durch 1—2 Geißeln ersetzt werden; andere *Rhizopoden* haben neben den Pseudopodien dauernd oder periodisch eine Geißel zum Zweck der Fortbewegung und der Nahrungsaufnahme. Solche Geißelschwärmer und Geißelrhizopoden leiten zu den Geißelinfusorien, den *Flagellaten* oder *Mastigophoren* über, welche dauernd eine oder mehrere die Fortbewegung und Nahrungsaufnahme vermittelnde Geißeln besitzen oder sie nur auf kurze Zeit gegen Pseudopodien eintauschen. Hierher gehören 3 Ordnungen, welche wir getrennt besprechen wollen: 1. die *Autoflagellaten*, 2. die *Dinoflagellaten*, 3. die *Cystoflagellaten*.

I. Ordnung. Autoflagellaten.

Die *Autoflagellaten* bilden eine ungemein vielgestaltige Gruppe. Die freilebenden Formen haben meist einen ovalen Körper, dessen eines Ende gewöhnlich den bläschenförmigen Kern, dessen anderes Ende die kontraktile Vakuole beherbergt. Am vorderen Ende liegt oft noch ein roter oder brauner Augenfleck, der die in der Gruppe besonders verbreitete Empfindlichkeit für Licht unterstützt (Fig. 132). Bei parasitischen Formen scheinen Pigmentfleck und kontraktile Vakuole allgemein zu fehlen (Fig. 133, 137, 138, 139). Die Geißeln sitzen zumeist zu

Fig. 132.

Fig. 133.

Fig. 132. *Euglena viridis* (nach Stein). n Kern, c kontraktile Vakuole, o Pigmentfleck.

Fig. 133. *Lamblia intestinalis* (nach Grassi) von vorn und in seitlicher Ansicht; n Kern.

1—2 am vorderen Ende, bei größeren Zahlen (8 und mehr) über den Körper verteilt; oft sind sie mit undulierenden Membranen, dünnen protoplasmatischen Säumen kombiniert, sehr oft von verschiedener Funktion und Beschaffenheit, so daß man Haupt-, Neben- und Schleppgeißeln unterscheidet. Bei parasitischen Formen herrscht ein an die Infusorien erinnernder Dualismus der Kerne, außer dem Hauptkern liegt noch ein zweiter kleiner Kern an der Geißelbasis, der „Blepharoplast“ (Fig. 137 c). Die Körperoberfläche ist häufig nackt und dann vielfach noch amöboider Bewegungen fähig, oder sie ist von einer mehr oder minder deutlichen Cuticula überzogen. Weit verbreitet sind geschlossene Gallerthüllen und offene, becherförmige Gehäuse (Fig. 136).

Fig. 134.

Fig. 135.

Fig. 136.

Fig. 137.

Fig. 134. *Chilomonas paramaecium*. oe Cytostom, v kontraktile Vakuole, n Kern (nach Bütschli).

Fig. 135. *Codonocladium umbellatum* (nach Stein).

Fig. 136. *Dinobryon sertularia* (nach Stein). a eine parasitische Flagellate, die sich häufig in den Gehäusen der *Dinobryen* findet, n der Kern, b die kontraktile Vakuole.

Fig. 137. *Trypanosoma lewisi* (nach Laveran et Mesnil). a agglomerierende Formen, b Einzeltier stärker vergrößert, g Geißel, n Kern, c Blepharoplast.

Auch finden sich einfache und verästelte Stiele, auf denen die Tiere in kleinen Gruppen festsitzen (Fig. 135). — Große Unterschiede ergeben sich in der Art der Ernährung und in den hiermit zusammenhängenden Einrichtungen. Viele *Flagellaten* fressen wie Tiere, indem sie ähnlich den *Rhizopoden* mit Pseudopodien oder wie *Infusorien* mittelst einer Mundöffnung geformte Nahrung aufnehmen. Eine merkwürdige Einrichtung besitzen die *Choanoflagellaten* (Fig. 135); bei ihnen erhebt sich im Umkreis der Geißel das Körperprotoplasma zu einem trichter- oder krangenartigen Aufsatz, dem Collare, an dessen Außenseite die von der Geißel herbeigestrudelten Nahrungskörper kleben bleiben; von hier nach abwärts gleitend, werden sie in den Körper aufgenommen. Außer diesen tierähnlichen *Flagellaten* gibt es auch pflanzenähnliche, welche Chlorophyll (*Volvocineen* und *Euglenen*) oder braun gefärbte Chromatophoren (*Chrysomonadinen*) enthalten, mit Hilfe derselben

assimilieren und so befähigt sind, Paramylum oder sogar echte Stärke zu erzeugen. Merkwürdigerweise treten pflanzliche und tierische Ernährungsweise bei anatomisch einander nahe verwandten Formen auf. Auch kommt es vor, daß manche Arten ein Cytostom besitzen, ohne geformte Nahrung aufzunehmen, sei es, daß sie mittelst Chlorophylls assimilieren, sei es, daß sie von flüssiger Nahrung leben (Fig. 134). Alles dies erschwert die systematische Verwertung der in der Ernährung zutage tretenden Unterschiede und läßt zugleich erkennen, daß die *Flagellaten* nach den verschiedensten Richtungen hin, zu den *Rhizopoden* und niederen *Pflanzen* (Bakterien und Algen) Anknüpfungspunkte bieten.

Die Fortpflanzung erfolgt fast überall durch Zweiteilung (Fig. 138e). Bei vielen Arten wurde Befruchtung beobachtet, über deren Verlauf wir am besten für die pflanzenähnlichen Formen, die *Volvocineen* und einige parasitische Arten unterrichtet sind. Bei den *Volvocineen* verschmelzen zwei Individuen vollständig miteinander zu einer Dauerspore. Bei dem koloniebildenden *Volvox globator* sind die

Fig. 138. a—e *Leucozytozoon ziemanni*, f *Spirochaete pallida* (nach Schaudinn). a—c Ookinet im Wachstum und Kernvermehrung aus dem Mückendarm, d Umbildung des reifen Ookineten in *Spirochäten*, e Teilungsstadium eines *L. ziemanni*.

kopulierenden Individuen ungleich groß, indem einige Tiere der Kolonie zu großen, unbeweglichen Oosporen oder Makrogameten heranwachsen, während andere durch fortgesetzte Teilung Gruppen von kleinen, äußerst beweglichen Zoosporen, Mikrogameten oder Spermatozoiden liefern. Wenn die Oosporen von den Spermatozoiden befruchtet worden sind, fallen sie zu Boden, umgeben sich mit einer Hülle, verfärben sich bräunlich und gehen in einen Ruhezustand über, ehe sie durch Teilung eine neue Kolonie erzeugen. Junge Kolonien pflanzen sich ungeschlechtlich fort. Während die meisten Individuen einer Kolonie zur Ernährung und Fortbewegung dienen, wachsen andere heran (Parthenogonidien) und liefern durch rasche Teilung neue Kolonien.

Über die Befruchtung bei parasitischen Flagellaten herrscht noch Unsicherheit. Für Darmparasiten wird mit Encystierung kombinierte Autogamie beschrieben. Für die im Blut schmarotzenden *Trypanosomen* scheinen ähnliche Verhältnisse wie bei Hämosporidien zu bestehen. Die Übertragung der Parasiten erfolgt hier durch blutsaugende Tiere, für Mensch und Säugetiere durch Insekten (*Stechmücken* und *Stechfliegen*, *Läuse* etc.), für Wasserbewohner, wie z. B. Fische, durch Blutegel (*Piscicola*). Die Befruchtung erfolgt sehr wahrscheinlich im Zwischen-

wirt. Für *Trypanosoma (Leucoxytoxon) Ziemanni* wird folgender, von manchen Seiten jedoch in Zweifel gezogener Entwicklungsgang angegeben. Nachdem sich die Tiere im Blut der Eule (*Athene noctua*) längere Zeit über lebhaft vermehrt haben, werden einige zu Makrogameten, andere liefern 8 Mikrogameten. Makrogameten und Mikrogameten vereinigen sich im Darm von *Culex pipiens* zu einer Zygote (Ookinet), welche zu einem großen vielkernigen Körper heranwächst (Fig. 138 a—c). Aus diesem gehen unter Bildung eines Restkörpers (vergl. die *Sporozoon*) zahlreiche junge Flagellaten hervor (Fig. 138 d), welche durch den Stich der Mücke in neue Wirte übertragen werden.

I. Gruppe. Pflanzenähnliche, chlorophyllführende Flagellaten meist mit einem Augenfleck. *Volvocineen*: *Volvox globator* L., eine grüne, 0,2—0,7 mm große Kugel, welche aus vielen tausend Einzeltieren besteht, die mit ihren Geißeln das Schwimmen vermitteln. *Euglenideen*: *Euglena viridis* Ehrbg. (Fig. 132), einzellebend, färbt durch massenhaftes Auftreten kleine Wasserpflützen intensiv grün oder in einer roten Varietät purpurn. Durch den Besitz bräunlich-gelblicher Farbstoffplatten sind die *Chrysomonadinen* ausgezeichnet, die sich ganz wie Pflanzen ernähren, selten aber daneben auch geformte Nahrung aufnehmen. *Dinobryon sertularia* Ehrbg. (Fig. 136).

II. Gruppe. Flagellaten mit Collare: *Choanoflagellaten*, meist kleine, kolonienbildende Formen. *Codonocladium umbellatum* St. Zahlreiche Einzeltiere in Form eines Büschelchens auf einem Stiel vereint (Fig. 135).

III. Gruppe. Tierähnliche Flagellaten, welche durch die Körperoberfläche oder mit Hilfe von Pseudopodien oder einer bestimmten, zu einem Cytostom differenzierten Stelle Nahrung aufnehmen. Hierher gehören außer zahlreichen freilebenden Formen zahlreiche Parasiten des Menschen: *Lambia intestinalis* Lambl (*Cercomonas intestinalis*, *Megastoma entericum* Grassi), auch bei anderen Säugetieren, wie Ratten und Mäusen (Fig. 133). Sehr ähnlich *Trichomonas batrachorum*, *Tr. hominis* Dav. (*Tr. intestinalis* Leuk.), im Darm, auch in der Mundhöhle; *Trichomonas vaginalis* Donnè im katarhalischen Sekret der Scheide besonders bei Schwangeren, seltener in der Urethra des Mannes; sehr ähnlich *Tr. batrachorum* (Fig. 139). Auf der Haut von Süßwasserfischen: *Costia necatrix*. Zahlreiche Flagellaten sind Blutparasiten, so das *Trypanosoma brucei*, welches durch den Stich der Tsetsefliege (*Glossina morsitans*) übertragen wird und die Naganaseuche verursacht, durch welche in Südafrika Huftiere, besonders Rinder und Pferde, furchtbar dezimiert werden. (*Tr. evansi* verursacht die Surra-Krankheit, *Tr. equiperdum* die Beschälkrankheit der Pferde.) *Tr. gambiense (castellani)* im Blut und der Cerebrospinalflüssigkeit des Menschen, Ursache der im tropischen Afrika verbreiteten, meist tödlichen Schlafkrankheit, besonders bei Negern; Zwischenwirt *Glossina palpalis*. Im Rattenblut *Tr. lewisi* (Fig. 137), im Froschblut *Tr. sanguinis*, in Fischen das durch Blutegel (*Piscicola*) übertragene *Trypanoplasma cyprini*. — Da die Fortpflanzungsstadien von *Tr. ziemanni* einige Ähnlichkeit mit den früher allgemein und auch jetzt noch von vielen Forschern zu den Bakterien gestellten *Spirochäten* besitzen, werden diese für die Krankheitslehre ungeheuer

Fig. 139. *Trichomonas batrachorum* (nach Dobell). *b* Blepharoplast, *n* Kern, *cs* Cytostom, *m* undulierende Membran, *ax* Achsenstab.

wichtigen Organismen in der Neuzeit meist den Flagellaten angeschlossen; sie sollen sich durch Längsteilung, nicht wie Bakterien durch Querteilung vermehren; sie besitzen einen sehr beweglichen korkzieherartig gewundenen Körper, der an beiden Enden in Geißeln ausgeht. *Spirochaete pallida* Schaudinn, Ursache der Syphilis; *Sp. recurrentis* (obermeieri) durch blutsaugende Arthropoden (Zecken, Läuse, vielleicht auch Wanzen [?]) übertragen, Ursache des Rückfalltyphus. Vielleicht gehören auch zu den Flagellaten die Arten der Gattung *Leishmania*, welche besonders in heißen Klimaten die Splenomegalie und die Aleppobeulen beim Menschen erzeugen.

II. Ordnung. Dinoflagellaten, Cilioflagellaten.

Die im Süßwasser und im Meer gleichmäßig verbreiteten *Dinoflagellaten* werden in der Neuzeit mehr in die Nähe der Pflanzen gestellt, weil sie, ausgerüstet mit braunen Chromatophoren, sich wie Pflanzen ernähren. Indessen wurde auch die Aufnahme geformter Nahrung mittelst einer Mundöffnung beobachtet. Pflanzenähnlich ist ferner der aus Zellulose bestehende, von festgefügtten Platten gebildete Panzer; derselbe wird durch eine quere (streng genommen eine spiral angeordnete) Furche in zwei Stücke abgeteilt, welche zueinander liegen wie etwa der Kelch und der Deckel eines Pokals.

Außerdem ist eine zu einem Ausschnitt verbreiterte Längsfurche vorhanden, welche die Querfurche kreuzt. Am Kreuzungspunkt entspringen zwei Geißeln, von denen die eine in der Querfurche lagert und den ungeeigneten Namen „Cilioflagellaten“ veranlaßt hat, weil sie wegen ihrer undulierenden Bewegungen lange Zeit für einen Wimperring gehalten wurde. Im Süßwasser sind verbreitet *Peridinium tabulatum* Ehrb. und *Ceratium cornutum* Ehrb. (Fig. 140), im Meer *Ceratium tripos* Ehrb. und die mit einem auffallend großen Auge versehene *Erythropsis agilis*.

Fig. 140. *Ceratium cornutum*. apo vorderes Horn mit Öffnung, rsh rechtes, aah hinteres Horn, lf Längsfurche, g Geißel, gs Geißelplatte, v Vakuole, r Rautenplatte (aus Bütschli nach Stein).

III. Ordnung. Cystoflagellaten.

Die Cystoflagellaten besitzen einen von einer Membran umschlossenen Gallertkörper. Zu ihnen gehören 3 oder 4 äußerst interessante, in der Gestalt voneinander sehr verschiedene Tiere, *Noctiluca miliaris* (Fig. 141), *Leptodiscus medusoides* (Fig. 142), *Craspedotella pileolus* und vielleicht auch *Radioxoom lobatum*, alle vier ausschließlich Meeresbewohner.

Die *Noctiluca miliaris* (Fig. 141) zeigt am schönsten unter den Seetieren das Phänomen des Meerleuchtens. Die kugeligen, etwa 1 mm großen Körperchen kommen in so enormen Mengen in manchen Nächten an die Oberfläche des Meeres, daß dieses bei geringem Wellenschlag lebhaft zu funkeln anfängt. Das Leuchten wird wahrscheinlich durch Oxydationsprozesse im Protoplasma veranlaßt, dauert aber bei Entziehung des Sauerstoffs längere Zeit fort. Die Hauptmasse des Körpers ist eine Gallertkugel, welche von einer Membran überzogen ist. Die Membran ist an

einer nabelförmig vertieften Stelle des Körpers vom Cytostom unterbrochen. An dieser Stelle liegt der Kern, umgeben von einer reichlichen Menge von Protoplasma, welches verästelte Stränge durch die gallertige Grundlage aussendet. Am Eingang des Cytostoms liegt ferner das wahrscheinlich nur zur Nahrungsaufnahme dienende Flagellum und der Tentakel.

Fig. 141. *Noctiluca miliaris*. A ganzes Tier, *n* Kern, *t* Tentakel, *o* Mundöffnung, daneben „Zahn“ und „Lippe“, letztere mit *f* Geißel; B, C oberes Ende der Körperblase, beginnende und weiter fortgeschrittene Teilung in Zoosporen, D Zoosporen (zum Teil nach Cienkowski).

Letzterer ist eine bandförmige Ausstülpung der Körpermembran mit einem quergestreiften muskulösen Inhalt; er bewegt sich langsam schwingend hin und her. Die *Noctilucen* vermehren sich durch einfache Querteilung (progame Vermehrung) und außerdem durch Schwärmerbildung (metagame [?] Vermehrung). Behufs letzterer sollen zwei Tiere miteinander unter Verlust der Tentakeln, Flagellen und Cytostome konjugieren. Nachdem eine wechselseitige Kernbefruchtung stattgefunden hat (?), gehen sie wieder auseinander; es sammelt sich jetzt in jedem Tier das Protoplasma zu einer Scheibe, welche durch sukzessive Teilungen in zahlreiche einkernige, ovale Keimlinge zerfällt. Diese sitzen zunächst noch der Gallertkugel auf, später lösen sie sich ab und ergeben kleine Geißelschwärmer, über deren weiteren Verbleib bisher keine Sicherheit erzielt worden ist (Fig. 141 B—D).

Leptodiscus medusoides (Fig. 142) hat vollkommen die Gestalt zarter, 1—1,5 mm großer *Medusen*. Die Gallertscheibe seines Körpers ist auf der Oberfläche von einer Membran bedeckt. Am höchsten Punkt der Glockenwölbung liegt eine Protoplasmaanhäufung mit einem einzigen Kern; von derselben geht einerseits ein zur Mundöffnung ziehender Strang aus, andererseits ein Kanal, welcher an seinem Ende ein feines Flagellum trägt. Die Tiere schwimmen äußerst schnell wie Medusen durch Zusammenklappen ihres Schirms, was durch zarte, auf der konkaven Seite verlaufende Muskelfasern bedingt wird. Sehr ähnlich *Craspedotella pileolus* Kofoid.

Fig. 142. *Leptodiscus medusoides* auf dem optischen Durchschnitt und von der Fläche gesehen. *f* Geißel, *m* Mundöffnung, *n* Kern, *o* Zuleitung zum Mund, *p* Protoplasmastrang.

III. Klasse.

Sporozoen.

Als Sporozoen bezeichnet man Protozoen, welche ausschließlich parasitisch leben und durch diese Lebensweise in ihrer Ernährung, Fortbewegung und Fortpflanzung in hohem Maß und in sehr ähnlicher Art beeinflusst sind. Sehr viele Sporozoen schmarotzen, so lange es ihre Größe ihnen gestattet, in Zellen („*Cytosporidien*“); da sie, auch nachdem sie die Wirtszelle verlassen haben, nicht von geformter, sondern nur von flüssiger Nahrung leben, fehlen alle Einrichtungen zur Nahrungsaufnahme (kein Cytostom, keine Pseudopodien), sogar in den nicht seltenen Fällen, in denen der Körper von einer Cuticula überzogen ist. Desgleichen fehlen in der Regel besondere Einrichtungen zur Fortbewegung. Das gelegentliche Auftreten amöboider Beweglichkeit oder von Geißeln spricht für eine nahe Verwandtschaft mit *Rhizopoden* und *Flagellaten*, so daß es schwer fällt, scharfe Grenzen gegen beide ihrerseits wieder untereinander nahe verwandte Klassen zu ziehen. Sehr enge Beziehungen ergeben sich besonders zwischen *Hämosporidien* und parasitischen *Flagellaten* (*Trypanosomen*). Sporozoen sind somit parasitisch umgewandelte *Rhizopoden* oder *Flagellaten*. Für die Fortpflanzung ist besonders charakteristisch die ganz verschiedene Beschaffenheit der vor und nach der Befruchtung eintretenden, der pro- und metagamen Entwicklungsstadien. Die progame Entwicklung (Schizogonie) führt in der Regel zur „Autoinfektion“, zur Vermehrung der Parasiten in den Geweben des Wirts; der Parasit wächst mäßig heran und zerfällt in zahlreiche junge Tiere (*Merozoite*), welche von neuem heranwachsen und sich teilen. Dieser Vermehrungsprozeß kann sich häufig wiederholen, bis eine Art Geschlechtsreife erzielt ist; nur bei den Gregarinarien ist er durch ein einmaliges, mächtiges Anwachsen des Tieres ersetzt, welches erst in der die Befruchtung vorbereitenden Periode in viele Teilstücke zerlegt wird. Die Befruchtung geht zumeist der Encystierung voraus, seltener wird sie innerhalb der Cyste bewirkt; selten ist sie eine Verschmelzung von Isogameten, meist werden unbewegliche Makrogameten von äußerst beweglichen geißeltragenden Mikrogameten befruchtet. Dabei kann der geschlechtliche Dimorphismus von langer Hand vorbereitet werden und in den den Makro- und Mikrogameten vorausgehenden Generationen (Gametocyten) schon zum Ausdruck kommen. Die metagame Entwicklung (Sporogonie) verlangt Encystierung und dient zum Transport der Keime in neue Wirte. Innerhalb der Cyste bilden sich Sporen, die selten nackt, meist mit festen Hüllen umgeben sind; in den Sporen entstehen Sporozoite, die Ausgangspunkt der progamen Entwicklung werden. Bei allen die Befruchtung vorbereitenden oder ihr unmittelbar folgenden Teilungen bleiben Teile des Protoplasmakörpers, welche sogar degenerierende Kerne enthalten können, unbenutzt; sie bilden den „Restkörper“. — Von dieser Entwicklungsweise weichen die auch sonst eigenartig beschaffenen *Myrosporidien* und *Sarkosporidien* in vielen Punkten ab; doch bilden sie ebenfalls behufs Neuinfektion Sporen und Sporozoite.

I. Ordnung. Gregarinarien.

Die typischen Vertreter der Sporozoen, zugleich die am längsten bekannten, sind die *Gregarinarien*, Parasiten von ovoider oder faden-

förmiger, an Rundwürmer erinnernder, meist etwas abgeplatteter Gestalt, die bisher nur bei wirbellosen Tieren gefunden wurden, wo sie den Darm oder die Geschlechtsdrüsen, seltener die Leibeshöhle bewohnen. Das Protoplasma (Fig. 143 I, A, 1) ist schärfer als bei anderen *Protozoen* in ein helles Ectosark (*ek*) und ein trübkörniges Entosark (*en*) gesondert. Ersteres wird nach außen von einer nicht überall deutlich erkennbaren, zumeist aber doppelt konturierten Cuticula (*cu*) überzogen, welche für flüssige Nahrung passierbar sein muß, da ein Cytostom fehlt. Bei vielen *Gregarinen* (vielleicht bei allen) gewahrt man eine doppelte Streifung, eine Längsstreifung, die durch Furchen der Oberfläche bedingt ist und somit ihren Sitz in der Cuticula hat, und eine dem Ectosark angehörende Querstreifung, die durch zirkuläre oder in flachen Spiraltouren angeordnete Muskelfibrillen hervorgerufen wird. Die Anwesenheit der Muskelschicht macht die lebhaften, wellenförmig von einem Ende zum anderen verlaufenden Kontraktionen und die dann und wann auftretenden plötzlichen winkeligen Knickungen des Körpers verständlich, nicht aber eigentümliche, an Diatomeen erinnernde, gleitende Bewegungen, welche gewöhnlich die Ortsveränderung der *Gregarinen* verursachen und sich ohne irgendwelche Gestaltveränderung vollziehen. Dieselben werden durch die Annahme erklärt, daß die *Gregarinen* am hinteren Ende einen Strang starrer Gallertfäden ausscheiden, dessen Verlängerung die Tiere vorwärts treibt.

Bei einem großen Teil der *Gregarinen* („*Polycystideen*“) zerfällt der Körper durch eine ringförmige Einschnürung in ein kleines vorderes und größeres hinteres Stück, Protomerit und Deutomerit (Fig. 143 A). Innerlich wird die Abgrenzung beider Stücke dadurch bewirkt, daß das Entosark von einer Ectosarkbrücke quer durchsetzt wird. Im Deutomerit liegt der bläschenförmige Kern, welcher bei allen *Gregarinen* (auch den ungekammerten „*Monocystideen*“ [1]) in Einzahl vorhanden ist. Man spricht bei vielen *Gregarinen* noch von einem „Epimerit“ (I), einer Einrichtung, welche mit der eigentümlichen Art ihres Parasitismus zusammenhängt. Alle *Gregarinen* sind in der Jugend ganz oder mit ihrem vorderen Ende in das Innere einer Wirtszelle eingeschlossen, welche sie auf vorgedückteren Stadien verlassen. Viele von ihnen bleiben dann noch eine Zeitlang mit einem Fortsatz am vorderen Ende des Protomerits im Zellkörper befestigt. Dieser Fortsatz, das „Epimerit“, ist mit cuticularen Anhängen, Fäden oder Widerhaken, welche zur festeren Verankerung dienen, versehen; er geht häufig verloren, wenn die *Gregarine* endgültig den Zusammenhang mit der Wirtszelle aufgibt. — Bei den im Darm lebenden *Gregarinen* findet man vielfach „Assoziationen“: zwei, ab und zu auch eine größere Anzahl von Tieren reihen sich derart hintereinander, daß das vordere Ende des einen Tieres an das hintere Ende des anderen anschließt (A). Vielleicht sind die „Assoziationen“ Vorbereitungen zu den Konjugationen, welche im Verlauf der Fortpflanzung auftreten.

Die Vermehrung erfolgt bei den typischen Formen im encystierten Zustande (Fig. 143, 2). Gewöhnlich findet man in einer Cyste zwei Tiere, seltener nur eines, ausnahmsweise mehr als zwei. Nachdem jedes Tier für sich durch Vermehrung seines Kernes vielkernig geworden ist, zerfällt es zunächst oberflächlich, später auch in den inneren Partien in kleine einkernige Kugeln, die Gameten (II, 3). Die Gameten verschmelzen paarweise zu einem Körper, welcher spindelförmige Gestalt annimmt und sich mit einer festen Hülle umgibt, der Spore,

Zygote oder „Pseudonavicelle“ (4, IV—VI). Daß immer zwei Gameten verschiedener Abstammung konjugieren, geht daraus hervor, daß bei *Stylorhynchus* die Gameten des einen Tieres mit Geißeln versehen, die des anderen Tieres unbeweglich sind. Der hiermit angebahte Geschlechtsdimorphismus ist bei *Aggregaten* so gesteigert, daß fadenförmige Spermatozoiden gebildet werden, wie bei *Coccidien*. Der bei der Bildung der Gameten zurückbleibende Restkörper (Protoplasma mit degenerierenden Kernen) scheint durch sein großes Quellungsvermögen unter günstigen Verhältnissen die Cyste zum Platzen zu bringen und so die Entleerung der Pseudonavicellen zu bewirken. Zu letzterem Zweck finden sich bei manchen *Gregarinen* besondere Ausführgänge, die Sporoducte. Unter abermaliger Hinterlassung eines Restkörpers

Fig. 143. Verschiedene Gregarinen: I.—VII. Entwicklung von *Stylorhynchus*, I. *Stylorhynchus longicollis* (nach Ai. Schneider), II. zwei eneystierte Tiere von *St. oblongatus* in beginnender Gametenbildung zur Hälfte dargestellt, III. Hälfte einer in der Keimung weiter vergrößerten Cyste, geschlechtlich differenzierte Gameten in Kopulation, IV.—VII. Bildung und Keimung der Zygote von *St. longicollis*, stärker vergrößert, IV. Gameten in Copula, V. verschmolzen, VI. beginnende Teilung, VII. 8 Sporozoite gebildet. — A *Clepsidrina blattarum* — 1.—4. *Monocystis magna* nach Cuénot. 1. zwei von Spermatozoen des Regenwurms umhüllte Tiere, in Copula, an den Samentriebern des Regenwurms, 2. die Tiere eneystiert, 3. und 4. ein kleiner Teil der Cyste: Bildung und Konjugation der Gameten, stärker vergrößert (sollen nach Brasil schwach sexuell differenziert sein). g Gameten, g¹ Zoosporen, g² Oosporen, pm Protomerit, cu Cuticula, dm Deutomerit, n Kern, ek Ectosark, en Entosark, s Samenfäden des Regenwurms, r Restkörper, z Zygote.

teilt sich der Sporenhalt in die sichelförmigen Keime oder Sporozoiten (meist 8). Die Sporozoite müssen aus den Sporen auswandern und von neuem in Gewebszellen eindringen, um zu *Gregarinen* zu werden. Die Auswanderung der Sporozoiten setzt voraus, daß die Sporen in einen neuen, geeigneten Wirt gelangen. Vielfach tritt auch die Umbildung des Cysteninhalts in Pseudonavicellen erst ein, wenn die Cysten aus dem ursprünglichen Wirt herausgelangt sind.

Die bekanntesten Gregarinen sind die in den Samenbildungszellen des Regenwurms schmarotzende und im reifen Zustand daher mit Spermatozoen gespickte Monocystidee *Monocystis tenax* Duj. und die zuerst in Epithelzellen, dann im Lumen des Darms von *Periplaneta orientalis* (Bäcker-schabe) lebende Polycystidee *Gregarina (Clepsidrina) blattarum* Sieb. Mit Epimerit versehen *Stylorhynchus longicollis* F. St.

II. Ordnung. Coccidarien.

Den echten Gregarinen stehen von allen Sporozoen die *Coccidien* am nächsten, ebenfalls Zellparasiten, deren einkerniger Körper jedoch weder eine Cuticula, noch eine Differenzierung in Proto- und Deutomerit erkennen läßt. Das bekannteste Beispiel ist die in der Leber und im Darmepithel der Säugetiere (auch des Menschen) schmarotzende *Eimeria stiedae*, zumeist *Coccidium cuniculi* (oviforme) genannt. Bei der progamen Entwicklung teilt sich der herangewachsene Parasit (Fig. 144, 2) innerhalb der infizierten Zelle in viele Stücke (3, 4, 8); diese gehen auseinander, infizieren andere Zellen und beginnen das Wachstum und die Teilung von neuem (1—4) (Autoinfektion). Nach mehrfacher Wiederholung dieses Vorgangs tritt Befruchtung ein (5); einige Tiere wachsen

Fig. 144. 1.—7. Entwicklung von *Coccidium schubergi* nach Schaudinn. 1. Eindringen des Sporozoiten in die Epithelzelle, 2. Wachstum des Sporozoiten, 3. Kernvermehrung, 4. Teilung in Merozoite, 5. Makrogamete von Mikrogameten umschwärmt, 6. Zygote in 4 Sporen geteilt, 7. Umbildung der Sporen in 2 Sporozoite, 8.—11. *Eimeria stiedae* (nach Wasielesky und Metzner), 8. Autoinfektion (progame Vermehrung), 9.—11. Keimung der Zygote, 9. Bildung der Sporoblasten, 10. Umbildung der Sporen in Sporozoite, 11. eine Spore mit 2 Sporozoiten, stärker vergrößert. c Sporozoit, k Kern desselben, e Epithelzelle, n Kern derselben, mi Mikrogamete, o Makrogamete, sp Sporen, sp' Sporoblasten, z eingeschlossene Sporozoiten, r Restkörper.

zu Makrogameten heran, andere liefern durch Teilung Mikrogameten, kleine lebhaft mit 1—2 Geißeln schwimmende Körper. Der befruchtete Makrogamete, die Zygote (6, 7, ferner 9, 10), encystiert sich, gelangt nach außen und dient zur Infektion neuer Tiere. Bei ihrer früher oder später beginnenden Keimung, zum Abschluß aber nur in einem neuen Wirt gelangenden Keimung teilt sich der Cysteninhalte (6) in mehrere sich zu Sporen abkapselnde Sporoblasten (bei *Eimeria* 4). Jede Spore (7, 11) liefert ein bis mehrere Sporozoite (bei *Eimeria stiedae* 2), wobei Restsubstanz zurückbleibt (r). *Eimeria stiedae*, früher *C. cuniculi* Rivolta (oviforme Leuck.) genannt, erzeugt in der Leber und im Darm von Säugetieren, selten beim Menschen, häufig beim Kaninchen käsig Knötchen, ist bei Rindern Ursache der roten Ruhr.

III. Ordnung. Hämosporidien.

Die *Hämosporidien* sind in Bau und Entwicklungsweise den *Coccidarien* sehr ähnlich; sie sind Blutparasiten und werden deshalb sowie auf Grund einiger noch nicht genügend sichergestellter Analogien für Verwandte der *Trypanosomen* erklärt. Die im Menschen vorkommenden Formen (*Hämamöben*) veranlassen das Wechselfieber oder die Malaria. Auch hier findet man eine progame, mit Autoinfektion gepaarte und eine metagame, die Übertragung auf andere Tiere vermittelnde Fortpflanzung. Die in die Blutkörperchen eingedrungenen Parasiten (Fig. 145, 1—3) wachsen heran und teilen sich (Gänseblümchenform), wobei ein aus zersetztem Blutrot entstandener Pigmenthaufen ausgeschieden wird. Die Teilprodukte werden durch Zerfall der Blutkörperchen frei (Fieberanfall) und infizieren andere Blutzellen. So kann die Autoinfektion

Fig. 145. Entwicklung von *Plasmodium praecox* (nach Grassi). 1 Blutkörperchen mit frisch eingedrungenen Hämamöbe, 2 H. in Vermehrung, 3 junge Tiere kurz vor dem Zerfall des Blutkörperchens, 4 und 5 Bildung der Makrogameten, 6 Bildung der Mikrogameten, 7 Befruchtungsstadium, 8 befruchteter, beweglicher Makrogamet (Ookinete); 9 Darm von *Anopheles*: vorderes Ende mit linker Speicheldrüse, Mitteldarm bedeckt mit Hämamöbenecysten. 10—12 Teile von Cysten, 10 Bildung der Sporoblasten, 11 und 12 Entwicklung von Sporozoiten aus den Sporoblasten mit Hinterlassung eines Restkörpers, 13 Stückchen einer Speicheldrüse von *Anopheles* mit Sporozoiten infiziert. Alle Figuren mit Ausnahme von Figur 9 sehr stark vergrößert.

lange Zeit fortgehen, bis die in die Blutkörperchen eingewanderten Hämamöben, ohne sich zu teilen, zu den „Halbmonden“ heranwachsen (4); diese runden sich entweder zu Makrogameten (5) ab oder liefern 8 Mikrogameten (6). Die Kopulation derselben scheint nur einzutreten, wenn sie in den Darm blutsaugender Mücken geraten. Der befruchtete Makrogamet, der „Ookinete“, wandert in die Darmwand der Mücke, vergrößert sich enorm, encystiert sich und liefert viele hüllenlose Sporoblasten. Aus jedem Sporoblasten entwickeln sich zahlreiche Sporozoiten, welche auswandern, in die Speicheldrüsen der Mücken gelangen und durch den Mückenstich in das Blut des Menschen wieder eingimpft werden. Für die Malariaparasiten des Menschen scheinen vorwiegend Arten der Gattung *Anopheles* (nicht *Culex pipiens*) als Zwischenwirt zu dienen. Da Mückenlarven in Sümpfen am besten gedeihen, da ferner die Entwicklung der Parasiten in der Mücke eine Temperatur über 20° C. ver-

langt, erklärt sich die Verbreitung der Malaria in sumpfigen Gegenden wärmerer Länder. Die verschiedenen Arten der Malaria scheinen durch verschiedene Parasiten bedingt zu sein. *Plasmodium* (*Haemamoeba*) *malariae* Lav., *Pl. praecox* Gr. et. Fel., erstere Ursache der „Quartana“, letztere des perniziösen Wechselfiebers. — Zu den *Hämosporidien*, vielleicht aber auch zu den *Trypanosomen* gehört *Babesia* (*Piroplasma*) *bigemina*, Ursache des Texasfiebers der Rinder, welches durch eine Zecke *Boophilus bovis* übertragen und durch die Eier von einer Zeckengeneration auf die nächste „vererbt“ wird. *Babesia bovis*, durch *Ixodes reduvius* übertragen, erzeugt die Hämoglobinurie der Rinder.

IV. Ordnung. Myxosporidien.

Die *Myxosporidien* sind meist große, oft mit bloßem Auge wahrnehmbare Körper, welche besonders in *Fischen* und *Arthropoden* gefunden werden. Wo sie in Hohlorganen auftreten, sind sie nackt und mit Pseudopodien versehen. Im Innern parenchymatöser Organe, wie Herz, Niere, Leber, Hirn, Muskeln etc., sind sie gewöhnlich von

Fig. 146.

Fig. 147.

Fig. 146. Entwicklung von *Myxobolus Pfeifferi*. I Pansporoblast mit Hülle und Restkernen (r), geteilt in 2 Sporoblasten, II Sporoblast in Umbildung zur Spore, s Hüllzellen, p Polzellen mit Polkapseln, g Amöboidkeim mit 2 Kernen, III fertige Spore mit ausgeschleuderten Fäden der Polkapseln, die beiden Kerne des Amöboidkeims verschmelzen (schematisiert nach Keisselitz).

Fig. 147. *Sarcocystis miescheriana* aus dem Zwerchfell eines Schweines (nach Bütschli). bs Hülle, sp Sporenkugeln.

einer vom Wirt gelieferten Hülle umgeben; hier erzeugen sie gewaltige Zerstörungen, indem sie, anfangs einkernig, zu vielkernigen Körpern heranwachsen, welche sich durch Teilung vermehren. Noch ehe das Körperwachstum beendet ist, beginnt die Sporulation, daher der Name „*Neosporidien*“. Im Inneren des Protoplasmas sondern sich Fortpflanzungskörper mit 1 oder 2 Kernen ab, die Anlagen der Pansporoblasten. Bei den bekannteren Formen liefert der Pansporoblast 2 Sporen in folgender Weise (Fig. 146). Durch Teilung entwickeln sich im ganzen 14 Kerne, von denen zwei mit ihrem zugehörigen Protoplasma (r) die Hülle des Pansporoblasten bilden. Die übrigen Kerne bilden 2 Gruppen zu je 6. Je zwei Kerne mit der Hauptmasse des Protoplasma liefern den „Amöboidkeim“; sie scheinen durch Reifeteilungen sich frühzeitig von den anderen zu unterscheiden; obwohl lange getrennt, verschmelzen sie (Fig. 146 II, III) schließlich doch miteinander (Karyogamie). Zwei weitere Kerne (s) mit ihrem Protoplasma liefern die

zweiklappige Sporenschale, die übrigen zwei (p) endlich die Polkapseln; letztere gleichen im Bau den Nesselkapseln der Cölenteraten, sind wie diese ovale Kapseln und enthalten Fäden, die unter bestimmten Verhältnissen ausgeschleudert werden (III) und die Aufgabe haben, die „Psorospermien“ — so nannte man früher die Sporen — zu befestigen, damit die kleinen in ihnen enthaltenen amöboiden Keime beim Auskriechen in die Gewebe des Wirts gelangen können. Experimentell ist festgestellt, daß die Entladung der Polkapseln durch die Darmsäfte der Fische verursacht wird, was es wahrscheinlich macht, daß die Infektion der Fische vom Darm aus erfolgt. — Zu bemerken ist noch, daß die Zahl der Sporen, welche aus einem Pansporoblasten entstehen, und ebenso die Zahl der Polkapseln bei den einzelnen Gattungen eine sehr verschiedene ist.

Die *Myxosporidien* erzeugen häufig heftige Fischepidemien, so *Myxobolus pfeifferi* Thél. die Beulenkrankheit der Barben; *Myxidium lieberkühni* Bütschli lebt in der Harnblase von Hechten. Auch die Krankheiten vieler wirbelloser Tiere sind durch Myxosporidien bedingt, so die berüchtigte Pebrinekrankheit der Seidenraupe durch das auch die Eier infizierende *Nosema (Glugea) bombycis* Naegeli. Den *Myxosporidien* steht ein Parasit aus der Nasenschleimhaut des Menschen, das in den Tropen vorkommende *Rhinosporidium hominis*, nahe.

V. Ordnung. Sarcosporidien.

Die *Sarcosporidien* (Fig. 147), auch Rainey-Mieschersche Schläuche genannt, finden sich in den quergestreiften Muskeln der Wirbeltiere, besonders der Säugetiere; es sind ovale, zwischen die Fibrillen der Sarkolemmschläuche eingelagerte Cysten, deren Kapsel radialstreifig ist, als wäre sie von Porenkanälchen durchbohrt oder aus Stäbchen zusammengesetzt. Der Inhalt reifer Cysten besteht aus Sporen, die in ein Stroma eingebettet sind und zahlreiche nieren- oder sichelförmige Sporozoite umschließen. *Sarcozystis miescheriana* Kühn in Muskeln des Schweins, *S. muris* Blanch. in Muskeln der Maus, *S. lindemanni* Rivolta selten in Muskeln des Menschen.

Im Anschluß an die *Sporozoen* seien schließlich noch vielumstrittene Körperchen von außerordentlicher Kleinheit erwähnt, welche man bei vielen infektiösen Krankheiten (Variola, Trachom, Hundswut etc.) gefunden hat und für Erreger der betreffenden Krankheit hält. Prowazek hat dieselben unter dem Namen *Chlamydozoa* zusammengefaßt.

IV. Klasse.

Ciliaten, Wimperinfusorien.

Mit den *Rhizopoden* rivalisieren an Mannigfaltigkeit der Arten und Zahl der Individuen die *Wimperinfusorien* oder *Ciliaten*, Tiere von so kompliziertem Bau, daß derselbe lange Zeit als ein sicherer Beweis der Vielzelligkeit galt. Alle *Infusorien* haben eine für die jeweilige Art bestimmte Körpergestalt; dieselbe ist bei den „ametabolen“ Formen vollkommen unveränderlich, während die „metabolen“ Infusorien unter Einschnürungen der Körperoberfläche sich durch enge Passagen hin-

durchwinden können; nach Überwindung des Hindernisses kehren jedoch auch sie zur normalen Gestalt zurück. Die Konstanz der Körpergestalt hängt mit der Erhärtung der Oberfläche zu einer gegen die Sarcode mehr oder minder deutlich abgesetzten Pellicula (Cuticula) zusammen, welche bei den ametabolen Formen panzerartige Festigkeit gewinnt, bei den metabolen dagegen eine große Biegsamkeit bewahrt. Die Pellicula wird von den Wimpern oder Cilien bedeckt, kleinen, schwingenden Fortsätzen, welche nicht einzeln, sondern in größeren Mengen gleichzeitig bewegt werden und sowohl zur Fortbewegung als auch zum Herbeistrudeln der Nahrung dienen; sie bilden das systematisch wichtigste Merkmal der Klasse (Fig. 148 u. f.).

Die Anwesenheit einer Pellicula macht die Einrichtung eines nur bei manchen parasitischen Arten fehlenden Cytostoms (*o*) nötig, da die Nahrungskörper durch die Pellicula nicht hindurchgepreßt werden und daher nicht mehr an jeder Stelle in den Körper hineingelangen können. Die Pellicula samt ihrer Bewimperung senkt sich an einer Stelle trichterartig in das Körperinnere hinein und bildet eine Art Speiseröhre (Cytopharynx); am Grund derselben ist sie unterbrochen, so daß hier Wasser und Körperprotoplasma miteinander in Berührung kommen. Durch das Schlagen der Wimpern wird Wasser und darin suspendierte Nahrung durch den Mund aufgenommen und gegen das Protoplasma gepreßt, welches dem Druck nachgibt. Indem sich die so entstandene Aussackung (*na'*) allmählich abschnürt, entsteht eine Flüssigkeitsansammlung im Protoplasma, eine Nahrungsvakuole (*na*), welche von der Strömung im Körperinnern erfaßt und herumgetragen wird. Das Unverdauliche wird an einer bestimmten, für gewöhnlich in keiner Weise ausgezeichneten Stelle, der Cytopyge (Zellenafter), ausgestoßen. Kontraktile Vakuolen (*cv*) fehlen nur selten (bei Meeresbewohnern und Parasiten); sie sind konstant in Zahl und Lagerung und besitzen oft zuführende Kanäle, die ihren Inhalt in die Vakuole entleeren, welche ihn weiter nach außen befördert.

Fig. 148. Paramecium. 1. *P. aurelia* in Teilung, 2. Abschnürung des Cytostoms des hinteren Teilspröhlings vom alten Cytostom auf einem früheren Teilungsstadium, 3. gepreßtes *P. caudatum* schematisiert. *k* Kern, *nk* Nebenkern, *o* Cytostom, *k'*, *nk'*, *o'* die betreffenden Teile des hinteren Tiers, *cv* kontraktile Vakuole im kontrahierten, *cv'* im ausgedehnten Zustand, *t* Trichocysten, *t'* dieselben ausgeschleudert, *na* Nahrungsvakuole, *na'* in Bildung begriffen

Inkonstante Vorkommnisse sind Trichocysten, Nesselkapseln und Muskelfibrillen. Trichocysten sind kleine Stäbchen in der Rindenschicht des Körpers, welche senkrecht zur Oberfläche gestellt sind und bei Behandlung mit Reagentien (am besten Chromsäure) sich in einen die Pellicula durchbohrenden Faden verlängern. Auf Grund dieser Erscheinungen haben manche Forscher sie für Verteidigungs- und Angriffswaffen ähnlich den Nesselkapseln der Cölenteraten erklärt, während andere sie für

Taststäbchen halten; mit den Cilien stehen sie in keiner Verbindung. Echte Nesselkapseln wurden selten beobachtet; dagegen findet man häufig Muskelfibrillen, welche zwischen Pellicula und Ectosark verlaufen und ihre Anwesenheit durch rasche, zuckende Bewegungen des Tieres verkünden.

Haupt- und
Nebenkern.

Äußerst interessant sind die Kernverhältnisse, insofern eine Sonderung in zweierlei, physiologisch ungleichwertige Kerne, Haupt- und Nebenkern, eingetreten ist. Der Hauptkern (Nucleus der älteren, Macronucleus der neueren Autoren) ist ein großer ovaler, stäbchen- oder rosenkranzförmiger Körper, der sich intensiv in Färbeflüssigkeiten färbt und von einer Membran umschlossen ist; unter seinem Einfluß scheinen sich alle gewöhnlichen Lebensverrichtungen (Bewegung, Ernährung etc.) zu vollziehen. Neben ihm oder in einer Nische seines Körpers eingebettet liegt der sehr viel kleinere Nebenkern (Mikronucleus, früher Nucleolus genannt), der sich gewöhnlich schwächer färbt und nur bei den Fortpflanzungserscheinungen eine Rolle spielt. Da er bei allen geschlechtlichen Vorgängen besonders in den Vordergrund tritt, kann man ihn geradezu Geschlechtskern nennen.

Teilung.

Die Vermehrung der *Infusorien* erfolgt durch Zweiteilung (Fig. 148, 153, 154), seltener, und dann nur im encystierten Zustand, durch Teilung in zahlreiche Stücke; bei *Peritrichen* und *Suctorien* wurde auch Knospung beobachtet. Stets teilt sich zuerst der Nebenkern unter Spindelbildung, sehr viel später der Hauptkern durch Streckung und biskuitförmige Einschnürung. Die alte Mundöffnung (*o*) verbleibt im vorderen Teilsproßling, doch schnürt sich öfters von ihr eine Ausstülpung (Fig. 148² *o'*) ab, welche dem hinteren Sproßling zufällt und sich in ihm zu einer neuen Mundöffnung entwickelt.

Kon-
jugation.

Die Perioden der Teilung werden von Zeit zu Zeit durch die geschlechtlichen Vorgänge der Konjugation unterbrochen, welche wir im folgenden für die *Paramécien* schildern wollen (Fig. 149). Zwei *Paramécien* legen sich zunächst mit den vorderen Enden, später fast mit ihren ganzen ventralen Seiten aneinander, so daß Mundöffnung gegen Mundöffnung steht. In der Nachbarschaft der letzteren bildet sich auf vorgerückten Stadien der Konjugation eine Verwachungsbrücke; schließlich gehen die Tiere auseinander und regenerieren ihre verloren gegangenen Mundöffnungen. Während dieser äußerlich leicht erkennbaren Vorgänge hat sich im Innern eine vollkommene Umgestaltung des Kernapparats angebahnt und zum Teil vollzogen. Der Hauptkern wächst in Fortsätze aus, welche sich in kleine Stücke zerlegen; diese verschwinden in den ersten Wochen nach aufgehobener Konjugation (wahrscheinlich meist durch Resorption) und machen einem neuen Kern Platz, einem Abkömmling des Nebenkerns. Die Nebenkernkerne werden am Anfang der Konjugation zu Spindeln, welche in jedem Tier durch zweimalige Teilung vier Spindeln liefern. Von den vier Spindeln gehen drei, die Nebenspindeln, zugrunde und erinnern so an das Schicksal der Richtungskörper bei der Eireife; die vierte, die Hauptspindel, stellt sich in der Gegend der Mundöffnung senkrecht zur Körperoberfläche ein und teilt sich aufs neue in zwei Kerne, den oberflächlichen Kern, den Wanderkern oder männlichen Kern, und den tiefer gelegenen, den stationären oder weiblichen Kern. Die männlichen Kerne der beiden kopulierten Tiere werden ausgetauscht, indem sie sich auf der zu diesem Zweck gebildeten Protoplasmabrücke aneinander vorbeischieben. Nach dem Austausch verschmilzt der übergetretene männliche Kern

mit dem zurückgebliebenen weiblichen Kern des anderen Tieres zum Teilkern. Gewöhnlich bewahren die Kerne während dieser Vorgänge die Spindelstruktur. Zum Schluß einer Reihe komplizierter, bei den einzelnen Infusorien verschieden verlaufender Vorgänge entstehen aus

Fig. 149. Konjugation von *Paramecium*, *nk* Nebenkern, *k* Hauptkern, *o* Cytostom der konjugierenden Tiere.

I. Der Nebenkern wandelt sich zur Spindel um, im linken Tier Sichelstadium, rechts Spindelstadium.

II. Zweite Teilung des Nebenkerns in die Hauptspindel (links mit 1, rechts mit 5 bezeichnet) und die Nebenspindeln (links 2, 3, 4, rechts 6, 7, 8).

III. Die Nebenspindeln in Rückbildung (links 2, 3, 4, rechts 6, 7, 8), die Hauptspindeln teilen sich in die männliche und weibliche Spindel, links 1 in 1m und 1w, rechts 5 in 5m und 5w.

IV. Austausch der männlichen Spindeln nahezu vollendet (Befruchtung); dieselben stecken noch mit einem Ende in ihrem Muttertier, mit dem anderen Ende haben sie sich mit der weiblichen Spindel des anderen Paarlings vereint, 1m mit 5w und 1w mit 5m. Hauptkern in Teilstücke ausgewachsen.

V. Die aus Vereinigung von männlichem und weiblichem Kern entstandene primäre Teilspindel teilt sich in die sekundären Teilspindeln t' und t'' .

VI und VII. Nach Aufhebung der Konjugation. Die sekundären Teilspindeln teilen sich in die Anlagen der neuen Nebenkern (nk') und die Anlagen des neuen Hauptkerns pt („Placenten“). Der zerstückelte alte Hauptkern fängt an zu zerfallen. (Da *Paramecium caudatum* für die Anfangsstadien, *P. aurelia* für die Endstadien leichter verständliche Verhältnisse bietet, wurde für I–III *P. caudatum*, IV–VII *P. aurelia* gewählt. Der Unterschied beider Arten beruht darauf, daß *P. caudatum* einen Nebenkern, *P. aurelia* deren zwei hat, daß bei letzterem der Kernzerfall schon auf Stadium I beginnt.)

Teilprodukten des Teilkerns zwei zunächst gleichartig aussehende Kerne, von denen der eine zum Hauptkern, der andere zum Nebenkern wird.

Ziehen wir den Vergleich mit den Befruchtungsvorgängen der Metazoen, so entspricht der weibliche Kern dem Eikern, der männliche Kern dem Spermakern. Wie durch Vereinigung von Ei- und Spermakern der Furchungskern gebildet wird, so hier durch Vereinigung von weiblichem und männlichem Kern der Teilkern; wie eine Eizelle durch Befruchtung die Fähigkeit gewinnt, nicht nur wieder Geschlechtszellen zu liefern, sondern auch somatische Zellen, Zellen, welche den gewöhnlichen Lebensprozessen des Organismus vorstehen, so bildet der befruchtete Nebenkern nicht nur den Nebenkern, sondern auch den Hauptkern, den funktionierenden oder somatischen Kern. Mit anderen Worten, die Befruchtung führt bei den Infusorien zu einer vollkommenen Neugestaltung des Kernapparats und damit auch zu einer Neuorganisation des Infusors.

Bei den meisten Infusorien sind die konjugierenden Tiere gleichwertig (Isogameten) oder nur wenig voneinander unterschieden, die Befruchtung ist eine wechselseitige, und es trennen sich die Tiere nach der Befruchtung voneinander. Bei den *Peritrichen* dagegen (Fig. 150),

Fig. 150. *Epistylis umbellaria* (nach Greeff). Teil einer in „knospenförmiger Konjugation“ begriffenen Kolonie, *r* die durch Teilung entstandenen Mikrosporen, *k* Mikrosporen in Konjugation mit einer Makrospore.

meistenteils festsitzenden Formen, wird die Ähnlichkeit mit den geschlechtlichen Vorgängen der Metazoen noch weiter dadurch gesteigert, daß es zu einer geschlechtlichen Differenzierung und einer dauernden Verschmelzung (Kopulation) der Paarlinge kommt. Einige Tiere, die Makrogameten, behalten ihre Größe und sitzende Lebensweise bei; andere wiederum liefern durch lebhafte Teilung Gruppen von wesentlich kleineren Individuen, Mikrogameten; letztere lösen sich ab und suchen die Makrogameten auf, um mit ihnen dauernd zu verschmelzen bis auf

einen kleinen abfallenden Rest, der hauptsächlich aus dem kollabierten Cuticularsack besteht. Die Kernveränderungen sind prinzipiell dieselben wie bei *Paramaccium*, mit Ausnahme einiger durch die totale Verschmelzung bedingter Modifikationen.

I. Ordnung. Holotrichen.

Die *Holotrichen* sind unzweifelhaft die ursprünglichsten *Infusorien*, insofern alle Stellen der Körperoberfläche sich in der Bewimperung noch gleichartig verhalten: höchstens sind an den Enden des Tieres oder im Innern des Cytostoms einige Wimpern etwas stärker. Von bekannteren Formen gehören hierher die in fauligem Wasser lebenden, mit Trichocysten versehenen *Paramäcien* (Fig. 148): *Paramaccium aurelia* Müll. (1) mit zwei Nebenkernen, *P. caudatum* (2) mit einem Nebenkern; nach neueren Untersuchungen ist *P. aurelia* nur eine Modifikation von *P. caudatum*. Im Darm

des Frosches lebt *Opalina ranarum* Ehrbg., ohne Mundöffnung, mit zahlreichen gleichartigen Kernen. Die kleinen encystierten *Opalinen* werden mit den Fäkalien entleert und von den Froschlarven verzehrt, welche sich so infizieren.

II. Ordnung. Heterotrichen.

Die *Heterotrichen* (Fig. 151) haben noch die totale Bewimperung der *Holotrichen*, haben aber außerdem einen besonders stark entwickelten Wimperapparat, die adorale Wimperspirale. Diese ist ein flimmerndes Band, dessen eines Ende in größerer oder geringerer Entfernung von der Mundöffnung beginnt, dessen anderes Ende in spiralem Verlauf in die Mundöffnung hinein leitet. Das Band besteht aus quergestellten, zu

„Membranellen“ verklebten Wimperreihen, welche wie die Reihen eines Bataillons in der Längsrichtung des Bandes aufeinanderfolgen. Bei den bekanntesten *Heterotrichen*, den *Stentoren*, bildet das von der adoralen Wimperspirale umgrenzte „Peristomfeld“ das trompetenartig verbreiterte vordere Ende des Tieres, während sich nach rückwärts der Körper in eine Spitze verjüngt, welche vermöge hier entspringender Plasmafäden zum Anheften benutzt werden kann. Muskelfibrillen, welche vom hinteren zum vorderen Ende dicht unter der Pelli-cula verlaufen, ermöglichen den *Stentoren* energische zuckende Bewegungen. *Stentor coeruleus* Ehrbg., *St. polymorphus* Ehrbg., beide bauen sich während des Festsitzens gern Gallerthülsen. Als Parasit des Menschen verdient das *Balantidium coli* Malmst., welches bei Diarrhöen im Dickdarm auftritt, genannt zu werden; noch häufiger findet sich dasselbe, ohne Erkrankung hervorzurufen, im Dickdarm des Schweines (Fig. 152). Anderweitige Parasiten des menschlichen Darms: *Bal. minutum* Schaud., *Nyctotherus faba* Schaud.

Fig. 151.

Fig. 152.

Fig. 152. *Balantidium coli* (nach Leuckart).

Fig. 151. *Stentor coeruleus* (nach Schuberg). *p* Peristom, *ad* adorale Wimperspirale, *o* Cytostom, *cv* kontraktile Vakuolen, *ca* zuführende Kanäle, *k* Kern, *nk* Nebenkern.

III. Ordnung. Peritrichen

Der Körper der *Peritrichen* besitzt stets am vorderen Ende ein breites Peristomfeld mit der Mundöffnung, am hinteren Ende hat er entweder eine korrespondierende Fußscheibe oder er ist nach Art eines Kelchglases verjüngt und endigt in einen festsitzenden Stiel (Fig. 153). Konstant ist nur die adorale Wimperspirale, welche von den wulstigen Rändern der Peristommulde ausgeht, außerdem sich aber auch auf die Wimperscheibe fortsetzt, einen Deckel, welcher für gewöhnlich aus der Peristom-

mulde hervorragt, bei der Kontraktion aber fest auf sie gedrückt wird, während sich über ihm die Peristomlippen zusammenziehen. Außer der Wimperspirale kann noch ein Wimperkranz nahe dem hinteren Ende dauernd oder vorübergehend vorhanden sein. — Der Kern der *Peritrichen*

Fig. 153. *Carchesium polypinum* (nach Bütschli). Links Einzeltier, rechts drei Teilungsstadien. *n* Kern, *n'* Nebenkern, *cv* kontraktile Vakuole mit ihrem Reservoir *rs*; *wk* Ring, an dem sich ein hinterer Wimperkranz bilden kann, *Nv* Nahrungsvakuolen, *per* Peristom, *vst* Vestibulum, *um* undulierende Membran, *os* Ösophagus.

ist meist wurstförmig und mehrfach gebogen und beschreibt dann mit seinem hinteren Ende einen Haken, in dessen Winkel der kleine Nebenkern lagert. Die bekanntesten Repräsentanten der Ordnung sind die *Vorticellinen* (Fig. 150, 153), festsitzende Tiere mit einem Stiel, welcher

Fig. 154. *Stylonychia mytilus* (nach Stein). I gewöhnliches Tier, II Teilung. *k* Kern, *nk* Nebenkern, *p* Peristom mit adoraler Wimperspirale, *cv* kontraktile Vakuole, *c* Cirren, *sc* Seitencirren, *k'*, *nk'*, *p'*, *cv'* die betreffenden Teile des hinteren Tieres.

meist hohl ist und dann einen schwach spiraligen Muskel enthält. Der Muskel dringt in die Basis der *Vorticelle* ein und löst sich in ein Bündel feiner Fibrillen auf, welche unter der Cuticula bis zum Peristom hinziehen; wenn der Stielsmuskel sich kontrahiert, legt er sich und die umhüllende Stielscheide in korkzieherartige Windungen; so wird das Tier zurückgezogen, dabei sein vorderes Ende zugleich geschlossen. Die echten *Vorticellen* sind einzellebend, die *Carchesien* koloniebildend mit dichotom verästelt Stiel, *Epistylis* desgleichen, nur daß der Muskel fehlt und der Stiel solid und starr ist. *Vorticella nebulifera* Ehrbg., *Carchesium polypinum* L., *Epistylis plicatilis* Ehrbg. Hierher gehören auch die in enormen Massen auftretenden, abenteuerlich gestalteten Parasiten des Wiederkäuermagens (Pansen): *Ophryoscolex caudatus*, *Cycloposthium bipalmatum* etc.

IV. Ordnung. Hypotrichen.

Bei den *Hypotrichen* ist die Körpergestalt mehr oder minder stark abgeplattet und dadurch eine schärfere Sonderung zwischen Bauchseite und schwach gewölbter Rückenseite herbeigeführt (Fig. 154). Der Rücken ist frei von Wimpern, dagegen öfters mit Stacheln und feinen Tastborsten ausgerüstet; die Bauchseite trägt mehrere Längsreihen von Wimpern, außerdem mehrere aus verklebten Wimpern bestehende, gerade gestreckte Griffel und hakenförmig gekrümmte Cirren; letztere werden wie Beine der *Insekten* mit großer Behendigkeit zum Laufen auf Unterlagen verwandt. Zum Herbeistrudeln der Nahrung und zum Schwimmen dient eine ebenfalls ventral gelagerte mächtige adorale Wimperspirale. Der Hauptkern ist oft in zwei ovale, durch einen Faden verbundene Körper zerfallen. Die Zahl der Nebenkerns schwankt zwischen zwei und vier bei derselben Art; kein Infusor eignet sich zur Beobachtung der Nebenkerns so vorzüglich wie die *Hypotrichen*. — Die bekanntesten hypotrichen Infusorien sind die *Stylonychien*, *Stylonychia mytilus* Müll.

V. Ordnung. Suctorien oder Acinetinen.

Von den typischen *Infusorien* weichen die *Sauginfusorien* oder *Suctorien* (Fig. 22, S. 60) dadurch ab, daß sie als ausgebildete Tiere keine Wimpern und damit auch keine freie Ortsbewegung besitzen; sie sind entweder mit ihrer Basis auf einer Unterlage festgewachsen oder auf einem schlanken Stiele befestigt. Der gewöhnlich kugelige Körper ist von einer Cuticula bedeckt, welche bei der Gattung *Acineta* sich stellenweise abhebt und zu einem becherartigen Gehäuse erhärtet. Eine Mundöffnung fehlt, dafür sind die *Suctorien* mit Tentakeln oder Saugfüßchen versehen, feinsten Röhrchen mit kontraktile Wandungen, die im Protoplasma des Körpers beginnen und durch die Cuticula hindurchtreten. Die *Acineten* töten mittelst ihrer Tentakeln andere Tiere, namentlich *Infusorien*, legen die saugnapfartigen Enden der Tentakeln an und saugen sie aus. Im Innern des Protoplasma liegt außer den nur selten fehlenden kontraktile Vakuolen der große kompakte Kern; auch Nebenkerns scheinen allgemein verbreitet zu sein. Im Gegensatz zu den wenig oder gar nicht beweglichen ausgebildeten Tieren sind die Jugendformen sehr geschickte Schwimmer, welche nach Art der *holotrichen*, *hypotrichen* oder *peritrichen Infusorien* bewimpert sind. Sie bilden sich als knospenförmige Auswüchse auf der Oberfläche eines Muttertieres oder auch als „Embryonen“ im Innern; letzteres ist jedoch nur scheinbar und so zu erklären, daß die Stelle der Körperoberfläche, welche die Knospe erzeugt, vorher ins Innere des Körpers zur Bildung der Bruthöhle eingestülpt worden war. Nach längerem Herumschwimmen kommen die Tiere zur Ruhe, indem sie sich festsetzen, die Wimpern einziehen und Saugröhren bilden.

Im Süßwasser sind einige *Podophryen* (*P. quadripartita* Clap. und Lachm.) weit verbreitet, außerdem die in Infusorien schmarotzende *Sphaerophrya*; im Meer lebt auf *Hydroiden* und *Bryozoen* neben zahlreichen Arten der Gattung *Acineta* die *Podophrya* (*Ephelota*) *gummipara* R. Hertw. (Fig. 22).

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate über Protozoen.

1. Die **Protozoen** sind einzellige Organismen ohne echte Gewebe und ohne echte Organe.

2. Alle Lebensprozesse werden durch das **Protoplasma** (Sarcode) vermittelt, die Verdauung stets unmittelbar vom Protoplasma, die Fortbewegung und Nahrungsaufnahme durch Fortsätze des Protoplasma (Pseudopodien) oder durch Anhänge (Wimpern und Geißeln).

3. Die Exkretion erfolgt durch besondere Flüssigkeitsansammlungen, die kontraktilen Vakuolen.

4. Die Vermehrung erfolgt durch Knospung oder Teilung. Zeitweilig treten echte Befruchtungen auf, die von den Plasmogamien scharf zu unterscheidenden Karyogamien. Die Befruchtung kann durch dauernde Verschmelzung (Kopulation) oder vorübergehende Vereinigung (Konjugation) der Tiere ermöglicht werden; sie kann isogam, anisogam oder autogam sein.

5. Die *Protozoen* sind Bewohner des Wassers, einige leben auch in feuchter Luft; in trockener Luft vermögen sie nur im encystierten Zustand auszuharren, innerhalb einer Kapsel, welche das Vertrocknen verhindert.

6. Da im encystierten Zustand die *Protozoen* leicht durch den Wind verschleppt werden, erklärt sich ihr Auftreten in Infusionen und in Wasser, welches anfänglich keine Tiere enthält.

7. Die Einteilung der *Protozoen* in die Klassen der Rhizopoden, Flagellaten, Ciliaten und Sporozoen gründet sich auf die Fortbewegungsweise.

8. Die **Rhizopoden** besitzen wechselnde protoplasmatische Ausläufer, die Pseudopodien.

9. Die *Rhizopoden* werden eingeteilt in Moneren, Amöbinen, Heliozoen, Radiolarien, Thalamophoren und Mycetozoen.

10. *Amöbinen* und *Moneren* (?) haben beide eine unbestimmte Körpergestalt und unterscheiden sich voneinander, indem erstere einen Kern besitzen, letztere kernlos (?) sind.

11. *Heliozoen* und *Radiolarien* haben eine kugelige Körpergestalt, feine, radial ausstrahlende Pseudopodien und häufig Kieselskelette; sie unterscheiden sich voneinander, indem die *Radiolarien* eine Zentralkapsel besitzen, die den *Heliozoen* fehlt.

12. *Thalamophoren* (*Foraminiferen*) haben eine Schale, welche an einem Ende blind geschlossen, am anderen Ende zum Durchtritt der Pseudopodien geöffnet ist; im übrigen ist die Schale rein chitinös oder mit kohlensaurem Kalk imprägniert, einkammerig oder vielkammerig, gerade gestreckt oder spiral eingewunden, fest gedichtet oder von kleinen Öffnungen durchbohrt; die Pseudopodien sind manchmal lappig, häufiger fadenförmig, verästelt, anastomosierend.

13. Durch ihre Schalen und ihr massenhaftes Auftreten haben die *Thalamophoren* große geologische Bedeutung, indem sie mächtige Ablagerungen gebildet haben (Kreide, Nummulitenkalke) und noch bilden. Von geringerer Bedeutung sind die Kieselskelette der *Radiolarien*.

14. *Mycetozoen* (Myxomyceten der Botaniker) sind meist riesige Amöben mit netzförmig verästeltam Protoplasma (Plasmodien); sie

bilden komplizierte, an die Pilze erinnernde Fortpflanzungskörper (Sporenblasen und Carpome).

15. Die **Flagellaten** besitzen einen oder wenige lange, schwingende Fortsätze, welche zur Fortbewegung und zum Herbeistrudeln der Nahrung dienen, die Geißeln.

16. Die *Autoflagellaten* haben eine oder mehrere Geißeln, sie ernähren sich wie Pflanzen mittelst Chlorophylls (*Volvocineen*) oder leben von flüssiger Nahrung (die parasitischen Formen) oder nehmen geformte Nahrung auf, sei es mittelst Pseudopodien, oder mittelst eines Cytostoms oder eines Collares.

17. Parasiten des Menschen sind *Trichomonas vaginalis*, *Lambdia intestinalis* und andere, vor allem *Trypanosoma gambiense* (Ursache der Schlafkrankheit); vielleicht gehört hierher auch *Spirochaete pallida* (Ursache der Syphilis).

18. *Dinoflagellaten* haben zweierlei Geißeln und meist einen aus Zellulose bestehenden Panzer.

19. *Cystoflagellaten* sind Flagellaten mit einem von einer festen Membran umschlossenen Gallertkörper (*Noctiluca*, Meerleuchte).

20. **Sporozoen** sind parasitische Protozoen meist ohne Fortbewegungsorgane und ohne Mund; sie nehmen keine geformte Nahrung auf, sondern leben vom Gewebssaft. Bei ihrer wahrscheinlich stets mit Befruchtung und Wirtswechsel verbundenen Fortpflanzung erzeugt das encystierte Tier Sporen, die sich wiederum in Sporozoite teilen. Außerdem kommt meist noch eine zweite im ersten Wirt ablaufende Vermehrung vor (Autoinfektion).

21. Vorübergehend oder dauernd in Zellen schmarotzen die *Gregarinarien* (Sporen = Pseudonavicellen, Sporozoite = sichelförmige Keime), *Coccidarien*, *Hämosporidien* (Ursache der Malaria, Schmarotzer der Blutkörperchen).

22. Im Gewebe oder auch in Hohlorganen leben *Sarcosporidien* (Rainey-Mieschersche Schläuche der Säugetiermuskeln) und *Myxosporidien* (Psorospermien-schläuche der Fische, Psorospermien = Sporen).

23. Die **Ciliaten** oder auch **Infusorien** im engeren Sinne haben zahlreiche feine, schwingende Fortsätze, die Cilien, eine feste Oberflächenschicht (Pellicula), infolgedessen besondere Öffnungen zur Aufnahme und Abgabe von Stoffen, Zellenmund (Cytostom) und Zellenafter (Cytopyge).

24. Am interessantesten ist das Auftreten von zweierlei Kernen, eines Geschlechtskerns (Neben kern, Mikronucleus) und eines funktionierenden Kerns (Haupt kern, Makronucleus).

25. Bei der Konjugation werden Teile der Nebenkerne ausgetauscht und bewirken die Befruchtung. Der Hauptkern geht dabei zugrunde und wird durch ein Teilstück des befruchteten Neben kerns ersetzt.

26. Die Systematik der *Infusorien* gründet sich auf die Ausbildungsweise und Verteilung der Wimpern.

27. Die *Holotrichen* haben eine totale, gleichmäßige Bewimperung. Die *Heterotrichen* haben außer der totalen Bewimperung besonders kräftige Wimpern im Umkreis des Mundes (adorale Wimperspirale). Die *Peritrichen* haben nur die adonale Bewimperung. Die *Hypotrichen* haben auf der Bauchseite außer der Wimperspirale noch weitere, in Reihen gestellte Wimpern und Wimperbüschel. Die *Suctorien* besitzen gewöhnlich nur während der Jugendstadien Wimpern, später sitzen sie fest und ernähren sich durch Saugtentakeln.

Anhang.

Der Deszendenztheorie zufolge sollte man erwarten, daß Übergangsformen zwischen *Protozoen* und *Metazoen* existieren. Als solche sind die *Catallacten* beschrieben worden, Kugeln von flimmernden Zellen, die sich bei der Fortpflanzung in die einzelnen Zellen auflösen. Eigenartige vielzellige Tiere von äußerst primitivem Bau, denen im System der Metazoen schwer eine feste Stellung einzuräumen ist, sind ferner die *Salinella salve* Frenzel, *Lohmanella catenata* Neresheimer, die *Orthonectiden* und die *Dicymiden*. Früher wurde auch der *Trichoplax adhaerens* F. E. Schulze hierher gerechnet; derselbe ist eine Scheibe, welche nur aus zwei epithelartigen, durch Gallertgewebe getrennten Zellenlagen besteht; es hat sich herausgestellt, daß es sich bei ihm um Larven einer Meduse (*Eleutheria*) handelt, welche sich flächenhaft ausbreiten und das merkwürdige Aussehen gewinnen. Die *Dicymiden* und *Orthonectiden* haben ein vielzelliges Ectoderm, welches bei ersteren nur eine große Zelle, bei letzteren einen soliden Haufen von Zellen umschließt. Bei *Salinella* und *Lohmanella* endlich ist überhaupt nur eine, einen Hohlraum umschließende Zellschicht vorhanden. Da die *Dicymiden* in der Niere der *Cephalopoden*, die *Orthonectiden* in *Würmern* und *Echinodermen* parasitisch leben, ist es möglich, daß ihre niedere Organisation durch Rückbildung zu erklären ist.

Metazoen, vielzellige Tiere.

Nach Ausschluß der Protozoen kann man alle Stämme des Tierreichs unter dem Begriff „**Metazoen**“ d. h. „**höhere Tiere**“ zusammenfassen. Das Gemeinsame derselben besteht darin, daß sie aus zahlreichen gegeneinander abgegrenzten einzelnen Zellkörpern bestehen, und daß diese Zellen in mehreren Lagen angeordnet sind. Mindestens sind zwei Lagen vorhanden, eine Zellschicht, welche die Abgrenzung des Tierkörpers nach außen bewirkt, die Hautepithelschicht oder das Ectoderm, und eine den Darm auskleidende Zellenlage, das Entoderm oder die Darmepithelschicht; dazwischen kann noch eine dritte Gewebelage vorkommen, welche häufig durch die Leibeshöhle in eine äußere, Hautfaserschicht, und eine innere, Darmfaserschicht, gespalten wird. Man nennt die mittlere Körperschicht, unbekümmert darum, ob eine Leibeshöhle vorhanden ist oder nicht: Mesoderm. Die Vielzelligkeit ermöglicht eine höhere Entfaltung der Organisation; es treten in verschiedenen Graden der Spezialisierung Gewebe und Organe auf. — Bei keinem Metazoon wird ferner eine echte geschlechtliche Fortpflanzung, d. h. eine Fortpflanzung durch Geschlechtszellen vermißt; doch müssen wir mit der Möglichkeit rechnen, daß manche Arten die Befruchtung verloren haben und sich nur noch parthenogenetisch fortpflanzen. Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung kommen bei vielen Arten, namentlich bei den niederen *Würmern* und den *Cölenteraten*, Teilung und Knospung vor.

Für sämtliche Metazoen ist die Erscheinung der Eifurchung in hohem Grade charakteristisch; das befruchtete Ei teilt sich

in zahlreiche Zellen, welche als Furchungszellen zur Bildung des Keims vereinigt bleiben. Kein einziges Protozoon besitzt einen Furchungsprozeß; etwaige Teilungen führen hier zu neuen Individuen, die sich vollkommen voneinander trennen oder ausnahmsweise in einem lockeren Verbande (Stock, Kolonie) verbleiben.

II. Stamm.

Cölenteraten, Pflanzentiere.

Die zum Stamme der *Cölenteraten* gehörigen Tiere wurden früher wie auch jetzt noch von manchen Zoologen *Zoophyten* oder *Pflanzentiere* genannt; von Cuvier wurden sie mit den *Echinodermen* zum Typus der *Radiaten* vereint, eine Vereinigung, welche Leuckart, der Vater des Namens „Cölenteraten“ wieder rückgängig machte, weil bei den *Echinodermen* ein besonderer Darm und eine besondere Leibeshöhle vorhanden sind, bei den *Cölenteraten* dagegen nur ein einziges Hohlraumssystem. Jeder der drei Namen bezieht sich auf bestimmte wichtige Merkmale des Stammes.

1. Der Name „*Pflanzentiere*“ wurde mit Rücksicht auf den allgemeinen Habitus gewählt. Die meisten *Cölenteraten* sind wie Pflanzen auf dem Boden festgewachsen und bilden vermöge unvollständiger Knospung busch- oder rasenartige Kolonien; die Ähnlichkeit ist jedoch nur eine äußerliche, da bei einer einigermaßen genauen Untersuchung die tierische Natur keines einzigen *Cölenteraten* auch nur im geringsten zweifelhaft sein kann. Der Name darf daher nicht so verstanden werden, als ob es Organismen seien, welche auf der Grenze von Tier- und Pflanzenreich stehen. Auch gibt es neben den festsitzenden frei bewegliche Formen, welche mit großer Behendigkeit im Wasser schwimmen.

2. Die meisten *Cölenteraten* sind radialsymmetrisch; in ihrem Körper ist stets eine Achse feststehend, die Hauptachse, deren eines Ende durch die Mundöffnung, deren anderes Ende durch das blinde Darmende charakterisiert ist. Im Umkreis der Hauptachse sind im großen und ganzen die Organe des Körpers gleichmäßig verteilt, so daß zahlreiche, den Körper symmetrisch halbierende Teilebenen möglich sind. Bei den *Schwämmen* allerdings ist die Verteilung der Organe so regellos, daß man eher von Asymmetrie oder Anaxonie reden könnte; andererseits gibt es hochorganisierte *Cölenteraten*, welche sich zur zweistrahligem Symmetrie oder gar zur Bilateralität höher entwickelt haben (*Ctenophoren* und *Anthozoen*).

3. *Cölenteraten* endlich heißen die Tiere, weil in ihrem Körperinnern nur ein einziges zusammenhängendes Hohlraumssystem, das Cölenteron oder das Gastrovascularsystem, vorhanden ist. Im einfachsten Fall ist dasselbe ein weitmündiger Sack, in welchen die Nahrung zur Verdauung aufgenommen wird; die einzige Öffnung des Sacks dient dann als Mund und After zugleich; der Sack selbst ist als Darm oder Magen zu bezeichnen. Häufig gehen von dem zentral gelegenen Sack seitliche Divertikel oder verästelte Kanäle aus, welche die Nahrung nach der Peripherie des Körpers verteilen und somit

funktionell die Gefäße ersetzen. Daher der Name „Gastrovascularsystem“.

Da das besprochene Hohlraumsystem in erster Linie der Ernährung dient, ist es mißbräuchlich, dasselbe Leibeshöhle zu nennen und die Cölenteraten für darmlos zu erklären. Dagegen ist der Name „Cölenteron“ oder „Darmleibeshöhle“ — d. h. ein Hohlraum, der Darm- und Leibeshöhle zugleich ist — vollkommen zu verteidigen. Denn bei vielen höheren Tieren, welche eine echte Leibeshöhle besitzen, sehen wir dieselbe als eine sich abschnürende Ausstülpung des Darms entstehen. Da solche Darmdivertikel auch bei den *Cölenteraten* vorkommen, ohne jedoch selbständig zu werden, so kann man in der Tat sagen, daß hier im Gastrovascularsystem nicht nur der Darm, sondern *potentia* auch die Leibeshöhle enthalten ist.

Bei den *Cölenteraten* kommt neben der geschlechtlichen noch die ungeschlechtliche Fortpflanzung vor, in weitester Verbreitung die Knospung, seltener die Teilung. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung können sich kombinieren und durch gesetzmäßiges Alternieren den Generationswechsel hervorrufen.

Zum Zweck der weiteren Besprechung müssen wir gleich von Anfang zwei Unterstämme auseinanderhalten, die *Spongien*, mit der einzigen Klasse der *Poriferen*, und die *Cnidarien* oder *Nematophoren*, zu welchen die vier Klassen der *Hydrozoen*, *Scyphozoen*, *Anthozoen* und *Ctenophoren* gehören. Beide Unterstämme haben so wenig miteinander gemein, daß viele Zoologen den Namen „*Cölenteraten*“ auf die *Cnidarien* beschränken und aus den *Spongien* einen selbständigen Stamm des Tierreichs bilden.

I. Unterstamm.

Spongien.

I. Klasse.

Poriferen, Schwämme.

Gestalt.

Die *Spongien* oder *Poriferen*, zu denen als bekanntester Repräsentant der Badeschwamm, *Euspongia officinalis*, gehört, sind fast ausschließlich Meeresbewohner; aus dem Süßwasser kennt man nur die verschiedenen Arten der *Spongilliden*. Die ausgebildeten Tiere haben keine Ortsbewegung, sondern sind an Wasserpflanzen und Steinen festgewachsen, entweder an den Küsten oder auf dem Grund des Meeres bis zu Tiefen von 6000 m. Hier bilden sie kugelige Klumpen oder dünne Krusten, kleine Zylinder oder aufsteigende, verästelte Körper; häufig ist die Gestalt so wechselnd, daß man überhaupt von einer bestimmten Grundform nicht reden kann. — Außerordentlich schwierig ist es, sich von der tierischen Natur der Schwämme zu überzeugen. Auffällige Bewegungen und Kontraktionen des ganzen Körpers kommen selten vor; gewöhnlich kann man nur mit Hilfe des Mikroskops aktive Bewegungen, das Öffnen und Schließen der Poren und die Strömungen im Gastrovascularsystem, erkennen.

Anatomie.

Die einfachsten Schwammformen, die *Asconen*, haben die Gestalt eines dünnwandigen Schlauchs (Fig. 155), welcher mit dem einen Ende

festgewachsen ist und am anderen Ende eine Öffnung, das als After funktionierende Osculum, besitzt. Das Lumen des Schlauchs ist der Kamin oder Magen, ein weiter, zur Verdauung dienender Hohlraum, in welchen das die Nahrung enthaltende Wasser durch zahlreiche, die Dicke der Magenwand durchsetzende Poren gelangt (daher der Name „Poriferen“). Die Grundlage des Körpers ist eine Lage homogener, von verästelten Zellen durchsetzter Binde- substanz (Fig. 156), welche nach außen von einem sehr vergänglichen Plattenepithel überzogen ist. Das Plattenepithel — früher Ectoderm genannt — und die Binde- substanz — Mesoderm — werden jetzt als eine zusammengehörige Schicht „Meso-Ecto- derm“ aufgefaßt, da es sich herausgestellt hat, daß die platten Epithelzellen vielfach genetisch nichts anderes sind als Binde- substanzzellen, die sich auf der Oberfläche ausgebreitet haben. Dagegen findet sich ein deutlich differenziertes Entoderm in Form eines den Magen auskleidenden einschichtigen Geißelepithels, dessen einzelne Zellen außerordentlich an die Körper der *Choanoflagellaten* erinnern (Fig. 135), indem das periphere Ende jeder Zelle sich zu einem die Geißelbasis umfassenden Kragen (Collare) erhebt. Man hat daher versucht, jede Geißelzelle als ein Einzeltier und den ganzen Schwamm als eine Flagellatenkolonie aufzufassen, eine Ansicht, die jedoch die übrigen

Fig. 155. Asconostadium von *Sycandra raphanus* (nach Maas). o Osculum, en Entoderm, m Mesoderm, p Poren.

Fig. 156.

Fig. 156. Stück eines Querschnittes durch *Sycandra raphanus* (nach F. E. Schulze). en entodermale Geißelzellen mit Collare, ek ectodermale Plattenepithel, m Mesoderm mit Binde- substanzzellen, o Eier, st Kalknadeln.

Fig. 157.

Fig. 157. Querschnitt durch *Plakina* (schematisiert nach F. E. Schulze). o Osculum, c Kanäle, die aus den Geißelkammern in die Kloakalröhre führen, e Geißelkammern, d zuführende, kanalartige Räume.

Gewebe des Schwammkörpers nicht berücksichtigt: daß außer der schon oben erwähnten Binde- substanz und dem Plattenepithel des Meso-Ecto- derms noch Geschlechtszellen, amöboide Wanderzellen, ja

sogar kontraktile, das Schließen der Poren bewirkende Faserzellen vorkommen können. Die Aufnahme der Nahrung erfolgt durch die Geißelzellen, ihre weitere Verteilung durch die Amöboidzellen.

Schwämme, welche im ausgebildeten Zustand nach dem Typus der dünnwandigen *Asconen* gebaut sind, sind nicht häufig. In der Regel treten uns die Schwämme als massive Körper mit einem äußerst verwickelten Kanalsystem entgegen (Fig. 157—159). Den ersten Schritt zur Komplikation zeigen die nach dem „*Sycon*-Typus“ gebauten Schwämme, bei denen vom Magen aus viele radiale Ausstülpungen entstehen, Radialtuben, auch Geißelkammern genannt, weil nur in ihnen sich das Geißel-epithel erhält, während der Magen selbst nunmehr von Plattenepithel ausgekleidet ist. Zunahme des Mesoderms und entsprechende Verdickung der Magenwand sind bei den meisten Schwämmen Ursache, daß die Geißelkammern sowohl von der Körperoberfläche, als auch von der Magenwand durch zwischengelagertes Gewebe abgedrängt werden

Fig. 158.

Fig. 159.

Fig. 158. Querschnitt durch die Rinde von *Chondrilla nucula* (nach F. E. Schulze etwas schematisiert durch Weglassen des Skeletts). *p* Poren, welche in die zuführenden Kanäle (*c¹*) leiten, diese verästeln sich in die Geißelkammern *g*; aus den Geißelkammern strömt das Wasser durch die rückführenden Kanäle (*c²*) in den Zentralmagen (*m*) und durch das Osculum (*o*) nach außen.

Fig. 159. Dermalporen von *Aplysina aerophoba*, von der Oberfläche betrachtet (nach F. E. Schulze.)

(*Leucon*-Typus). Mit beiden Oberflächen bleiben jedoch die Geißelkammern mittelst eines Hohlraumsystems in Verbindung. Dasselbe muß ein doppeltes sein, ein zuführendes, welches von den Dermalporen in die Geißelkammern leitet, und ein abführendes, das zwischen Magen (Kamin) und Geißelkammern eingeschaltet ist; beide hängen zusammen mittelst der zwischen sie eingeschalteten Geißelkammern. Die Hohlraumsysteme können aus lakunären Räumen bestehen (Fig. 157) oder die Anordnung regelmäßiger Kanäle gewinnen, wie z. B. Fig. 158 zeigt, daß bei *Chondrilla* die von den Dermalporen ausgehenden Kanäle sich zu Hauptstämmen vereinen, welche sich aufs neue nach den Geißelkammern verästeln, während ein ähnliches baumförmiges Kanalsystem von den Kammern nach dem Magen führt. Das Verständnis kann noch weiter erschwert werden, indem sich einerseits in einem Schwamm mehrere Mägen entwickeln, andererseits die Bildung derartiger großer Sammelröhren ganz unterbleibt (Lipogastrie), indem ferner der gesamte Schwammkörper sich verästelt (Fig. 160) und die Äste, wo sie einander begegnen, sich zu einem Netzwerk vereinen (Fig. 161), welches ein neues System von Hohlräumen, das Interkanalsystem, umschließt.

Die Entwicklung kann eine ungeschlechtliche sein, indem sich Schwammstücke als Knospen ablösen und neue Tiere liefern (Fig. 87).^{Entwicklung.} Gewöhnlich aber herrscht geschlechtliche Fortpflanzung. Die Eier, welche wie die Spermatozoen aus Mesodermzellen entstehen (Fig. 156), verlassen erst als Flimmerlarven den mütterlichen Körper. Beim Festsetzen der Larve (Fig. 162) findet eine Art Gastrulation statt. Dabei schließt sich der Gastrulamund, und es bildet sich am entgegengesetzten freien Ende eine neue Öffnung, das Osculum, später auch die Poren (Fig. 155).

Fast alle *Schwämme* besitzen ein Skelett, welches von besonderen^{Systematik.} Zellen des Mesoderms ausgeschrieben wird, dessen Struktur und chemische Beschaffenheit bei der Systematik in erster Linie Berücksichtigung verdienen. Je nachdem kohlensaurer Kalk oder Kieselsäure als Skelettmaterial verwandt ist, unterscheidet man *Calcispongien* und *Silicispongien*. Dagegen hat man die beiden Gruppen der *Ceraospongien* — Skelett aus Spongin oder Hornsubstanz — und *Myxospongien* — Skelett fehlt — fallen lassen, da ihre Vertreter aus *Silicispongien* entstanden sind, indem das Kieselskelett entweder allmählich durch Spongin ersetzt oder gänzlich rückgebildet wurde.

I. Ordnung. Calcispongien.

Die Kalkschwämme finden sich ausschließlich im Meer, wo sie mit Vorliebe felsige Küsten in geringer Tiefe besiedeln; sie sind von unscheinbarer, grauer Farbe und geringer Körpergröße, ein oder wenige Zentimeter lang. Die im Mesoderm entstandenen Skelettnadeln ragen meist durch das Ectoderm heraus und bilden namentlich gern im Umkreis des Osculum

Fig. 160.

Fig. 161.

Fig. 162.

Fig. 160. *Ascyssa acufera* (nach Haeckel).Fig. 161. *Leucetta sagittata* (nach Haeckel).

Fig. 162. Entwicklung von *Sycondra raphanus* (nach F. E. Schulze). A Blastula. B Gastrula im Moment des Festsetzens. ek Ectomesoderm, en Entoderm.

einen seidenglänzenden Kranz. Man unterscheidet Vier-, Drei- und Einstrahler. Innerhalb der drei genannten Grundformen kommen durch ungleiche Entwicklung und Krümmung der Strahlen mannigfache Modifikationen zustande. Der Weichkörper ist verschiedenartiger gebaut als bei den anderen Spongien; nach ihnen unterscheidet man drei Gruppen: I. *Asconen*. Schwämme mit dünner, von Poren durchsetzter Magenwand (Fig. 160). *Ascyssa acufera* H. II. *Syconen*. Ein Magen vorhanden mit zahlreichen radial angeordneten Geißelkammern, den Radialtuben. *Sycon ciliatum* O. Fabr.,

Sycandra raphanus O. Schm. III. *Leuconen*. In der verdickten Wand des Magens zwischen den Poren der Oberfläche und den Poren der Magenwand findet sich ein mehr oder minder kompliziertes Hohlraumssystem mit Geißelkammern vor. *Leucetta sagittata* H.

II. Ordnung. Siliceispongien.

Die *Kieselschwämme* bilden die artenreichste Gruppe unter den *Schwämmen*; sie sind in allen Meeren und Meerestiefen weit verbreitet und häufig durch bedeutende Größe und prächtige Farben ausgezeichnet. Sie werden in *Triaxonier* und *Tetragonier* eingeteilt. Bei den *Triaxoniern* (Fig. 163, 7) zeigen die ausnehmend zierlichen, wie aus Glas gesponnenen Skelettstücke — *Hyalospongien* oder *Glasschwämme* — drei gekreuzte Achsen (sechs von einem Mittelpunkt ausstrahlende Kieselfäden: *Hexactinelliden*). Das Mesoderm ist spärlich, infolgedessen ist ein System zu- und abführender weitmaschiger, lakunärer Hohlräume vorhanden: zwischen beiden liegt eine Schicht großer tonnenförmiger Geißelkammern. — Bei den *Tetragoniern* (Fig. 163, 2—6) ist dagegen das Mesoderm reichlich, manchmal aus faseriger

Fig. 163. Skelettstücke von Schwämmen (nach F. E. Schulze und O. Maas). 1 Hornfasern eines Badeschwammes mit Spongioblasten, 2—7 Kieselnadeln, 2 *Esperia Lorenzi*, 3, 4 *Corticium candelabrum*, 5 *Myrillia rosacea*, 6 *Tethya lynceum*, 7 *Farrea vosmaeri*.

Bindesubstanz gebildet, und die zu- und abführenden Kanäle sind gut entwickelt. Als Grundform des Skeletts sind die vierachsigen Nadeln der *Tetractinelliden* zu betrachten; aus ihnen leiten sich die derben, zu massiven Gerüsten verklebten Skelettstücke der *Lithistiden* und die Einstrahler der *Monactinelliden* ab. — Häufig werden die Kieselnadeln durch sekundäre Kieselablagerung zu einem massiven Gerüstwerk vereint, oder die Vereinigung geschieht durch Spongien, welches, wenn die Kieselnadeln rückgebildet werden, allein zurückbleibt (*Hornschwämme*). Auch kann das Skelett ganz rückgebildet werden (*Schleimschwämme*).

I. Unterordnung. *Triaxonier*. Die hierher gehörigen *Hexactinelliden* leben vorwiegend in großen Meerestiefen und waren daher lange Zeit nur durch wenige Arten bekannt: *Euplectella aspergillum* Owen, Venuskörbchen genannt wegen seines eleganten Skeletts, einer durchbrochenen, aus feinen Kieselfäden gesponnenen Röhre. *Hyalonema Sieboldi* Gray. Schwammkörper von einem Schopf Kieselnadeln getragen.

II. Unterordnung. *Tetragonier*. Typische Vertreter sind die *Lithistiden*, zum größten Teil ausgestorbene, zum kleineren Teil vorwiegend in größerer Tiefe fortlebende Schwämme (*Discodermia polydiscus* Boc.), und die *Tetractinelliden* (*Geodia gigas* Lam., *Plakina monolopha* F. E. Schulze). An *Plakina* (Fig. 157) schließt sich *Oscarella lobularis* O. Schm. an, eine skelettlose Form (*Myrospongie*).

Bei den *Monactinelliden* werden die Kieselnadeln vielfach durch Spongin zu einem Gerüst verklebt (*Cornacuspongien*) und können sogar vom Spongin vollkommen ersetzt werden. Zu den *Cornacuspongien* gehören außer zahlreichen Meeresschwämmen die Süßwasserschwämme, *Spongilliden*: *Ephydatia fluviatilis* Lk. und *Spongilla lacustris* Lk., welche als Überzüge von Steinen und von Wurzeln, die in das Wasser ragen, in Flüssen, Wassergräben, Tümpeln und Teichen weit verbreitet sind. Die natürliche Farbe ist ein liches Grau, welches aber durch eingenistete Algen in Grün verwandelt werden kann. Vor den meisten, vielleicht sogar allen marinen Verwandten haben die Süßwasserschwämme die Bildung der *Gemmulae* voraus; zeitweilig zerfällt der Weichkörper in kleine, rundliche Zellenhaufen, welche den Durchmesser eines dicken Stecknadelkopfes besitzen und sich mit einer festen Membran umgeben, die bei manchen Arten noch von Kieselstückchen, den *Amphidiskien*, verstärkt werden kann. Derartige „*Gemmulae*“ liegen auf dem von Kieselnadeln gebildeten Schwammgerüst und überdauern die Zeit, in welcher das Wasser des Aufenthaltsorts gefroren und ausgedunstet ist; unter günstigen Verhältnissen kriechen die Inhaltsportionen wieder aus und erzeugen kleine Spongillen. Die *Gemmulae*bildung ist eine der bei Süßwassertieren so verbreiteten, der Encystierung der Protozoen vergleichbaren Schutzvorrichtungen.

Wenn nun die Kieselnadeln gar nicht mehr angelegt werden und nur noch das Spongingerüst übrig bleibt, so erhalten wir die ***Ceraospongien*** oder ***Hornschwämme***. Das Skelett der *Hornschwämme* besteht aus einer organischen Substanz, welche man Horn nennt, obwohl sie chemisch nicht mit dem Keratin identisch ist. Die Substanz ist in Fäden abgelagert, welche durch Apposition wachsen und daher einen konzentrisch geschichteten Bau besitzen. Die Anbildung neuer Massen erfolgt durch eine besondere, die Fasern bedeckende Zellenschicht von Spongioblasten (Fig. 163, 1). Die Hornfäden sind stets nach allen Richtungen des Raums verästelt, die Äste meist zu einem Gerüstwerk verwachsen. Die bekanntesten *Hornschwämme* sind die *Badeschwämme*: *Euspongia officinalis* L., welche in verschiedenen Varietäten das Mittelmeer und andere Meere bevölkern. Am gesuchtesten sind die Levantenschwämme (var. *mollissima*), nächst dem die Schwämme der Adria. Zur Verwendung kommt im Handel nur das Skelett, ein Gerüstwerk, dessen Balken wiederum aus Netzen feinsten Fasern bestehen. Den Weichkörper entfernt man, indem man ihn durch Quetschen abtötet, ausfaulen läßt und die Reste mit Süßwasser auswäscht. Technisch verwertbar, wenn auch weniger gut, sind *Euspongia zimocca* O. Schm. und *Hippospongia equina* O. Schm. Pferdeshwamm, unbrauchbar dagegen die *Cucospongien* und andere *Ceraospongien* (die *Aplysinen* und die mit großen Geißelkammern ausgerüsteten *Aplysillen*).

II. Unterstamm.

Cnidarien oder Nesseltiere.

Die drei höheren Klassen der *Cölenteraten* unterscheiden sich von den *Spongien* schon bei oberflächlicher Betrachtung, indem sie viel mehr den Eindruck tierisch belebter Körper machen. Dies hängt damit zusammen, daß die einzelnen Tiere, obwohl sie meist untereinander zu Kolonien verbunden und auf dem Boden festgewachsen sind, auf Reize

hin sich rasch und energisch zusammenziehen können. Am auffälligsten sind die Bewegungen an den Tentakeln, langen Fühlfäden, welche im Umkreis der Mundöffnung stehen und die Aufgabe haben, nach Beute zu tasten, dieselbe zu fassen und der Mundöffnung zuzuführen. Zum Abtöten der Beute bedienen sich die *Cnidarien* der Cnidae oder Nesselkapseln (Fig. 164 a und b). Diese systematisch sehr wichtigen Apparate sind ovale oder wurstförmige Bläschen mit einem flüssigen Inhalt und einer festen Membran. Jedes Bläschen ist an einem Ende in einen langen Schlauch verlängert, welcher meist so dünn ist, daß er wie ein Faden aussieht und daher auch Nesselfaden heißt. Der Nesselfaden kann in ganzer Ausdehnung mit Widerhaken bewaffnet sein, oder er trägt nur wenige starke Widerhaken an seinem unteren, an die Nesselkapsel anschließenden Ende. Der bis zu den Widerhaken reichende basale Abschnitt des Nesselfadens ist dann dicker als der übrige Teil. Im Ruhezustand (a) liegt der Nesselfaden im Innern der Kapsel in Spiralwindungen aufgerollt; sein basales Ende kann dabei eine Achse bilden, um welche der Rest aufgewickelt ist. Bei Reizung des Tieres wird

Fig. 164. Nesselzellen der *Cnidarien*. a Zelle mit Cnidocil und einem in der Kapsel aufgerollten Nesselfaden. b Nesselfaden aus der Nesselkapsel hervorgeschleudert, an der Basis mit Widerhaken bewaffnet. c Klebzellen einer *Ctenophore* (aus Lang).

der Faden ausgeschnellt und erzeugt dem Angreifer eine Wunde, in welche der stark nesselnde Inhalt eindringt. Es gibt *Cölenteraten*, welche auf diese Weise selbst dem Menschen intensive Verbrennungen verursachen können. Die Nesselkapsel entsteht als Plasmaproduct im Innern einer Zelle neben dem Kern. Die ausgebildete Nesselzelle reicht bis an die Körperoberfläche und endet hier mit einem Tasthaar oder Cnidocil, welches bei Berührung das Protoplasma reizt und dadurch zum Ausschießen des Nesselfadens veranlaßt. Der Vorgang wird wahrscheinlich durch Quellung des Kapselinhalts bewirkt, welche den hohlen Faden zwingt, sich wie ein Handschuhfinger umzustülpen. Vielfach ist die Nesselkapsel von einer muskulösen Hülle umschlossen oder von einem Netz von Muskelfasern umspannen.

Im Vergleich zu den *Schwämmen* sind die *Cnidarien* epitheliale Organismen. Ein bindegewebiges Mesoderm fehlt ganz oder besitzt, wenn wir von den Ctenophoren absehen, keine größere Bedeutung für die Organbildung; dagegen liefert das Epithel der Körperoberfläche (Ectoderm) und das den Magen auskleidende Epithel (Entoderm) die wichtigsten Gewebe, wie Muskeln, Nerven, Sinnesorgane, Geschlechtsorgane, Nesselkapseln etc., weshalb die *Cnidarien* auch zweiblättrige Tiere, *Diblasterien*, heißen.

II. Klasse.

Hydrozoen (Hydromedusen).

Wenn man die einzelnen Klassen der *Cnidarien* auf ihre Organisationshöhe prüft, kann man die *Hydrozoen* im System ebensowohl höher wie niedriger als die *Anthozoen* stellen; dies kommt daher, daß in der Klasse, vielfach sogar bei jeder Art 2 Grundformen auftreten, von denen die eine im Bau den *Anthozoen* nachsteht, die andere ihnen

überlegen ist. Erstere ist der sessile, meist koloniebildende *Polyp*, letztere ist die freibewegliche, mit Sinnesorganen versehene *Meduse*. Beide stehen gewöhnlich miteinander in Generationswechsel: der Polyp ist die Amme und erzeugt auf dem Wege der Knospung die Meduse, die Meduse dagegen ist das Geschlechtstier, aus dessen Eiern Polypen entstehen.

Der Polyp der Hydrozoen ist der *Hydroidpolyp*. Derselbe bildet im Stamm der *Cnidarien* eine wichtige Grundform, aus welcher sich alle übrigen Gestalten, die *Medusen*, *Scyphopolypen* und *Corallenpolypen* ableiten lassen; das beste Beispiel für ihn liefern uns die bei uns in Bächen und Tümpeln so weit verbreiteten, auf Wasserpflanzen festsitzenden *Süßwasserpolyphen* der Gattung *Hydra*. — Der Körper einer *Hydra*

Bau des
Hydroid-
polyphen.

Fig. 165.

Fig. 166.

Fig. 165. *Hydra viridis*, oben mit einem Kranz von Hoden, tiefer mit einer Ovarialanschwellung und einem austretenden Ei.

Fig. 166. Körperschichten von *Hydra* (nach F. E. Schulze aus Hatschek). *en* Entoderm, *s* Stützlamelle, *m* ectodermale Muskelschicht, *ek* Ectoderm mit Cuticula *c*, *cn* Nesselkapselzellen, *e* Epithelzellen.

(Fig. 93, 165) ist ein Schlauch, der mit dem hinteren, blind geschlossenen Ende, der Fußscheibe, sich festkleben kann, am vorderen Ende dagegen die Mundöffnung trägt, welche in einen Hohlraum im Innern des Tieres, den Magen, führt. Der Mund ist umstellt von einem Kranz langer Tentakeln, Ausstülpungen der Körperwand, welche zum Ergreifen der Beute (besonders kleiner *Crustaceen*) dienen. Durch den Tentakelkranz wird das innerhalb gelegene Peristom gegen das die Seitenwand bildende Mauerblatt abgegrenzt.

Hydra hat nur zwei durch eine strukturlose Membran, die Stützlamelle, getrennte Körperschichten, das den Magen auskleidende, mit Geißeln versehene Entoderm und das die Körperoberfläche bedeckende Ectoderm (Fig. 166). Jede der beiden Körperschichten besteht aus einer Lage Epithelmuskelzellen (cfr. S. 80), welche an ihrer Basis im

Ectoderm longitudinale, im Entoderm zirkuläre, glatte Muskelfasern gebildet haben. Im Ectoderm lagern ferner Ganglienzellen, Nesselzellen und Geschlechtszellen. Die Nesselzellen drängen sich in größerer Menge an den Tentakeln zu kleinen, mit Cnidocils bedeckten Wülsten zusammen. Die nur zeitweilig auftretenden Geschlechtszellen erzeugen im Ectoderm umschriebene Höcker: dicht unter den Tentakeln einen Kranz von Hoden, etwas tiefer die Eier (Fig. 165), beide häufig in demselben Tier. Häufiger als in Geschlechtsreife findet man die Süßwasserpolyphen in ungeschlechtlicher Vermehrung durch Knospung (Fig. 93, S. 126). Am Mauerblatt entstehen kleine Ausstülpungen, welche sich vergrößern, eigene Tentakeln und eigene Mundöffnung erhalten und sich dann abschnüren.

Fig. 167. *Companularia Johnstoni*. *a* Hydranthen mit Hydrotheca, *b* im zurückgezogenen Zustand, *d* Hydrocaulus, *f* Gonotheca mit Blastostyl und Medusenknospen, *g* abgelöste Meduse (nach Allmann).

Im Meere gibt es nun zahlreiche *Hydroidpolyphen*, welche der Hauptsache nach mit unserer *Hydra* übereinstimmen, in zwei wichtigen Punkten sich aber von ihr unterscheiden: 1. sie erzeugen selbst keine Geschlechtsorgane mehr; 2. sie vermehren sich ungeschlechtlich und bilden auf dem Wege unvollständiger Knospung mit wenigen Ausnahmen dauernde Kolonien oder Stöcke (Fig. 167). Durch die Stockbildung wird eine Reihe von Einrichtungen veranlaßt, die besondere Bezeichnungen nötig gemacht haben. Die einzelnen Tiere einer Kolonie nennt man Hydranthen; sie hängen

durch das Cönosark untereinander zusammen, ein System von Röhren, welche wie die Hydranthen aus Entoderm, Stützlamelle und Ectoderm bestehen und, da sich auch der Hohlraum des Magens in sie hinein fortsetzt, eine gleichmäßige Verteilung der Nahrung in der Kolonie bewirken. Die Cönosarkröhren können auf der Unterlage (Fels, Pflanzen, Schneckenschalen, Krebspanzer) hinkriechen und ein Geflecht, die Hydorrhiza, erzeugen, oder sie steigen baumartig verästelt auf (Hydrocaulus); meist hat dieselbe Kolonie sowohl Hydorrhiza wie Hydrocaulus. Der Kolonie wird die nötige Festigkeit durch das Periderm geliefert, eine cuticulare Ausscheidung des Ectoderms, welche zu einer festen Röhre erstarrt. Bei einem Teil der *Hydroiden* (Fig. 168) hört die Peridermbekleidung an der Basis des Hydranthen auf, bei einem anderen Teil erweitert sie sich zu einer weitmündigen Glocke, in welche sich der Hydranth bei drohender Gefahr zurückziehen kann, die Hydrotheca (Fig. 169). Selten ist das Periderm in dicken Schichten abgelagert, welche verkalken und dadurch an die Skelette der echten

Corallen erinnern; es entstehen dann massige oder zierlich verästelte Kalkstöcke mit Öffnungen, aus denen die Polypen hervortreten (Fig. 170).

Daß die marinen Hydroiden keine Geschlechtsorgane erzeugen, erklärt sich daraus, daß von der Kolonie aus besonders gestaltete

Bau der
Meduse.

Fig. 168. *Eudendrium ramosum*.

Fig. 169. *Campanularia geniculata*.

Für beide Figuren gelten: *en* Entoderm, *ek* Ectoderm, *p* Periderm, *s* Stützlamelle.

Geschlechtstiere durch Knospung erzeugt werden, welche sich frühzeitig ablösen können und frei herumschwimmen: die craspedoten Medusen (Fig. 171, 172). Dieselben haben die Gestalt von hochgewölbten oder fast scheibenartig flachen Glocken und bestehen vorwiegend aus einer außerordentlich wasserreichen Gallerte. Die Gallertglocke, der Schirm der Meduse, ist allseitig von Ectodermepithel bedeckt, sowohl auf der konkaven Seite, Subumbrella, wie auf der konvexen Wölbung, Exumbrella. Beide Epithelschichten verlängern sich über den Schirmrand hinaus, sind hier nur von einer Stützlamelle gestützt und erzeugen einen den Schirmrand umfassenden Saum, das systematisch bedeutungsvolle Velum oder Craspedon. Am Schirmrand selbst, also oberhalb des Velum, entspringen die Tentakeln: gewöhnlich 4, 8 oder Vielfache dieser Zahlen.

Fig. 170. *Millepora alcicornis*, ein Stück des Skeletts schwach vergrößert (nach Agassiz).

Vergleichbar dem Schirmstiel oder Glockenklöppel, hängt in den Glockenraum vom höchsten Punkt der Wölbung aus der Magen herab; an seinem unteren Ende trägt er die Mundöffnung; von seinem oberen Ende sendet er die Radialkanäle aus, welche auf der subumbrellaren Seite der Glocke verlaufen und am Glockenrand mittelst des Ringkanals

zusammenhängen; ihre Zahl beträgt bei jungen Medusen 4, steigert sich aber bei manchen Arten im Laufe der Entwicklung auf mehr als 100. Magen und sämtliche bisher genannte Kanäle sind von Entoderm ausgekleidet, welches sich auch in die Tentakeln hinein fortsetzt und außerdem eine die Kanäle untereinander verbindende Entoderm lamelle bildet.

Alle wichtigeren Organe entwickeln sich aus dem Ectoderm. Hoden oder Eierstöcke entstehen bei manchen Arten im Magenectoderm (Fig. 172), bei anderen im ectodermalen Überzug der Radialkanäle (Fig. 171), als ansehnliche, häufig schön rot oder orange gefärbte Verdickungen dieser Organe. —

Ectodermale Längsmuskeln verleihen häufig den Tentakeln die schlangenartige Beweglichkeit, welche den an das Medusenhaupt erinnernden Namen veranlaßt hat. Zirkuläre, stets quergestreifte Muskeln, welche auf der subumbrellaren Seite von Glocke und Velum verlaufen, bedingen die charakteristischen Bewegungen der Meduse. Durch ihre Kontraktion wird die Glocke stärker gewölbt und verengt; das Velum, sonst schlaff herabhängend (Fig. 171 A), springt dann diaphragmaartig in die Glockenmündung vor (Fig. 171 B). Indem dabei das Wasser ausgepreßt wird, schwimmt die Meduse durch Rückstoß mit der Glockenwölbung voran.

Die Ringmuskelschichten des Velum und der Subumbrella werden voneinander durch einen Zwischenraum getrennt, in welchem das Zentralnervensystem lagert, ein subumbrellarer und exumbrellarer Nervenring (Fig. 173 n^1 , n^2). Von ersterem geht ein die Muskel versorgender Plexus aus, von letzterem werden die meisten Sinnesorgane

(Randkörper) versorgt, einfachste Augen, rote Pigmentflecke mit oder ohne Linse (Fig. 83) und offene oder geschlossene Statocysten (Fig. 173). Tastborsten stehen besonders reich auf den Tentakeln.

Die Statocysten zeigen zweierlei Typen, welche beide als offene Organe beginnen und sich zu geschlossenen Bläschen vervollkommen. Der eine Typus findet sich bei den *Trachymedusen*, der andere bei den *Leptomedusen*. Die Statocysten der *Trachymedusen* entstehen aus modifizierten Tentakeln; die entodermale Tentakelachse erzeugt die Statolithen, der ectodermale Überzug die Sinneszellen. Diese „Hörkölbchen“ ragen bei den *Aeginiden*

Fig. 171. *Rhopalonema velatum* (etwas schematisiert). A seitlich, B von unten gesehen. *m* Magen, *c* Radialkanäle, *r* Ringkanal mit begleitendem Nervenring, *t* Tentakeln, *t'* erster, *t''* zweiter Ordnung, *g* Geschlechtsorgane, *h* Hörbläschen, *v* Velum, *o* Mund.

(Fig. 173, 1, 3) frei ins Wasser; sie werden bei den *Trachynemiden* (2) von Epithel umwachsen und so in unvollkommen geschlossene Bläschen gehüllt; bei den *Geryoniden* (4) werden die Bläschen vollkommen geschlossen und sogar in die Schirmgallerte verlagert. — Die velaren Statocysten der *Leptomedusen* sind bei manchen Arten noch kleine, weitmündige Gruben auf der subumbrellaren Seite des Velum (Fig. 173, 6), bei allen übrigen Arten jedoch abgeschnürte Bläschen, indem die Mündung der Grube sich geschlossen hat (5). Hier sind Sinneszellen und Statolithenzellen beide ectodermaler Herkunft. Funktionell sind die Statocysten wohl nur als Balanceorgane zu deuten.

So sehr sich die Meduse in ihrem Bau von dem Hydroidpolypen unterscheidet, so führt doch eine genaue Untersuchung zu dem Resultat, daß sie nur ein höher entfalteter, an die schwimmende Lebensweise angepaßter Polyp ist. Um die Meduse auf den Polypen zurückzuführen, muß man sich vorstellen, daß die Längsachse des Polypen sich verkürzt hat, und daß dadurch sein zylindrischer Körper zur Scheibenform abgeplattet wurde (Fig. 174, 175), daß ferner die Stützlamelle der Fußscheibe und des Mauerblattes zu einer ansehnlichen Gallertschicht verdickt worden ist. Dann erklärt sich leicht die Anordnung des Gastrovascularsystems; Magen, Ringkanal und Radialkanäle sind die Reste des Hydroidmagens, dessen Hohlraum durch den Druck der Gallerte in den dazwischen gelegenen Partien obliterierte, die Entoderm lamelle hinterlassend. Zu diesen Umgestaltungen treten dann als Neubildungen noch die Sinnesorgane und das Velum hinzu.

Die Rückführung der Meduse auf den Bau des Polypen ist für das Verständnis der Entwicklungsgeschichte von Bedeutung. Dieselbe hat gewöhnlich den Charakter eines Generationswechsels. Aus dem Ei einer Meduse entsteht eine Flimmerlarve, welche sich festsetzt, Mundöffnung und Tentakeln entwickelt und durch fortgesetzte Knospung ein Hydroidenstöckchen liefert. Das Hydroidenstöckchen, die „Amme“, erzeugt ungeschlechtlich die Geschlechtstiere, die sich ablösenden Medusen. Da Polyp und Medusen dem obigen zufolge morphologisch einander gleichwertig sind, hat das Hydroidenstöckchen zur Zeit, wo die Medusenknospen noch nicht abgelöst sind, den Charakter einer polymorphen Kolonie, bestehend aus Individuen, welche nur ungeschlechtlich sich fortpflanzen (Hydranthen), und aus solchen, welche die geschlechtliche Fortpflanzung übernommen haben (Medusen). So gelangen wir zur Vorstellung, daß der Generationswechsel der Hydroiden durch Arbeitsteilung oder Polymorphismus ursprünglich gleichwertiger Individuen entstanden ist, indem die Geschlechtstiere sich ablösten und einen eigenartigen Bau

Fig. 172. *Tiara pileata* (aus Hatchesk nach Haeckel).

Entwicklung.

Vergleich zwischen Meduse und Polyp.

gewannen. Wie der Generationswechsel aus dem Polymorphismus hervorgegangen ist, so kann er sich auch wieder in denselben zurückverwandeln. Dies geschieht, wenn die Medusen, anstatt sich loszulösen, in der Kolonie verbleiben. Sie werden dabei zu den „Sporosacs“ rückgebildet, indem sie stets Mundöffnung, Velum, Tentakeln (Fig. 176 I) einbüßen, oft auch die Radialkanäle und den Ringkanal (II), so daß nur der Magen (Spadix) und die Geschlechtsorgane übrig bleiben, letztere umhüllt von den Rudimenten des Medusenschirms. Die Figuren III lassen erkennen, daß schließlich sogar das Rudiment der Medusenglocke ganz oder fast ganz schwinden kann; da Medusen und

Fig. 173. Statocysten (Hörbläschen) der Medusen, 1—4 tentaculare St. der *Trachymedusen*, 5 und 6 velare St. der *Leptomedusen*, 7 Randkörper einer *Acraspede*, 1—2 Flächenansichten, 3—7 Radialschnitte durch den Schirmrand, 1 und 3 Hörkölbehen von *Aeginopsis*, 2. Hörkölbehen von *Rhopalonema* in Umwachsung zum Hörbläschen. 4. Hörbläschen von *Geryonia*, 5 Hörbläschen von *Aequorea*, 6 Hörgrübchen von *Mitrocoma Annae*. 7 Randkörper von *Aurelia*. — en Entoderm, h Hörhaare, s Statolith, n¹ n² oberer und unterer Nervenring, m¹ umbrellare, m² velare Ringmuskulatur (auf dem Radialschnitt als Körner zu erkennen), r Ringkanal, g Gallerte, ek Ectoderm.

Sporosacs bei nahe verwandten Arten vikariieren können, vielleicht sogar bei derselben Art (*Pennaria tiarella*), werden sie mit einem gemeinsamen Namen „Gonophore“ bezeichnet.

Die Entwicklungsweise der Hydrozoen kann sich nach zwei weiteren Richtungen abändern, indem entweder die Bildung der Medusengeneration oder die der Hydroidengeneration unterbleibt. Im ersteren Falle haben wir Polypen, welche sich sowohl geschlechtlich als ungeschlechtlich fortpflanzen können, im anderen Falle Medusen, aus deren Eiern direkt wieder Medusen entstehen. Im ganzen ergeben sich somit vier Fälle: 1. Polypen erzeugen,

zeitweilig geschlechtlich, zeitweilig ungeschlechtlich, stets nur Polypen; 2. Medusen erzeugen stets nur Medusen; 3. Polypen und Medusen stehen miteinander im Generationswechsel; 4. Polypen und sessile Medusen, d. h. Sporosacs, bleiben zu einem polymorphen Tierstock vereint.

Fig. 174. Schematischer Längsschnitt durch einen Polypen.

Fig. 175. Schematischer Längsschnitt durch eine Meduse.

en Entoderm, el Entodermilamelle durch Zusammenpressen der Magenwand entstanden, ek Ectoderm, ek¹ der Exumbrella, ek² der Subumbrella, ek³ des Magens, r Ringkanal, s Subumbrella, t Tentakeln, v Velum, x Gallerte, resp. die korrespondierende Stützlammelle.

Im allgemeinen sind die *Hydromedusen* marine Tiere. Die Hydro-Verbreitung und Systematik. idenstöckchen sind zumeist Küstenbewohner, finden sich aber auch in großer Meerestiefe (bis zu 7800 m); die Medusen dagegen gehören der pelagischen Tierwelt an. Als Ausnahmen von der Regel und als ausschließliche Süßwasserbewohner kannte man lange Zeit über nur die zum

Fig. 176. Sporosacs in verschiedenem Grad Medusen ähnlich. I *Penanaria Carolini* Schwimmglocke und Radialkanäle noch erhalten; II *Coryne pusilla*, nur noch die Schwimmglocke; III unten *Clava squamata*, noch ein Rest der Schwimmglockenanlage; oben *Eudendrium racemosum*, Schwimmglocke nicht mehr angelegt. S Spadix (Magen der Meduse) (schematisiert nach Weismann.)

großen Teil auch bei uns einheimischen Arten der kosmopolitischen Gattung *Hydra*. In der Neuzeit sind weitere Süßwasserbewohner entdeckt worden; von Hydroiden *Protohydra Ryderi* Potts (zuerst in Amerika) und das auf Sterleteiern schmarotzende *Polypodium hydriforme* Ussow. Die *Trachymedusen* sind vertreten durch *Limnocoedium Sowerbyi* Lank. (in Warmbassins zahlreicher botanischer Gärten und im Jantsekiang) und *Limnocoenida Tanganjicae* Gthr. (im Tanganjica- und Viktoria-Njansa, ferner im Niger), die *Anthomedusen* durch *Moerisia lyonsi* Boul. (im Qurunsee der Oase Fayum). Ein Brackwasserorganismus, aber in das Süßwasser vor-

dringend, ist *Cordylophora lacustris* Allm. — Bei der Systematik kann man sowohl die Hydroidenform wie die Medusenform zugrunde legen. Bei ausschließlicher Berücksichtigung der Hydroiden kommt man zu vier Gruppen:

1. *Hydrarien*. Polypen mit ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung; ohne dauernde Koloniebildung, ohne Periderm, ohne Gonophore (Fig. 165, 93).
2. *Tubularien*. Meist koloniebildende Polypen mit Periderm, aber ohne Hydrotheca, Fortpflanzung durch Gonophore [Medusen oder Sporosacs] (Fig. 168 und 94).
3. *Campanularien*. Koloniebildende Polypen mit Periderm und mit Hydrotheca; Fortpflanzung durch Gonophore, welche in besonderen Peridermkapseln, den Gonotheken, eingeschlossen sind (Fig. 169 und 167).
4. *Hydrocorallinen*. Koloniebildende Polypen mit massigem, verkalktem, an Korallen erinnerndem Periderm (Fig. 170); Fortpflanzung durch Sporosacs oder rudimentäre kurzlebige Medusen.

Geht man von den Medusen aus, so erhält man ebenfalls vier Gruppen:

1. *Anthomedusen*. Geschlechtsorgane in den Wandungen des Magens; keine Statocysten, meist Augenflecke; Hydroidengeneration vorhanden.
2. *Leptomedusen*. Geschlechtsorgane an den Radialkanälen, meist velare Statocysten; Hydroidengeneration vorhanden.
3. *Trachymedusen*. Geschlechtsorgane an den Radialkanälen; tentakuläre Statocysten; Entwicklung direkt ohne Hydroidengeneration.
4. *Siphonophoren*: polymorphe, freischwimmende Stöcke von *Anthomedusen*; Entwicklung ohne Hydroidengeneration.

Da aus obigen beiden Tabellen ersichtlich ist, daß es Medusen ohne Hydroiden und Hydroiden ohne Medusen gibt, so kann ein einheitliches und erschöpfendes System nur durch gleichmäßige Berücksichtigung beider Formen gewonnen werden. Hierbei ergibt sich, daß die *Anthomedusen* mit den *Tubularien*, die *Leptomedusen* mit den *Campanularien* zusammenfallen, da die jedesmaligen Medusen und Polypen im Generationswechsel stehen. Dazu kommen zwei Gruppen ohne Hydroiden, *Trachymedusen* und *Siphonophoren*, und zwei Gruppen, bei denen die Polypen die Hauptrolle spielen, die *Hydrocorallinen* mit rudimentären Medusen und die *Hydrarien*, bei denen die Medusengeneration ganz fehlt. — Die einzelnen Hydroidpolypen pflegen wenige Millimeter oder Bruchteile von Millimetern groß zu sein; eine Ausnahme bildet der in großer Tiefe lebende, bis zu 2 m große *Monocaulus imperator*, und einige verwandte Formen, bei denen die enorme Steigerung der Gewebsmasse zur Einrichtung besonderer Radialkanäle geführt hat. Die Hydroidenkolonien messen nach Zentimetern; selten werden sie 1 m hoch. Die Größe der Medusen variiert zwischen wenigen Millimetern und einigen Zentimetern. Bei einer der größten Formen, *Aequorea forskalea*, beträgt der Schirmdurchmesser bis zu 40 cm.

I. Ordnung. Hydrarien.

Typische *Hydrarien* sind die Süßwasserpolyphen, die verschiedenen, meist kosmopolitischen Arten der Gattung *Hydra*. Den größten Teil des Jahres über pflanzen sich die Tiere ungeschlechtlich durch Knospung fort (Fig. 93), nur zeitweilig erhalten sie Geschlechtsorgane (Fig. 165). Die Eier bleiben während der Furchung und der Keimblattbildung mit dem

Muttertier in Verbindung, bilden dann eine feste Embryonalschale und fallen ab, um, so vor Umbilden geschützt, während Trockenheit oder Frost die Existenz der Art zu sichern; in diesem „Cystenzustand“ können sie auch durch Wind oder Wasservögel verschleppt werden. *Hydra fusca* L., größere bräunliche Form; *H. viridis* L., durch Symbiose mit Algen grün gefärbt. Die Süßwasserpolyphen wurden von Trembley zu seinen berühmten Regenerationsversuchen verwandt. Es hat sich bei denselben herausgestellt, daß kleine, abgeschnittene Stücke sich zu ganzen Tieren ergänzen, wenn sie beide Körperschichten enthalten. In seltenen Fällen kann sogar ein einzelner Tentakel sich zu einem Tier regenerieren. Dagegen hat sich nicht bestätigt, daß umgestülpte Tiere am Leben bleiben, sofern nicht eine Rückverlagerung der Körperschichten eintritt.

II. Ordnung. Hydrocorallinen.

Die ausschließlich im Meer lebenden Hydrocorallinen bilden Stöcke von vielen Tausenden von Individuen, deren massives Kalkskelett so sehr an echte Korallen erinnert, daß man die hierher gehörigen Familien der weißlichen *Milleporiden* und der rosenfarbenen *Stylasteriden* für echte Korallen erklärte, bis man mit den lebenden Einzeltieren bekannt wurde. *Stylaster roseus* Gray. *Millepora alcornis* L. Fig. 170.

III. Ordnung. Tubulario-Anthomedusen.

Als Regel gilt, daß die mit Periderm versehenen, aber der Hydrotheca entbehrenden, meist koloniebildenden Polypen (Fig. 93, 168) freibewegliche Anthomedusen erzeugen. Letztere sind, abgesehen von ihren magenständigen Geschlechtsorganen und dem Mangel der Hörbläschen, meist schon an ihrer hochgewölbten Glocke zu erkennen (Fig. 172); auch sind sie häufig mit Ocellen ausgerüstet (*Ocellaten*). Daneben kommt es vor, daß die Medusen als Sporosacs in der Kolonie verbleiben (*Eudendrium ramosum* Johnst.). So erzeugt in derselben Familie der *Tubulariden* die *Corymorpha nutans* Sars Medusen, die *Tubularia larynx* L. Sporosacs. — Da die Medusengeneration bei manchen Arten so sehr rückgebildet ist, daß die Geschlechtsprodukte ähnlich wie bei *Hydra* in dem Ectoderm des Polypen entstehen, da ferner Periderm und Koloniebildung fehlen können, ist es nicht möglich, eine scharfe Grenze zwischen *Hydrarien* und *Tubularien* zu ziehen.

IV. Ordnung. Campanulario-Leptomedusen.

Die stets ansehnliche Kolonien bildenden Hydroiden sind leicht an ihrer Hydrotheca zu erkennen (Fig. 167, 169), die Medusen an ihrem flachgewölbten Schirm, den velaren Statocysten und der Lage der Geschlechtsorgane an den Radialkanälen. Eine Besonderheit der Gruppe sind die Gonotheken, geschlossene Peridermhüllen, innerhalb deren die Gonophoren an einem besonderen Mund- und tentakellosen Polypen, dem Blastostyl (Fig. 167 f), entstehen. Die typischen *Campanulariden* erzeugen Medusen, so die *Campanularia Johnstoni* Johnst. das *Phialidium variabile* Claus. Bei den *Sertulariden* und *Plumulariden* finden sich dagegen Sporosacs. *Sertularia abietina* L., *Plumularia pinnata* Lam. Sehr verbreitete Medusen sind: *Aequorea forskalea* Pér. et Les., *Irene pellicuda* H.

V. Ordnung. Trachymedusen.

Die *Trachymedusen* gleichen den *Leptomedusen* nicht nur in ihrer Gestalt, sondern auch im Besitz von Statocysten und in der Lagerung der Geschlechtsorgane an den Radialkanälen. Indessen entstehen ihre Statocysten nicht aus dem Velum, sondern sind umgewandelte Tentakeln. Dazu kommt als wichtigster Unterschied der Mangel des Generationswechsels. Direkte Entwicklung der Medusen findet sich bei *Trachymemiden* und *Geryoniden*: *Rhopalonema velatum* Gegenb. und *Carmarina hastata* H.; bei den auch sonst abweichend gebauten *Aginiden* (*Narcomedusen*) kommt es von neuem zu einer Art Generationswechsel. Die Larven dieser Tiere leben sehr häufig parasitisch in anderen Medusen; dabei können sie die Fähigkeit zu ungeschlechtlicher Vermehrung gewinnen und sich zu Schläuchen umbilden, welche durch Knospung Medusen erzeugen (Knospenhäuren der *Cuninen*).

VI. Ordnung. Siphonophoren.

Die *Siphonophoren* sind Kolonien, welche zu den herrlichsten Repräsentanten der pelagischen Tierwelt gehören und ihrem Aussehen nach sich am besten mit Blumengirlanden vergleichen lassen. Wie eine Girlande aus Blumen und Blättern besteht, die an einem Faden aufgereiht sind, so besteht eine *Siphonophore* aus zahllosen, teils glasartig durchsichtigen, teils farbigen Einzeltieren, die von einem gemeinsamen Strang entspringen (Fig. 177). Der Strang, die Cönosarkröhre oder der Stamm, ist äußerst muskulös und enthält im Innern einen von Entoderm ausgekleideten Zentralkanal, ein Nahrungsreservoir, von dem aus die Einzeltiere der Kolonie gespeist werden. Sein vorderes Ende umschließt bei den meisten Arten ein durch Einstülpung des Ectoderms entstandenes, mit Luft gefülltes Säckchen, den *Pneumatophor* oder die Luftkammer, welche als hydrostatischer Apparat funktioniert und die senkrechte Stellung der Kolonie im Meere bedingt.

Die von der Cönosarkachse entspringenden Einzeltiere dienen verschiedenen Funktionen und sind infolgedessen auch verschieden gebaut. Unmittelbar auf die Luftkammer (*l*) folgen gewöhnlich mehrere Reihen von Schwimmglocken, Tiere, welche von der Organisation der Meduse nur das zur Fortbewegung Nötige, Glocke und Velum (Fig. 177s), außerdem die zur Ernährung dienenden, vom Cönosarkrohr aus versorgten Ring- und Radialkanäle bewahrt haben. Die zumeist anschließenden, zum Schutz dienenden, medusenartigen Tiere, die Deckstücke (*d*), sind feste Gallertplatten und haben auch den Ringkanal, die Muskulatur und die Glockengestalt der Meduse eingebüßt. Zur Ernährung des Ganzen dienen besondere Polypen mit trompetenartig erweiterter Mundöffnung, die Freßpolypen (*n*), welche die Nahrung mittelst reichlich entwickelter Drüsenzellen verdauen (Leberstreifen, S. 92, Fig. 56) und durch Vermittlung des Cönosarkrohrs allen übrigen Individuen des Stockes zuführen. Sie besitzen an ihrer Basis den Fangfaden (*f*), einen langen, muskelreichen Strang, von welchem feine seitliche Fäden, die Senkfäden, herunterhängen. Die Senkfäden enden mit bunt gefärbten Anschwellungen, welche Nesselknöpfe heißen, da sie aus dicht gedrängten, auffallend großen Nesselkapseln bestehen (III *f*¹, II); sie sind der Grund, weshalb alle *Siphonophoren* nesseln, manche in so empfindlicher Weise, daß sie wegen der ausgedehnten Verbrennungen, die sie erzeugen, selbst von den Menschen gefürchtet werden. Ebenfalls an Polypen erinnern die Taster (*t*), mundlose,

geschlossene Schläuche, welche durch ihre große Reizbarkeit und Beweglichkeit ausgezeichnet sind. Von allen Tieren der Kolonie entwickeln sich am spätesten die meist prächtig gefärbten Geschlechtstiere. Sie gleichen den Gonophoren der *Tubularien*, verbleiben meist als mehr oder minder rückgebildete Sporosacs in der Kolonie und lösen sich nur äußerst selten als kleine, tentakellose *Anthomedusen* (*Chrysomitren*) ab. Dem Gesagten zufolge sind die *Siphonophoren* ein ausgezeichnetes Beispiel für Arbeitsteilung und den dadurch bedingten Polymorphismus der Individuen; letzterer kann innerhalb der Ordnung einen so hohen Grad erreichen, daß manche Siphonophoren durchaus den Eindruck einheitlicher Individuen mit einer Vielheit von Organen machen.

Fig. 177. Anatomie der Siphonophoren. I *Natalia loligo* (nach Haeckel). II Nesselknopf von *Sphenoides obeliscus* (nach Haeckel), stärker vergrößert. III Schema einer *Physophoree*, Ectoderm schraffiert, Entoderm (in *s* und *d* mit Gallerte) hell, Gastrovascularsystem schwarz. Bezeichnungen in I und III: *l* Luftflasche, *st* Stamm, *s* Schwimmglocke, *d* Deckstück, *t* Taster, *f* Fangfaden mit Nesselknöpfen, *f'*, *n* Freßpolyp, Gonophore ohne Bezeichnung.

1. *Calycophoreen* (*Calyconecten*). Am vorderen Ende keine Luftflasche, sondern 1—2 große Schwimmglocken (Fig. 111), die übrigen Individuen sitzen in Abständen voneinander, zu kleinen Gruppen vereint, welche häufig vor Eintritt der Geschlechtsreife sich ablösen und daher früher unter dem Namen *Eudozien* als selbständige Tiere beschrieben wurden. *Praya maxima* Gegenb. — 2. *Physophoreen* (*Physonecten*) (Fig. 177). Luftflasche vorhanden, aber klein; auf die Luftflasche folgt eine Säule von Schwimmglocken, dann die übrigen Individuen der Kolonie. *Physophora hydrostatica* Forsk., *Apolemia uaria* Less., äußerst schmerzhaft nesselnd. — 3. *Physaleen* (*Cysto-*

necten). Luftflasche stark vergrößert, füllt den gesamten Cönosarkkanal aus, auf dessen untere Seite der Ursprung der Einzeltiere beschränkt bleibt. Die Tiere schwimmen stets an der Oberfläche des Wassers und treiben, zum Teil über den Wasserspiegel hervorragend, wie Segel vor dem Wind. *Physalia arethusa* Til.

Den bisher genannten Formen werden vielfach unter dem Namen *Disconanthen* als eine vollkommen abweichende Gruppe gegenübergestellt: *Velella spirans* Eschz. und *Porpita mediterranea* Eschz., Luftflasche eine chitinöse Scheibe mit konzentrischen Luftkanälen.

III. Klasse.

Scyphozoen (Scyphomedusen).

Die *Scyphozoen* bilden eine Parallelgruppe zu den Hydrozoen, insofern sie sich häufig mittels eines ganz analogen Generationswechsels entwickeln. Die Amme ist der Scyphopolyp oder das Scyphostoma, das Geschlechtstier die acraspede Meduse. Im Gegensatz zu den Hydromedusen spielt jedoch die Amme, der Scyphopolyp, eine untergeordnete Rolle; er ist bei den verschiedensten Arten sehr gleichförmig gebaut und kann sogar ganz in Wegfall kommen (*Pelagia*), während die Medusengeneration sehr mannigfaltig und stets wohlentwickelt ist.

Fig. 178.

Fig. 179.

Fig. 178. Scyphostoma von *Aurelia aurita* (aus Korschelt-Heider). *pb* Peristomrüssel, *tr* trichterförmige Einsenkungen des Peristoms, *t* durchscheinende Gastralfalten, *st* Stiel, *k* Peridermnäpf.

Fig. 179. Querschnitt durch ein Scyphostoma (aus Hatschek). *gr* Magentaschen, *s* Gastralfalten, *sm* Muskeln in denselben.

Das Scyphostoma (Fig. 178, 179) hat eine gewisse Ähnlichkeit mit unserer *Süßwasserhydra*, unterscheidet sich aber von ihr äußerlich durch einen kleinen Peridermnäpf, in welchem das hintere Ende festsetzt, innerlich hauptsächlich durch 4 Längsfalten, welche in den Magen hineinragen und von dem hinteren Ende bis zum Rand der Mundöffnung reichen. Diese „Gastralfalten“ oder „Septen“ (Täniolen) erscheinen auf Querschnitten als kleine, von einem Fortsatz der Stützelamelle gestützte Entodermfalten, in welche von der Mundscheibe aus ein Muskelstrang eintritt; sie sind morphologisch wichtig, indem sie bei der Strobilation die Gastraltentakelchen der Medusen abschnüren, ferner als erste Anlage des bei den *Anthozoen* so hoch entwickelten Septensystems.

Die acraspeden Medusen, meist große, 0,1—1 m messende Tiere, besitzen einen flach gewölbten Schirm von oft knorpelartiger Konsistenz; sie unterscheiden sich von den Craspedoten äußerlich sofort durch die Einkerbungen des Schirmrandes, welche die Peri-

pherie in Lappen abteilen. Wenn wir uns zunächst an die gewöhnlichen Formen halten, so sind mindestens 8 Lappen vorhanden (Fig. 180, 181), welche am Ende tief eingekerbt sind, in dieser Kerbe je einen Sinneskörper tragen und daher Sinneskörperlappen heißen. Die 8 Sinneskörperlappen schließen bei manchen Medusen dicht aneinander, bei anderen werden sie durch eine „intermediäre“, ebenfalls gekerbte und gelappte Strecke voneinander getrennt und sind dann oft nur durch genaue Untersuchung herauszufinden (Fig. 182). In den Kerben zwischen den Sinneskörperlappen oder in den Kerben der intermediären Strecke entspringen die Tentakeln, sofern sie nicht rückgebildet sind.

Durch die Sinneskörper werden in der Meduse 8 Hauptstrahlen gekennzeichnet, von denen 4 die Perradien (Fig. 181 I), 4 mit ihnen alternierende die Interradien heißen (II). Adradien endlich nennt man radiale Linien, welche zwischen den Hauptstrahlen liegen.

Die Lappung des Schirmrandes übt einen bestimmenden Einfluß auf alle übrigen Organe aus; zunächst bedingt sie den Mangel des Velum, welches funktionell durch eine dicke zirkuläre Muskelmasse auf der Subumbrella des Schirmes ersetzt wird; daher der Name „*Acraspeden*“. Anstatt eines Nervenringes finden sich 8 getrennte Nervenzentren,

die schon genannten Sinneskörper, welche vollkommen den Bau von Tentakeln (Fig. 173, 7) besitzen und somit aus einer entodermalen Achse und einem ectodermalen Überzug bestehen. Die Entodermachse schwillt an ihrem Ende stets zu einem

Fig. 180. Ephyra von *Cotylorhiza tuberculata*. *gt* Gastraltentakelchen, *rk* Randkörper (nach Claus).

Fig. 181. *Ulmaris prototypus* (aus Hatschek). *I* Radien erster Ordnung (Perradien), mit den Mundarmen (*o*), welche rechts entfernt sind, *II* Radien zweiter Ordnung (Interradien); in ihnen liegen die Geschlechtsorgane und Gastraltentakelchen, *t* Tentakeln, sie bezeichnen die Adradien, *l* Randlappen.

Statolithensäckchen an; im Ectoderm liegt ein dickes Polster von Nervenfasern und Ganglienzellen, ab und zu auch ein Pigmentfleck, ein einfachstes Auge. Minder deutlich ist der Einfluß der Lappung auf die vegetativen Organe. Das Gastrovascularsystem beginnt mit der kreuzförmigen Mundöffnung: die Ecken des perradial gestellten Kreuzes sind meist in lange, wie Fahnen aus dem Schirm herabhängende Mundarme (Fig. 181) ausgezogen, welche für das Ergreifen der Nahrung viel wichtiger sind als die häufig verkümmerten Randtentakeln. Inter-radial, mit dem Mundkreuz alternierend, entwickeln sich im Innern des geräumigen Magens 4 Geschlechtsorgane und 4 Gruppen von Gastral-tentakelchen. Letztere sind in das Magenlumen vorragende Fäden mit Gallertachsen und entodermalem, die Verdauung besorgendem Epithel. Erstere entstehen ebenfalls aus dem Entoderm und sind krausenartig gefaltete Blätter. Vom Magen entspringt der periphere Teil des Gefäßsystems. Bei allen Medusenlarven, den Ephyren (Fig. 180), vielfach

Fig. 182. *Polyclonia frondosa* in seitlicher Ansicht, daneben ein Mundarm von unten, um die Verästlungen zu zeigen; *d* die Endlappchen, auf denen die kleinen Öffnungen sitzen, welche in die zum Darm leitende, kanalartig geschlossene Armrinne (*s*) führen (nach Agassiz).

auch bei erwachsenen Tieren, verlaufen 8 radiale Taschen zu den 8 Randkörpern, dazwischen 8 weitere (adradiale) Taschen zu den Tentakeln, falls letztere vorhanden sind (Fig. 90). Indessen wird diese primitive Anordnung häufig durch ein kompliziertes Gefäßnetz ersetzt (Fig. 181).

Entwick-
lungs-
geschichte.

Bei der Schilderung der Fortpflanzung gehen wir von Formen mit Generationswechsel aus (Fig. 183). Die aus dem Ei der Meduse entstandenen Flimmerlarven setzen sich fest und werden zu Scyphostomen, welche stets zu terminaler, häufig auch zu lateraler Knospung befähigt sind. Durch laterale Knospung bilden sich immer nur neue Scyphostomen, durch terminale dagegen Medusen. Im letzteren Fall entwickelt sich eine „Strobila“: durch mehrere hintereinander gelegene ringförmige Einschnürungen zerfällt das vordere Ende des Scyphostoma in scheibenförmige Stücke, die Medusenanlagen, welche zunächst noch nach Art eines Tassensatzes ineinander stecken. Nacheinander reifen nun die einzelnen Stücke, lösen sich ab und schwimmen als „Ephyren“ davon. Die Ephyren haben anfänglich nur 4 Gastral-tentakeln, die abgelösten oberen Enden der Gastral-falten des Scyphostoma; sie besitzen noch keine Randtentakeln, wohl aber 8 die Sinnes-

körper tragende Lappen. Indem sich die Ephyren somit wesentlich von Medusen unterscheiden und erst ganz allmählich zu geschlechtsreifen Medusen umgewandelt werden, kombiniert sich der Generationswechsel der *Scyphomedusen* mit einer ausgesprochenen Metamorphose. Diese Metamorphose bleibt erhalten, wenn der Generationswechsel, wie bei *Pelagia noctiluca*, unterdrückt wird und sich aus dem Ei der Meduse direkt eine sich zur geschlechtsreifen Meduse umwandelnde Ephyra entwickelt.

Fig. 183. Entwicklung von *Aurelia aurita* aus dem Ei. In der ersten Reihe Umbildung der Planula zum Scyphostoma; darunter Scyphostomen in Strobilation (Abschnürung von Ephyren), links ein Scyphostoma, vom oralen Pol gesehen, rechts 2 Ephyren in verschiedener Lage (Hatschek).

Die soeben gegebene Schilderung paßt nur auf einen Teil der Scyphomedusen, nämlich die **Discomedusen**, welche durch den großen Reichtum an Arten und ihre weite Verbreitung frühzeitig allgemeines Interesse gefunden haben und lange Zeit allein als die Repräsentanten der *Aerospeden* galten; sie zerfallen in 2 Unterordnungen: 1. Die **Semaeostomen** zeigen die Ecken des Mundkreuzes in 4 lange, äußerst bewegliche Mundarme ausgezogen, welche wie lange Fahnen aus der Glockenhöhle heraushängen. *Aurelia aurita* L., Ohrenmeduse der Nord- und Ostsee; *Pelagia noctiluca* Pér. et Les., stark meerleuchtend, *Ulmariis prototypus* H. (Fig. 181). 2. Die **Rhizostomen** haben lange, fast unbewegliche, reich verästelte Mundarme; Mundöffnung und Armfurchen sind durch Verwachsung der Ränder bis auf viele kleine, zum Aufsaugen der Nahrung dienende Stomata geschlossen. *Rhizostoma pulmo* Less., *Polyclonia frondosa* L. Ag. (Fig. 182).

Von den *Discomedusen* unterscheiden sich in mehr oder minder auffallender Weise gewisse *Scyphomedusen*, welche teils als Tiefseebewohner spät entdeckt worden sind, teils wegen ihres abweichenden Äußeren überhaupt nicht für Scyphomedusen gehalten wurden. Es sind die *Stauromedusen*, *Cubomedusen* und *Peromedusen*; sie haben das Gemeinsame, daß der periphere Abschnitt des dem Magen der *Discomedusen* entsprechenden Hohlraums durch 4 Scheidewände oder gedrungene Verwachsungsstellen (Kathammen), welche den Täniolen des Scyphostoma homolog sind und die Gastralzentakelchen tragen, in 4 die Geschlechtsorgane beherbergende Gastralaschen abgeteilt wird. Die Geschlechtsorgane werden durch die Septen halbiert und sind daher in Achtszahl vorhanden. Auch zeigen die

Randkörper ein abweichendes Verhalten, jedoch in jeder der 3 Unterordnungen in verschiedener Weise. Die **Stauromedusen** haben keine Randkörper, wohl aber meist an den korrespondierenden Stellen 8 kurze Tentakelchen, die interradianalen Strecken sind zu Armen ausgezogen, welche mit Büscheln kleiner geknöpfter Tentakeln bedeckt sind. Vor allem sind

Fig. 184.

Fig. 185.

Fig. 184. *Lucernaria pyramidalis* (aus Hatschek).Fig. 185. *Charybdea marsupialis* (aus Hatschek).

die Tiere wie *Scyphopolypen* mittelst eines Stiels festgewachsen. *Lucernaria pyramidalis* H. (Fig. 184). Die **Cubomedusen** (*Charybdea marsupialis* Pér. et Les. [Fig. 185]) und **Peromedusen** (*Periphylla mirabilis* H.) sind freischwimmende typische Medusen und besitzen 4 Randkörper, die bei den *Cubomedusen* perradial, bei den *Peromedusen* interradianal gestellt sind. Letztere werden vielfach mit den längere Zeit zu den *Discomedusen* gestellten **Cannostomen** zu einer Gruppe vereinigt, die wegen einer Kranzfurche auf der Exumbrella den Namen **Coronaten** erhalten hat. In der Tat weichen alle *Cannostomen* durch die Achtzahl der Geschlechtsorgane und die Anwesenheit der Kathammen von den *Discomedusen* ab und

stimmen hierin mit den *Peromedusen* überein. Andererseits leiten manche „*Cannostomen*“ zu den *Discomedusen* durch den Besitz von 8 Randkörpern über, wie z. B. *Nausithoe albida*, die auch durch terminale Knospung von einem parasitisch in Spongien lebenden *Scyphostoma* („*Stephanoscyphus mirabilis*“) erzeugt wird. Für andere *Cannostomen*, bei denen die Zahl der Randkörper zwischen 4 und 16 schwanken kann (*Atolla*), ist eine nähere Verwandtschaft mit *Discomedusen* nicht nachgewiesen.

IV. Klasse.

Anthozoen, Corallentiere.

Die ausschließlich im Meere lebenden und hier hauptsächlich durch die *Corallen* und *Seerosen* vertretenen *Anthozoen* sitzen mit wenigen Ausnahmen auf dem Boden fest und bilden zumeist individuenreiche Kolonien von oft kolossaler Größe. Sie gleichen hierin den *Hydroidpolypen*, mit denen sie auch in der Erscheinung der Einzeltiere eine große Ähnlichkeit haben (Fig. 186). Wie der *Hydroidpolyp*, so ist auch der *Anthozoen-* oder *Corallenpolyp* mit Fußscheibe, Mauerblatt, Mundscheibe und einem Kranz von Tentakeln, welche an dem Übergang von Mauerblatt und Mundscheibe entspringen, versehen; er unterscheidet sich von ihm durch die größere Vervollkommnung in der organologischen und histologischen Sonderung. Die meisten *Corallenpolypen* besitzen ein gut entwickeltes Mesoderm (Meso-

gloea); dasselbe ist namentlich bei den *Actiniarien* ein zellenreiches, den fleischigen Habitus der Tiere bedingendes Bindegewebe, während es bei den durch ein Kalkskelett gestützten *Madreporarien* meist keine Zellen enthält und keine größere Mächtigkeit besitzt. Vor allem aber besitzen die Corallenpolypen Einrichtungen, welche den Hydroidpolypen fehlen und beim Scyphopolypen nur eben angedeutet sind: das Schlundrohr und die mit den Geschlechtsorganen und Mesenterialfilamenten versehenen Septen.

Wir betrachten zunächst das Schlundrohr und seine Beziehungen zu Mundscheibe und Mundöffnung. Der Mund liegt im Zentrum der Mundscheibe, ist aber meist in einer Richtung zu einem Oval oder einer Spalte ausgezogen. Man kann daher — ein Zeichen für die zweistrahlig Symmetrie der Tiere — durch ihn zwei für die Architektonik des ganzen Corallenpolypen wichtige, aufeinander senkrechte Richtungslinien ziehen, eine in der Längsrichtung der Spalte

Fig. 186.

Fig. 187.

Fig. 186. *Antheomorpha elegans*. S—S Sagittalachse.

Fig. 187. *Sagartia parasitica* der Länge nach halbiert. *r* Ringmuskel, *m* Mundscheibe, *o* Öffnung in den vollkommenen Septen, *s*¹ Schlundrinne, *s* Schlundrohr, *r*¹ Septum I. Ordnung (vollständig), *r*² u. *r*³ Septen II. u. III. Ordnung (unvollständig), *t* Mauerblatt, *f* Mesenterialfilamente, *g* Geschlechtsorgane, *a* Acontien.

verlaufende sagittale (Fig. 186 S—S) und eine dazu senkrechte transversale. Von den Mundrändern hängt in das Innere des Tieres das Schlundrohr hinab, ein in transversaler Richtung zusammengepreßter Schlauch, der am unteren Ende mit weiter Mündung in den Zentralmagen führt (Fig. 187 s). Entwicklungsgeschichtlich ist das Schlundrohr ein eingestülpter Teil der Mundscheibe; es ist daher auf seiner Innenseite mit Ectoderm bekleidet; seine untere Mündung ist dem Mund der Hydroidpolypen zu vergleichen.

Das Schlundrohr wird in seiner Lage befestigt durch radiale Scheidewände, die Septen, welche von Mauerblatt, Fuß- und Mundscheibe ausgehen und an das Schlundrohr herantreten (Fig. 187 r¹). Die Septen springen wie Kulissen in den Zentralmagen vor und teilen den peripheren Abschnitt desselben in zahlreiche Nischen, die Radialkammern, welche unterhalb des Schlundrohres mit dem Zentralmagen zusammenhängen, nach oben dagegen sich in das Innere der Tentakeln fortsetzen. Die Tentakeln sind demgemäß Ausstülpungen der Radial-

Septen.

kammern und meist in gleicher Zahl mit ihnen vorhanden. Außer den „vollständigen Septen“, welche das Schlundrohr erreichen, gibt es häufig noch „unvollständige“, welche unterwegs mit freiem Rande aufhören (Fig. 187 r^2 u. r^3).

Mesenterial-
filamente.

Die Septen sind Träger einer Anzahl wichtiger Organe: der Mesenterialfilamente, der Geschlechtsorgane und der Muskelfahnen. Die Mesenterialfilamente (f) sind dicke Streifen eines an Drüsen- und Nesselzellen reichen Epithels; sie fassen die Ränder der Septen ein wie die Einfassung den Saum eines Kleides. Da sie viel länger sind als die Septen, zwingen sie die Ränder derselben sich krausenartig zu falten und gewinnen dadurch einige Ähnlichkeit mit dem viel-

fach gewundenen, ebenfalls an einem krausenartig gefalteten Mesenterium befestigten Säugetierdarm. Ausgezeichnet durch große Kontraktilität dringen sie in das Gefressene ein oder umhüllen es allseitig und ermöglichen so die intracellulär erfolgende Verdauung. Unterhalb der Mesenterialfilamente entspringen bei gewissen Arten noch die Acontien, Fäden, die mit Nesselkapseln dicht besetzt sind und zur Verteidigung, sei es durch die Mundöffnung, sei es durch Poren des Mauerblatts (Cincliden), herausgeschleudert werden. — Die Geschlechtsorgane — nur ausnahmsweise hermaphrodit — liegen nach außen von den Mesenterialfilamenten als bandartige, vielfach gefaltete Verdickungen (Fig. 187 g). Ihre Elemente entstehen wie bei den *Scyphomedusen* aus dem Entoderm, werden aber frühzeitig in die mesodermale Stützschicht des Septum verlagert (Fig. 188 o), von wo sie bei der Reife durch Platzen der Hüllen in den Magen entleert werden. Die Brut verläßt den Magen auf verschiedenen Stadien der Entwicklung, sei es als Planulae (Fig. 191 A), sei es als kleine, mit Tentakeln versehene Tiere.

Geschlechts-
organe.

Fig. 188. Querschnitt durch ein Septum von *Edwardsia tuberculata*, en Entoderm, ek Ectoderm, me Mesoderm, mf Muskelfahne, o Ovar, v Mesenterialfilament.

Muskel- und
Nerven-
system.

Für die Morphologie des Corallenpolypen am wichtigsten sind endlich die Muskelfahnen der Septen. Muskeln und Nerven finden sich sowohl im Entoderm als auch im Ectoderm. Während aber das Nervensystem sich besonders im Ectoderm entwickelt und namentlich auf der Mundscheibe eine subepitheliale, dicke Schicht von Nervenfasern und Ganglienzellen erzeugt (Fig. 52 S. 84), ist die Muskulatur im Ectoderm im allgemeinen schwach ausgebildet und zumeist auf Mundscheibe und Tentakeln beschränkt. Um so mächtiger ist die entodermale Muskulatur. Am oberen Ende des Mauerblatts findet sich häufig ein kräftiger Ringmuskel, der das Mauerblatt über der nervenreichen Mundscheibe zusammenziehen kann. Die Septen endlich sind beiderseits mit Muskelfasern bedeckt, auf der einen Seite mit transversalen, auf der anderen mit longitudinalen. Nur letztere sind

kräftig entwickelt und erzeugen eine vielfach gefaltete Muskellamelle, die wegen ihres Querschnittsbildes die „Muskelfahne“ heißt (Fig. 188 *mf*).

Bei den *Hexacorallien* (Fig. 189, 194) sind die Septen paarweise gruppiert, indem zwei benachbarte Septen einander nicht nur genähert sind, sondern ihre Zusammengehörigkeit auch darin bekunden, daß sie sich gleichwertige, d. h. mit gleichgerichteter Muskulatur ausgerüstete Seiten zukehren. Die Regel ist, daß die Septen eines Paares die „Muskelfahnen“ auf zugewandten Seiten tragen. Von dieser Regel machen nur zwei Septenpaare eine Ausnahme, welche sich an den Enden der Sagittalachse des Schlundrohrs befestigen, die Muskelfahnen auf abgewandten Seiten tragen und Richtungssepten heißen, da sie eine bestimmte Richtung im Körper, nämlich die Sagittalebene, anzeigen. Vermöge der

Septenstellung.

a) Hexacorallien.

Fig. 190. Querschnitt einer Octocorallie (*Alcyonium*); die Septen der einen Seite sind genau symmetrisch mit denen der anderen Seite angeordnet und tragen sämtlich die Muskelfahnen auf der gleichen Seite. *ek* Ektoderm, *en* Entoderm, *m* Mesoderm, *s* Schlundrohr, *f* Muskelfahne.

Fig. 189. Querschnitt einer Actinienlarve (nach Boveri). *ss* Sagittalachse, *tt* Transversalachse, *ek* Ektoderm, *en* Entoderm, *f* Mesenterialfilament, *m* Muskelfahnen, *r* Richtungssepten, *I* Septen erster, *II* zweiter, *III* dritter Ordnung.

paarigen Gruppierung der Septen kann man zweierlei Radialkammern unterscheiden: die innerhalb eines Septenpaares gelegenen Binnenfächer und die zwischen zwei Septenpaaren gelegenen Zwischenfächer. Zum verschiedenen morphologischen Charakter der Radialkammern kommen Unterschiede in der Rolle, welche sie beim Wachstum der Polypen spielen, indem eine beträchtliche Vergrößerung des Mauerblattes und eine Vermehrung der Septenpaare sich in der Regel nur in den Zwischenfächern vollzieht. So haben fast alle *Actinien* auf einem bestimmten Stadium der Entwicklung 6 Septenpaare (2 Paare Richtungssepten und gleichmäßig dazwischen, links und rechts verteilt, 4 weitere Septenpaare); sie sind die Septen erster Ordnung oder die Hauptsepten (*I*). Wenn die Septenzahl weiter zunimmt, so treten neue Septen, Septen zweiter Ordnung, nur in den Zwischenfächern paarweise auf: zu den 6 Paaren erster Ordnung treten 6 weitere Paare zweiter Ordnung (*II*). Da das hier kurz ange deutete Prinzip des Wachstums dauernd beibehalten wird, so muß sich die Vermehrung der Septen und demgemäß auch der Tentakeln notgedrungen in Multiplen von 6 bewegen; es entwickeln sich weiter 12 Paare dritter Ordnung (*III*), später 24 Paare vierter Ordnung etc. Unregelmäßigkeiten im Wachstum sind Ursache, daß bei manchen Hexacorallien

der Numerus 6 verlassen wird und 4- oder auch 10-zählige Anordnungen zustande kommen; auch kann durch Teilungsvorgänge der anfänglich erkennbare 6-zählige Typus sich verwischen.

Fig. 191.

Fig. 192.

Fig. 192. *Sclerophyllia margariticola* (nach Klunzinger).

Fig. 191. *Corallium rubrum* (nach Lacaze Duthiers). A Flimmerlarve. B junge Tiere in beginnender Stockbildung. C Stück eines Stöckchens mit ganz und halb (b, c) zurückgezogenen und vollkommen entfalteteten (a) Polypen; d Cönosark. D Stück eines Astes; der Weichkörper gespalten und teilweise zurückgeklappt; Skelettachse mit ihren Kanellierungen (e) freigelegt; f' größere Cönosarkröhren, welche die Kanellierung veranlassen; f das Netz feinerer Cönosarkröhren; b ein zum Teil zurückgezogener Polyp; c vollkommen zurückgezogener Polyp; t eingestülpte Tentakeln; s Schlundrohr; m Mesenterialfilamente; d Cönosark. A stark, B, C, D schwach vergrößert.

b) Octo-
corallen.

Sehr viel einfacher verhalten sich die *aachtzähligen Anthozoen*, bei denen nie mehr als 8 einzelne Septen vorkommen (Fig. 190). Dieselben verteilen sich gleichmäßig zu beiden Seiten des Schlundrohres derart, daß 4 auf der linken, 4 auf der rechten Seite der Sagittalebene stehen. Auch hier sind die transversalen und longitudinalen Muskelfasern vollkommen gesetzmäßig angeordnet, so daß man, je nachdem man von dem einen oder dem anderen Ende der Sagittalachse ausgeht, nur zugewandte oder nur abgewandte Muskelfahnen vor sich hat.

Außer der geschlechtlichen Fortpflanzung besitzt die überwiegende Mehrzahl der *Anthozoen* die Fähigkeit, sich durch Knospung und Teilung zu vermehren. Die Knospen lösen sich in manchen Fällen ab; gewöhnlich bleiben sie aber mit der Mutter verbunden (Fig. 191 B, C); auf diesem Weg oder durch unvollkommene Teilung entstehen Kolonien, welche aus vielen Hunderten und Tausenden von Individuen bestehen können. Vielfach wird der Zusammenhalt bewirkt durch das Cönenchym oder Cönosark, welches bei den Octocorallien vorwiegend aus Mesoderm besteht, auf seiner Oberfläche von Ectoderm überzogen, im Innern von reich verästelten und anastomosierenden Entodermkanälchen durchsetzt wird. Bei Bernuhigung ziehen sich die Einzelpolypen in das Cönosark zurück.

Vegetative
Fort-
pflanzung.

Fig. 193.

Fig. 194.

Fig. 193. Schliff durch das Skelett von *Caryophyllia cyathus* (nach Koch). Nach außen Theca, nach innen Septen (I—XII, 1. und 2. Cyclus), Pali und im Zentrum die Columella.

Fig. 194. Schema eines Querschnitts durch den Weichkörper und das Skelett einer Hexacorallie, oberhalb der Linie *ab* ist der Schnitt durch das Schlundrohr, unterhalb der Linie *ab* nahe der Fußscheibe geführt. Das Skelett schwarz, *r* Richtungssepten, *s* Schlundrohr.

Die stockbildenden *Anthozoen* haben fast stets ein vom Ectoderm aus entstehendes Skelett von kohlensaurem Kalk oder von einer organischen Substanz, welche man Hornsubstanz nennt, obwohl sie nicht mit dem Keratin der Wirbeltiere identisch ist. Auch kommt es vor, daß sich das Skelett aus alternierenden Kalk- und Hornstücken aufbaut. Der Anordnung nach unterscheidet man Achsen- und Rindenskelette. Die Achsenskelette beschränken sich auf die innersten Partien des Cönosarks, lassen dagegen die weiche Rinde, in welcher die Polypen wurzeln, wie auch die Polypen selbst, unverkalkt. Die Rindenskelette gehen dagegen von den Polypen aus und wiederholen die komplizierte Struktur derselben bis zu einem gewissen Grade (Fig. 193, 194). Stets ist eine Theca vorhanden, ein Kalkzylinder, welcher an das Mauerblatt der Einzelpolypen erinnert, meist kommen dazu radiale Scheidewände, welche man als Sclerosepten von den Scheidewänden des Weichkörpers unterscheidet.

Skelett.

Die Theca entsteht durch Verschmelzung der Sclerosepten. Tritt dieser Verschmelzungsprozeß in einiger Entfernung von den peripheren

Enden der Septen ein, so ragen letztere über die Theca hinaus: sie laufen dann auf ihrer Außenseite als „Costae“ herab. Nach außen von der Theca resp. den Costae findet sich öfters ein zylindrisches Kalkblatt, die Epitheca. In der Achse des Kelchs kann eine größere Kalksäule oder ein Haufen kleinerer Säulchen, die Columella, aufsteigen (Fig. 193). Wenn zwischen dem freien inneren Rand der Septen und der Columella besondere Kalkpfeiler stehen, nennt man dieselben Pali. Feinste Kalkstäbchen, Synaptikeln, können die Septen quer untereinander verbinden. Besondere Skelettstücke, die Tabulae, endlich werden durch die Wachstumsverhältnisse des Polypen veranlaßt. Dieser baut am oberen Rande der Theca das Skelett immer weiter und verläßt in gleichem Maße die tieferen Partien desselben. Gegen den verlassenen Teil grenzt er sich durch horizontale Scheidewände ab; dies sind die Tabulae. Finden sich viele kleine und dünne Kalkblättchen, so spricht man von Dissepimenten.

Früher glaubte man, daß die Corallenskelette nichts anderes seien, als die mit Kalk imprägnierten einzelnen Teile des Weichkörpers, und hat von ersteren ohne weiteres einen Rückschuß auf die Anordnung der

letzteren gemacht. Dies hat sich als ein vollkommener Irrtum herausgestellt; die Sclerosepten bilden sich zwischen den Sarcosepten in den Radialkammern und ebenso die Theca innerhalb und in einiger Entfernung vom Mauerblatt (Fig. 194, 195). Als eine Ausscheidung des Mauerblatts selbst kann nur die keineswegs häufige Epitheca angesehen werden. Von vornherein ist es daher zwar wahrscheinlich, aber nicht durchaus notwendig, daß der Numerus der Sclerosepten dem der Sarcosepten entspricht; bei manchen Corallen fehlt sogar diese Übereinstimmung, wie z. B. bei den *Helioporiden*, welche man nach ihrem Skelett früher für *Hexacorallien* hielt, während ihr Weichkörper sie unzweifelhaft unter die *Octocorallien* verweist.

Fig. 195. Verhältnis vom Skelett zum Weichkörper bei den Corallen (Schema, nach Pfuerscheller).

Corallen-
riffe.

Vermöge ihrer Skelettbildung legen die *Anthozoen* große Mengen von kohlensaurem Kalk in gewaltigen, aus dem Grund des Meeres aufsteigenden Bauten, den Corallenriffen, fest. Dieselben bestehen aus verschiedenen Arten, unter denen aber die *Madreporarien* die dominierende Rolle spielen. Wenn die Riffe die Meeresoberfläche erreichen, können sie zur Bildung von kleinen Inseln Veranlassung geben, die durch eigentümliche Gestalt ausgezeichnet sind; am merkwürdigsten sind die Atolle, ringförmige Inseln, in deren Innerem sich ein Becken von Meerwasser befindet. Die Entstehung solcher Atolle, wie die Entstehung der Strand- und Barriereriffe ist Gegenstand vieler Theorien geworden, unter denen Darwins Theorie vom Corallenwachstum lange Zeit über am meisten Anklang gefunden hat.

I. Ordnung. Octocorallien, Alcyonarien.

Die *Alcyonarien*, anatomisch durch die Anwesenheit von 8 Einzelsepten charakterisiert (Fig. 190), lassen sich äußerlich sofort daran er-

kennen, daß nur 8 Tentakeln vorkommen, und daß diese 8 Tentakeln gefiedert sind, d. h. ausgerüstet mit 2 Reihen kleiner Ausstülpungen, die von der Basis nach der Spitze des Tentakels kleiner werden (Fig. 191). Die Tiere ziehen im allgemeinen die großen Meerestiefen dem Aufenthalt an der Küste vor.

I. Unterordnung. *Alcyonaceen*. Das meist ansehnliche, fleischige, festgewachsene Polypar ist durchsetzt von zahlreichen Kalkstücken, den Sclerodermiten, welche aber nicht zu einem zusammenhängenden Skelett verkleben. *Alcyonium palmatum* Pall.

II. Unterordnung. *Gorgoniaceen*. Eine fest aufgewachsene, reich verästelte Skelettachse wird von einem Weichkörper überzogen, in den sich die zarten Polypen zurückziehen können. Bei den *Gorgoninen* ist die Skelettachse rein hornig: *Gorgonia verrucosa* Pall.; bei den *Isidinen* besteht sie aus alternierenden Horn- und Kalkstücken: *Isis elongata* Esp.; bei den *Corallinen* ist sie rein kalkig: *Corallium rubrum* Lam., Edelcoralle, lebt in Tiefen von ca. 100 m an den Küsten von Algier, Korsika, Sardinien und den Kap-Verdischen Inseln, auf sogen. Corallenbänken. Der Erlös der besonders von Neapel aus betriebenen Fischerei wird jährlich auf 2 Millionen Francs geschätzt.

III. Unterordnung. *Pennatulaceen*. Die rein hornige Skelettachse bleibt unverästelt; ihr Cönosarküberzug besteht aus einem unteren und oberen Abschnitt; ersterer kann zu einer Blase aufgebläht werden und gräbt sich locker in den Meeresboden ein; letzterer trägt allein die häufig zu Fiederblättchen angeordneten Polypen. *Pennatula phosphorea* Ellis hat wie viele andere *Alcyonarien* ein intensives Leuchtvermögen.

IV. Unterordnung. *Tubiporaceen*. Das Skelett besteht aus zahlreichen Kalkröhren, die wie Orgelpfeifen nebeneinander stehen und durch quere Wände verbunden sind. *Tubipora Hemprichi* Ehrbg., Orgelcoralle.

V. Unterordnung. *Helioporaceen*. Das Skelett ist wie bei manchen Hexacorallien eine massive Kalkmasse, in welcher Aushöhlungen für die zahlreichen Polypen enthalten sind. Die Anwesenheit von 6 Sclerosepten war lange Zeit Ursache, die Tiere für Hexacorallien zu halten. *Heliopora caerulea* Blainv.

II. Ordnung. Hexacorallien, Zoantharien.

Für die *Hexacorallien* sind in erster Linie die schlauchförmigen, nicht gefiederten Tentakeln charakteristisch; erst in zweiter Linie kann die oben erläuterte sechszählige und paarige Gruppierung der Septen zur Charakteristik benutzt werden. Denn wenn dieselbe auch für die überwiegende Mehrzahl der Formen gilt, so gibt es doch Ausnahmen von der Regel. Einerseits kennen wir die achtzähligen, mit gewissen Larvenstadien der *Actinien* übereinstimmenden *Edwardsien*, bei denen die typische Hexacorallenstruktur noch nicht erreicht ist, andererseits die *Zoantheen*, *Ceriantheen*, *Perforaten* und *Antipatharien*, bei denen die sechszählige Anordnung eine wesentliche Abänderung erfahren hat.

I. Unterordnung. *Malacodermen*, *Actiniarien*, *Scerosen*. Die hierher gehörigen *Anthozoen* sind skelettlose, meist einzellebende Tiere mit zahlreichen Cyklen von Septen und Tentakeln; sie finden sich in allen Klimaten und in allen Meeresschichten, von der Flutgrenze bis zu den größten Meerestiefen, selten frei schwimmend, meist an Steinen festsitzend. Mit

Ausnahme der gänzlich unbeweglichen, kolonialen *Zoantheen* vermögen die *Actinien* auf ihrer zum Ansaugen dienenden muskulösen Fußscheibe zu kriechen. Den deutschen Namen „Seerosen“ verdanken sie teils ihren lebhaften bunten Farben, teils der großen Zahl der Tentakeln, welche wie Blumenblätter einer gefüllten Rose in vielen konzentrischen Reihen vom Rand der Mundscheibe entspringen. Bei Beunruhigung werden die Tentakeln verkürzt und der obere Rand des Mauerblattes durch den Sphincter über ihnen und der nervenreichen Mundscheibe zusammengezogen. *Aneemonia equina* L. *Adamsia palliata* Forb., bekannt durch die Symbiose mit dem Einsiedlerkrebs *Pagurus Prideauxi*.

II. Unterordnung. *Antipatharien*. Die Tiere haben wie die *Gorgonien* eine schwarze, hornige, verästelte Achse, überzogen von Cönenchym, in welchem kleine Polypen mit rudimentären Septen sitzen; durch ihre schlauchförmigen Tentakeln sind sie als *Hexacorallien* charakterisiert. *Antipathes larynx* Ellis.

III. Unterordnung. *Sclerodermen*. Diese umfangreichste Gruppe der *Anthozoen* zeichnet sich durch die ganz vorzügliche Entwicklung des

Fig. 196. *Favia cavernosa* (nach Klunzinger).

Fig. 197. *Coeloria arabica* (nach Klunzinger).

Kalkskeletts aus. Stets sind Theca und Septen vorhanden, meist Columella, Pali und Dissepimente, sehr häufig Synapticulae und Costae. Selten sind einzellebende Formen, wie die *Sclerophyllien* (Fig. 192), *Fungien*, *Caryophyllien* und *Flabellen*; meist sind zahlreiche (nicht selten Tausende) Einzeltiere dicht aneinander gefügt durch Cönenchym zu Kolonien verbunden, welche entweder rasenartige Überzüge oder verästelte Bäumchen bilden. Zwischen Kolonien und einzellebenden Formen gibt es alle Übergänge (Fig. 195—198). Eine Kolonie entsteht von einem Einzeltier aus durch fortgesetzte Teilung oder Knospung; wenn die Teilungen nicht zum Abschluß kommen, können sich mäandrisch verschlungene Reihen unvollkommen gegeneinander abgesetzter Individuen bilden, wie das bei den *Mäandrinen* der Fall ist, bei denen es gar nicht möglich ist, die Zahl der in einer Kolonie enthaltenen Tiere zu bestimmen (Fig. 197).

Die *Eporosen* (*Cycloenemarien*) haben ein kompaktes Skelett, weil die die Einzelindividuen verbindenden Gastralcanäle oberflächlich und außerhalb des Skeletts verlaufen. Die Vermehrung der Septen erfolgt in typischer Weise, indem neue Septen paarweise in den Zwischenfächern zwischen den vorhandenen Hauptseptenpaaren entstehen. Zum Teil sind die Tiere einzellebend: *Caryophyllus cyathus* Lmx. (Fig. 193), *Sclerophyllia*

margariticola Klzgr. (Fig. 192); zum Teil bilden sie verästelte Stöcke: *Amphihelia oculata* L., die weiße Coralle; zum Teil haben die Stöcke die Gestalt von rasenartigen Überzügen oder Knollen; *Cladocora caespitosa* E. E. Mussa, *corymbosa* Dana, *Coeloria arabica* Klzgr. (Fig. 197); *Favia cavernosa* Klzgr. (Fig. 196), *Astraca radians* Ok. — Bei den Perforaten (*Entonemarien*) dagegen ist das Skelett porös, weil es von GastralKanälen durchsetzt ist. Die Nebensepten entstehen symmetrisch zur Sagittalebene nur in den Richtungsfächern, in einem oder in beiden. *Madrepora erythraea* Klzgr. (Fig. 198).

Fig. 198. *Madrepora erythraea* (nach Klunzinger).

Porites astraeoides Lam. — Gewisse fossile, vorwiegend auf die paläozoischen Formationen beschränkte Corallen unterscheiden sich von den rezenten Formen durch die vierzählige Anordnung der Septen. Früher faßte man sie als *Tetracorallien* oder *Rugosen* zusammen, hält sie dagegen jetzt nur für modifizierte *Hexacorallien*.

V. Klasse.

Ctenophoren, Rippenquallen.

Die *Ctenophoren* übertreffen alle pelagischen Organismen, selbst die Medusen an Durchsichtigkeit und Zartheit der Gewebe; manche unter ihnen sind so weich, daß schon ein heftiger Wasserstrudel genügt, um sie zu zerreißen, und daß alle Versuche, sie zu konservieren, bis jetzt gescheitert sind. Fast stets ist ihr Körper (Fig. 200) zweistrahlig-symmetrisch, d. h. er kann nach der Richtung der Transversal- und Sagittalebene in symmetrische Hälften zerlegt werden. Gewöhnlich ist der Körper in der Richtung der Hauptachse oval oder birnförmig gestreckt, selten ist er durch starkes Wachstum in der Sagittalebene bandförmig verlängert, wie bei dem Venusgürtel. Grundlage des Körpers bildet eine weiche Gallerte mit Bindegewebszellen, die nach allen Richtungen durchsetzt wird von glatten, an den Enden verästelten, vielkernigen Muskelzellen (Fig. 48), welche wahrscheinlich von besonderen Nervenfasern gekreuzt und innerviert werden (Mesenchym). Auf der Oberfläche wird dieses gallertige Substrat von dem Ectoderm bedeckt, im Innern von den reichlich verästelten Entodermkanälen durchzogen.

Gestalt.

Im Ectoderm befindet sich am aboralen Pole (Fig. 200 s) am Grunde einer Vertiefung eine verdickte Stelle, der Sinneskörper, eine typische Statocyste. Das hohe Sinnesepithel bildet eine flache Grube (Fig. 202); starre Haare, welche vom Rand der Grube sich erheben, fügen sich zu einem glockenartigen Aufsatz zusammen, welcher die Grube, wenn auch unvollkommen, zu einem Bläschen schließt. Im Innenraum liegt ein kugeliges Haufen von kleinen

Sinneskörper.

Statolithen, balanciert auf vier in zitternder Bewegung begriffenen, S-förmig gekrümmten Büscheln von Wimpern, die, untereinander

Fig. 199.

Fig. 201.

Fig. 200.

Fig. 202.

Fig. 203.

Fig. 199. Ruderplättchen mit Epithelpolster. Fig. 200. *Hormiphora plumosa* (im Anschluß an Kennel schematisiert, als wäre das eine Ende durch einen horizontalen Schnitt abgehoben, um die Verästlung des Kanalsystems zu zeigen). Fig. 201. *Hormiphora plumosa* (Habitusbild nach Chun). Fig. 202. Hälfte eines Schnittes durch den Sinneskörper von *Callianira bialata*. Fig. 203. Sinneskörperpol von *Callianira bialata*, von oben gesehen. Bezeichnungen: *s* Sinneskörper, *t'* Trichtergefäße, *t* Trichter, *p* Polplatten, *f* Tentakeln mit Senkfäden, *f'* Tentakelwurzel, *f₂* Tentakelscheide, *w* Wimperinnen, die zu den Ruderplättchen verlaufen, *r¹—r⁴* Ruderplättchenreihen einer Seite, darunter die zugehörigen Rippengefäße, *g* linksseitiges Hauptgefäß, welches sich zweimal dichotom in die Rippengefäße gabelt und das Tentakelgefäß abgibt, *m* Magen, *mg* Magengefäß, *ss* Sagittalachse.

verklebt, einen federnden Trageapparat darstellen. Von den Wimperbüscheln gehen, anfangs paarweise vereint, später divergierend, nach dem oralen Ende zu 8 Streifen verdickten Epithels aus, welche

wir in Anbetracht ihres meridionalen Verlaufes Meridianstreifen nennen wollen (Fig. 203 *w*); sie bestehen zum Teil aus Wimperepithel, zum Teil aus den charakteristischen Ruderplättchen, welche die Fortbewegung der *Ctenophoren* vermitteln und als quere Reihen langer, verklebter Wimpern aufgefaßt werden müssen. Die Ruderplättchen (Fig. 199, 200) entspringen von dicken Epithelwülsten, welche quer zur Richtung der Meridianstreifen gestellt und meist so weit voneinander entfernt sind, daß die freien Ränder der oberen Plättchen die Basen der unteren dachziegelartig decken. Infolge ihrer faserigen Struktur irisieren die Ruderplättchen im Sonnenlicht in den lebhaftesten Regenbogenfarben. Da die Ruderreihen erst in einiger Entfernung vom aboralen Pole beginnen, sind sie mit dem Sinneskörper durch Streifen Wimperepithels, die Flimmerrinnen (Fig. 203 *w*), in Verbindung gebracht. Wie die anatomischen Verhältnisse erkennen lassen und auch experimentell hat nachgewiesen werden können, ist der Sinneskörper ein Sinnesorgan für das Balancegefühl; er dient dazu, die Tätigkeit der einzelnen Ruderreihen zu regulieren.

Aus dem Ectodermepithel entstehen noch zwei weitere Organe, die zwei Polplatten (Fig. 203 *pp*) und die zwei Tentakeln (Fig. 200 *f*). Erstere sind Epithelzungen, welche in sagittaler Richtung vom Sinneskörper aus eine kurze Strecke weit reichen und vielleicht Riech- oder Geschmacksorgane darstellen; letztere liegen in der Transversalebene am Grunde von tief eingestülpten Säcken, in welche sie zurückgezogen werden können. Am Grunde des Tentakelsackes befindet sich die Tentakelwurzel; von ihr erhebt sich der Tentakelstamm, von dem wiederum die seitlichen Senkfäden herabhängen. Tentakelstamm und Senkfäden haben eine Achse von Längsmuskeln, welche von Epithel überzogen wird. Der epitheliale Überzug besteht, abgesehen von wenigen Sinneszellen, ausschließlich aus den Klebzellen, kugeligen Körperchen, welche ein äußerst klebriges, in Körnchen abgelagertes Sekret enthalten und ähnlich dem Körper einer *Vorticelle* mit ihrem basalen Ende auf einem spiralen Stielmuskel sitzen (Fig. 164 *c*). Die Funktion der eigentümlichen Zellen ist so zu verstehen, daß Beutetiere, welche von dem klebrigen Sekret festgehalten werden, zunächst die Stielmuskeln ausdehnen können, dann aber durch die spirale Zusammenziehung derselben wieder in das Niveau der Epitheloberfläche zurückgebracht werden.

Das Ectoderm hat endlich noch Anteil an der Bildung des Gastro-vascularsystems (Fig. 200). Von der Mundöffnung aus, welche bei normaler Haltung des Tieres das untere Ende der Hauptachse bezeichnet, schlägt es sich in das Innere ein und kleidet einen ansehnlichen Hohlraum aus, der dem Schlundrohr der *Actinien* verglichen werden muß, aber allgemein noch Magen genannt wird. Erst am hinteren Ende dieses Hohlraums beginnt der eigentliche entodermale Magen, der sogenannte Trichter, von dem aus zahlreiche, meist blind geschlossene Kanäle sich in der Gallerte verbreiten, um die einzelnen Organe zu versorgen. Zwei (selten vier) Kanäle, die Trichtergefäße, verlaufen nach dem aboralen Pole und münden hier in gekreuzter Stellung neben dem Sinneskörper; ein zweites Paar Kanäle tritt an die Tentakelwurzel heran, ohne jedoch in sie einzudringen; ein drittes Paar begleitet den Magen. Die wichtigsten unter sämtlichen Kanälen sind aber die Rippengefäße, welche aus dem Trichter mittels eines linken und rechten zweimal dichotom verästelten Haupt-

Ruder-
reihen.Darm- und
Geschlechts-
organe.

kanals entspringen; acht an der Zahl, verlaufen sie unter den Meridianstreifen und dienen nicht nur diesen, sondern auch den Geschlechtsorganen zur Ernährung. Jedes Rippengefäß enthält nämlich in seinem den Ruderplättchen zugewandten Epithel 2 Längsstreifen von Geschlechtszellen, von denen der eine männlich, der andere weiblich ist; ihre Verteilung ist sehr gesetzmäßig, indem 2 Rippengefäße auf den einander zugewandten Seiten stets gleichartige Geschlechtsorgane tragen. Die Entleerung der Geschlechtsprodukte erfolgt durch das Lumen der Gastrovascularkanäle.

Die artenarme Gruppe wird nach dem Vorhandensein oder dem Fehlen der Tentakeln eingeteilt. Mit Tentakeln versehen (*Tentaculata*) sind die teils kugelig, teils birnförmig gestalteten *Cydropiden*: *Pleurobrachia rhododactyla* Ag., *Hormiphora plumosa* Ag. (Fig. 201), und die bandförmigen *Cestiden*: *Cestus Veneris* Les., Venusgürtel. Tentakellos (*Nuda*), mit weitem Magen ausgerüstet sind die kosmopolitischen *Beroiden*: *Beroë Forskali* M. E. — Kleine auf Unterlagen kriechende Ctenophoren *Coeloplana Metschnikowi* Kow. und *Ctenoplana Kowalewskii* Kort. werden in der Neuzeit von manchen Zoologen als Übergangsformen zu den *Turbellarien* gedeutet.

Zusammenfassung der Resultate über Cölenteraten.

1. Die **Cölenteraten** wurden früher **Radiaten** genannt, weil sie meist eine radiale Grundform haben; dieselbe ist bei niederen Formen noch nicht gut ausgeprägt; bei den höheren kann sie in die zweistrahlig, manchmal sogar in die bilateral-symmetrische Grundform übergeführt werden.

2. Die Cölenteraten heißen vielfach auch **Pflanzentiere**, weil die meisten unter ihnen festgewachsen und dadurch äußerlich pflanzenähnlich geworden sind; die Pflanzenähnlichkeit wird gesteigert, indem unvollständige Teilung oder Knospung zur Koloniebildung führt, was den meisten Cölenteraten ein buschartiges Aussehen verleiht.

3. Der Name **Cölenteraten** wurde gewählt, weil die Tiere nur ein Hohlraumssystem haben, einen einfachen oder mit Verästelungen ausgerüsteten Magen, der gleichzeitig den Darm und die morphologisch vom Darm noch nicht gesonderte Leibeshöhle vertritt.

4. Der cölenterische Apparat heißt auch Gastrovascularsystem, weil verästelte Ausläufer des Magens die Nahrung überallhin verteilen und so die Funktion der Blutgefäße erfüllen.

5. Die Fortpflanzung ist entweder geschlechtlich oder ungeschlechtlich, sehr häufig cyklisch (Generationswechsel).

6. Die Cölenteraten werden in **Spongien** und **Cnidarien** eingeteilt.

7. Der Körper der **Spongien** ist eine Bindesubstanzmasse, durchsetzt von Kanälen, welche von einem auch die Körperoberfläche überziehenden Plattenepithel ausgekleidet sind (Bindesubstanz + Plattenepithel = Meso-Ectoderm). Ein aus Geißelzellen (Kragenzellen) bestehendes Entoderm findet sich nur im Bereich der Geißelkammern, welche in den Verlauf der Kanäle eingeschaltet sind (bei den Asconen im Bereich des Zentralmagens).

8. Die Tiere nehmen die Nahrung durch feine Poren der Körperoberfläche, Dermalporen, auf und geben das Unverdauliche durch ein oder mehrere *Oscula* ab.

9. Da Nerven, Muskeln, Sinnesorgane fehlen, zeigen die Tiere so gut wie keine Bewegungen.

10. Nach dem Skelett zerfallen die Spongien in Calcispongien und Silicispongien.

11. Die **Cnidarien** sind höher organisiert und tierähnlicher, da sie mit Nerven, Muskeln, Sinnesorganen ausgerüstet sind und daher eine größere Reizbarkeit und Bewegungsfähigkeit besitzen.

12. Besonders charakteristisch für die Cnidarien ist die Anwesenheit von Tentakeln und von kleinen, in besonderen Zellen sich bildenden Nesselorganen, den Nesselkapseln.

13. Fast alle histologischen Differenzierungen gehen vom Ectoderm und Entoderm aus, indem ein Mesoderm entweder vollkommen fehlt oder untergeordnete Bedeutung besitzt, insofern es meist nur Stützgewebe liefert (Diblasterien, zweiblättrige Tiere).

14. Man unterscheidet 4 Klassen: **Hydrozoen, Scyphozoen, Anthozoen, Ctenophoren.**

15. Bei den **Hydrozoen** und **Scyphozoen** findet man gewöhnlich zwei im Generationswechsel stehende Formen, die sessilen Polypen (Ammen) und die frei beweglichen Medusen (Geschlechtstiere).

16. Für die **Hydrozoen** ist der Hydroidpolyp und die craspedote Meduse charakteristisch.

17. Der Hydroidpolyp ist ein aus Ectoderm, Entoderm und Stützlamelle bestehender Schlauch mit einem Tentakelkranz; bei koloniebildenden Formen kommt noch ein cuticulares Ausscheidungsprodukt des Ectoderms, das Periderm, hinzu.

18. Die craspedote Meduse hat einen glockenförmigen Körper mit glattem Schirmrand, von welchem der Schwimmsaum oder das Velum entspringt. Die Geschlechtsorgane sind ectodermal.

19. Die Meduse entsteht am Polypen oder am Polypenstock durch laterale Knospung.

20. Der Generationswechsel kann in Polymorphismus übergehen, wenn die Meduse als Sporosac im Stock verbleibt; er kann fehlen, indem entweder die Hydroidengeneration oder die Medusengeneration ganz ausfällt.

21. Für die **Scyphozoen** ist das Scyphostoma und die acraspede Meduse charakteristisch.

22. Das Scyphostoma unterscheidet sich von dem Hydroidpolypen vornehmlich durch vier longitudinale Gastral falten oder Septen (Täniolen).

23. Die acraspede Meduse unterscheidet sich von der craspedoten durch den Mangel des Velum, die gelappte Beschaffenheit des Schirmrandes, die Anwesenheit der Gastral tentakelchen, die entodermalen Geschlechtsorgane.

24. Die Meduse entsteht am Polyp durch terminale Knospung.

25. Selten wird der Generationswechsel unterdrückt, und zwar nur in der Weise, daß das Scyphostomastadium ausfällt.

26. Bei den **Anthozoen** findet sich als einzige Grundform der Corallenpolyp; derselbe unterscheidet sich vom Hydroidpolypen durch das Schlundrohr, die radialen, an das Schlundrohr tretenden Septen, durch die Anwesenheit eines Mesoderms, durch entodermale, früh ins Mesoderm übertretende Geschlechtsorgane.

27. Die meisten Anthozoen sind koloniebildend und erzeugen ein Skelett, das gewöhnlich aus kohlensaurem Kalk, seltener aus „Hornsubstanz“ besteht.

28. Das Skelett kann entweder ein Achsenskelett sein oder kann sich auch auf die einzelnen Polypen erstrecken (Rindenskelett).

29. Nach der Zahl der Septen teilt man die lebenden Anthozoen in **Octocorallien** und **Hexacorallien** ein; letzteren schließen sich die fossilen **Tetracorallien** an.

30. Die **Hexacorallien** haben sechs Septenpaare oder Multipla davon, sie haben ferner zahlreiche schlauchförmige Tentakeln.

31. Die **Octocorallien** haben acht Einzelsepten (nie mehr) und acht gefiederte Tentakeln.

32. Die **Ctenophoren** sind stets freischwimmend und haben einen aus einem muskelreichen Mesoderm bestehenden Gallertkörper.

33. Nesselzellen fehlen und sind durch Klebzellen ersetzt.

34. Am meisten charakteristisch sind acht meridional verlaufende Ruderreihen, deren Bewegungen von einem gemeinsamen Zentralorgan, dem nach Art einer Statocyste (Hörbläschen) gebauten Sinneskörper, reguliert werden.

35. Der Darm besteht aus einem durch Ectodermeinstülpung entstandenen Magen und reich verästelten entodermalen Gefäßen.

III. Stamm.

Vermes, Würmer.

Umfang des
Stammes.

Der Stamm der *Würmer* hat in der Geschichte der systematischen Zoologie am meisten Wandlungen durchzumachen gehabt, und noch heute gehen bei der Beantwortung der Frage, was man alles unter dem Namen „*Würmer*“ zusammenfassen soll, die Ansichten der Forscher weit auseinander. Viele Zoologen wollen sogar den Würmerstamm ganz aufheben und in mehrere Stämme auflösen. — Es gibt gewisse Gruppen, welche lange Zeit allgemein dem Stamm eingereiht wurden, wie die umfangreichen Klassen der *Platt-*, *Rund-* und *Gliederwürmer* und die kleinen Abteilungen der *Pfeil-* und *Eichelwürmer*; sie bringen das Charakteristische in der Erscheinungsweise der Würmer am meisten zum Ausdruck und verdienen daher bei der Besprechung in erster Linie Berücksichtigung. Ferner gehören hierher unzweifelhaft die *Rädertiere*; denn so sehr sich dieselben auch in ihrer Beschaffenheit von typischen, ausgebildeten *Würmern*, wie *Blutegel*, *Regenwurm* etc., unterscheiden, so groß ist die Übereinstimmung mit vielen Wurmlarven, eine Übereinstimmung, auf welche bei der jetzigen hohen Wertschätzung der Entwicklungsgeschichte besonderes Gewicht gelegt werden muß. Dagegen werden von den meisten Zoologen einige Tiergruppen, welche in diesem Lehrbuch, wenn auch nur in Form eines Anhanges, dem Stamm angefügt worden sind, von den *Würmern* ausgeschlossen und vielfach zu selbständigen Stämmen erhoben, die *Brachiopoden* und *Bryozoen* zum Stamm der *Molluscoideen*, die *Ascidien* und *Salpen* zum Stamm der *Tunicaten*. Für den hier eingenommenen Standpunkt war zunächst die Erwägung maßgebend, daß es nicht zweckmäßig ist, so einfach gebauten, an Familien und Arten armen Gruppen den Rang eines Tierstammes ein-

zuräumen. Dazu kamen Erwägungen über die systematische Stellung der *Würmer* im allgemeinen. Allseitig wird anerkannt, daß wir in den *Würmern* die Urformen der höheren Tierstämme zu suchen haben, daß aus ihnen die *Echinodermen*, *Mollusken*, *Arthropoden* und *Vertebraten* durch einseitige Spezialisierung des Baues hervorgegangen sind. So sind auch *Bryozoen*, *Brachiopoden* und *Tunicaten* jedenfalls Abkömmlinge wurmartiger Urformen und daher eng mit dem Würmerstamm verknüpft. Dagegen ist es nicht sicher, ob *Brachiopoden* und *Bryozoen* miteinander verwandt sind, und mehr als zweifelhaft, ob sie, wie der Name *Molluscoideen* sagt, mit den *Mollusken* irgend etwas zu tun haben. Die *Tunicaten* sind zwar sicher nahe Verwandte der *Wirbeltiere*, immerhin aber doch von ihnen so enorm verschieden, daß es nicht empfehlenswert ist, sie mit ihnen unter dem Namen *Chordonier* zu vereinen.

Von den *Cölenteraten* unterscheiden sich die *Würmer* durch ihre Bilateralität, welche in der inneren Anatomie stets auch da nachweisbar ist, wo sie bei Betrachtung der äußeren Gestalt, wie bei den drehrunden *Nematoden*, zu fehlen scheint, vor allem aber durch den hohen Grad organologischer Differenzierung (Entwicklung eines gangliösen Nervensystems, besonderer Exkretionsorgane, häufig von Blutgefäßen, komplizierten Geschlechtsorganen). Diese organologische Differenzierung bringt es mit sich, daß sich frühzeitig im Embryonalleben der Mesoblast entwickelt, als ein Material, aus dem mit Ausnahme des Nervensystems die genannten Organe, sowie fast die gesamte Muskulatur hervorgehen. Von Unterscheidungsmerkmalen gegen die übrigen bilateralsymmetrischen Formen möge als wichtigstes der Hautmuskelschlauch vorangestellt werden, von dessen Anwesenheit namentlich die eigentümliche Bewegungsweise, welche man die wurmförmige nennt, bestimmt wird. Man versteht unter Hautmuskelschlauch die innige Vereinigung der Haut des Körpers mit der darunter gelegenen Muskulatur (Fig. 204, 205, 206). Die Haut ist ein einschichtiges Epithel, welches bald Flimmern trägt, bald eine dicke Cuticula als Schutzorgan ausscheidet. Das Epithel sitzt auf einer strukturellen Stützlamelle oder einer zellenhaltigen Bindegewebsschicht auf, mit welcher die nach der Tiefe zu folgenden Muskelfasern so innig verbunden sind, daß sie ihre Angriffspunkte an ihr finden. In der Muskelschicht sind stets longitudinale Fasern vorhanden; häufig treten zu denselben zirkuläre Fasern, bei parenchymatösen Würmern außerdem diagonal und gekreuzt verlaufende Fasern und isolierte dorsoventral angeordnete Muskeln.

Unter den Organen des Wurmkörpers muß als das ansehnlichste in erster Linie der Darm genannt werden. Zwar gibt es *Würmer*, welche entweder gänzlich darmlos sind, wie die *Bandwürmer*, oder, wie manche *Nematoden*, nur einen blind geschlossenen, offenbar funktionsunfähigen Kanal besitzen; das sind dann aber stets Parasiten, welche, wie Übergangsformen deutlich lehren, den Darm in Anpassung an die vereinfachten Ernährungsbedingungen des Parasitismus verloren haben. Im Bau des Darms schließen sich die niedersten Würmer noch vollkommen an die höheren *Cölenteraten* (*Anthozoen*, *Ctenophoren*) an, indem sie außer dem entodermalen Urdarm (Mesenteron, Gastrulasäckchen) nur den durch Ectodermeinstülpung entstandenen Vorderdarm (Stomodaeum) besitzen, während der Enddarm (Proctodaeum) und damit eine Afteröffnung noch fehlt (Fig. 57). Bei den meisten

Unter-
scheidende
Merkmale
der
Würmer.

Haut-
muskelschlauch.

Würmern ist jedoch der Darm durch eine Ectodermeinstülpung am hinteren Ende (Proctodaeum) zu einem durch Mund und After geöffneten Rohr geworden.

Der Darm ist entweder direkt in das von Muskeln durchsetzte Körperparenchym eingelassen und kann dann nur schwer oder überhaupt

Leibes-
höhle.

Fig. 204. Querschnitt durch eine *Planarie* (nur die rechte Hälfte dargestellt). *e* Ectodermepithel mit Flimmern, die Körnchen darunter (*lm*) sind die Querschnitte von Längsmuskeln, *dv* dorsoventrale Muskelfasern, *g* Blindsäcke des Darms, *d* Dotterstock, *h* Hodenfollikel, *n* Nervensystem (Seitenstränge).

nicht herauspräpariert werden (Fig. 204); oder er liegt in einem Hohlraum, dem Cölom oder der Leibeshöhle, welche ihn vom Hautmuskelschlauch trennt, und in welcher man ihn leicht durch Durchschneiden des Muskelschlauchs freilegen kann (Fig. 205, 206). Wir können daher parenchymatöse und Leibeshöhlen-Würmer, *Scoleciden* und

Fig. 205. Querschnitt durch *Ascaris lumbricoides* auf der Höhe des Pharyngealbulbus; an demselben sieht man die 3 riesigen Zellen, welche die radiale Muskulatur gebildet haben, zwischen ihnen die 3 Kantenzellen; daneben ein Stück Hautmuskelschlauch, stärker vergrößert. *c* Cuticula, *h* Hypodermis; Verdickungen derselben sind *d* dorsale, *v* ventrale, *s* seitliche Längslinien, in letzteren *w* die Exkretionskanäle, *m* Längsmuskeln, *p* Muskelzellen, *n* deren Kerne.

Cölhelminthen, einander gegenüberstellen und kommen so zu zwei Typen der Wurmorganisation, die scharf auseinandergehalten werden müssen, da die Tiere in ihrem gesamten Aussehen, im Bau ihrer Körpermuskulatur und der meisten vegetativen Organe ganz erhebliche Unterschiede zeigen,

je nachdem sie eine Leibeshöhle haben oder nicht. Die *Cölhelminthen* sind im allgemeinen rundlich, ihr Körperquerschnitt ist sogar nicht selten genau kreisförmig. Die Körpermuskeln werden vom äußeren (parietalen) Epithel der Leibeshöhle geliefert (Fig. 205, 206) und bestehen somit aus „Epithelmuskelzellen“. Die parenchymatösen Würmer sind dagegen meist in dorsoventraler Richtung abgeplattet (Fig. 204); ihre Körpermuskeln sind modifizierte Mesenchymzellen, „kontraktile Faserzellen“.

Bei den *Scoleciden* funktionieren als Nieren die *Protonephridien* oder Wassergefäße (Fig. 66, 67), Kanäle, welche mittelst einer kontraktilen Harnblase ihren wasserklaren Inhalt entleeren. Von ihnen gehen einzelne Seitengefäße oder ein kapilläres Netzwerk von Kanälen aus, welche mit den charakteristischen, bei der Tätigkeit wie eine Kerze im Wind flackernden Wimperflämmchen beginnen. Auch bei manchen *Cölhelminthen* können, namentlich während des Larvenlebens, *Protonephridien* vorkommen, welche mit *Solenocyten* besetzt sind (vgl. S. 102). Gewöhnlich aber öffnen sich die Nierenkanäle in die Leibeshöhle mit Flimmertrichtern oder *Nephrostomen* (Schleifenkanäle, Segmentalorgane).

Bei den *Cölhelminthen* ist der Geschlechtsapparat einfach gebaut; die Geschlechtszellen (Fig. 206o) entstehen aus dem Epithel der Leibeshöhle und gelangen durch die *Nephridien*, seltener durch besondere Ausführwege nach außen, so daß gewöhnlich eine an das Urogenitalsystem der *Wirbeltiere* erinnernde Vereinigung von Geschlechts- und Nierenorganen vorhanden ist. Bei den *Scoleciden* fehlen analoge Einrichtungen; die Geschlechtsorgane haben hier meist ihre eigenen, sehr komplizierten Ausführwege.

Ein geschlossenes Blutgefäßsystem kann in beiden Gruppen der Würmer vorkommen oder fehlen. Wo es fehlt, dient bei den *Cölhelminthen* als Ersatz die Leibeshöhle; bei den *Scoleciden* dagegen können Einrichtungen getroffen sein, welche vollkommen an das Gastrovascularsystem der *Cölenteraten* erinnern (Fig. 209, 212); der Darm verästelt sich und verteilt die Nahrung mittelst seiner Endzweige an die entferntesten Gegenden des Körperparenchyms.

Da bei den Würmern Blutgefäße und Exkretionsorgane zum ersten Mal auftreten, liegt es nahe, in ihrem Bau und ihrer Entwicklungsweise nach Merkmalen zu suchen, welche ihre phyletische Entstehung morphologisch und physiologisch aufklären könnten. Für die Blutgefäße ergeben sich vornehmlich zwei Erklärungsmöglichkeiten: 1. Sie sind vom Darm abgelöste und selbständig weiter entwickelte Gastrovascularkanäle; dann müßten sie von entodermalem Epithel ausgekleidet sein. 2. Sie sind Räume,

Fig. 206. Querschnitt durch *Sagitta bipunctata* auf der Höhe des Ovars, daneben ein Stück Hautmuskelschlauch stärker vergrößert. *e* ectodermale Epithel, *m* Hautfaserblatt (Längsmuskeln und zugehörige Epithelzellen), *df* Darmfaserblatt, *dd* Darmdrüsenblatt, *o* Ovar, *c* Cölo (nach O. Hertwig).

Nephridien
und Proto-
nephridien.

Ge-
schlechts-
organe

Blutgefäße

welche entstanden, indem eiweißreiche Flüssigkeiten in den Spaltraum zwischen Darmepithel und Mesoderm ausgeschieden wurden; diese Räume mußten dann zunächst ohne besondere Wandungen gewesen und erst sekundär vom Mesoderm aus mit solchen versehen worden sein. Zurzeit hat letztere Auffassung mehr Wahrscheinlichkeit für sich, da die meisten Angaben die Existenz einer Endothelaukleidung der Blutgefäße bei Würmern und anderen Wirbellosen bestreiten. Auch findet sich bei vielen Würmern als Teil des Blutapparats ein perigastrischer Sinus, der durch Auseinanderweichen der Darmschichten entstehen soll.

Nerven-
system

Im Grundplan des Nervensystems stimmen *Scoleciden* und *Cölhelminthen* überein: ein Ganglienpaar liegt dorsal vom Schlund (obere Schlund- oder Hirnganglien) und entsendet nach rückwärts 2 kräftige Stränge, die zum Zentralnervensystem gerechnet werden müssen, da sie einen Beleg von Ganglienzellen haben. Diese

Fig. 207. Trochophora-Larve (Lovén'sche Larve) von *Polygordius* (aus Hatschek). *Wkr* präoraler, *wkr* postoraler Wimperkranz, *wz* adorale Wimperzone, *WS* Wimperkranz der Scheitelplatte *SP*, *O* Mund, *Oe* Ösophagus, *J* Magen, *J¹* Darm, *ED* Enddarm, *A* After, *Neph* Kopfniere, *Mstr* Mesodermstreifen, *v.LM.*, *d.LM.*, *oe.LM.* Muskeln, *v.LN.*, *n* Nerven.

Hauptstränge, zu denen sich bei *Trematoden*, *Cestoden* und manchen *Turbellari*en noch weitere Längsstränge hinzugesellen, verlaufen bei allen *Plattwürmern* ventro-lateral; bei den *gegliederten Würmern* dagegen sind sie ganz ventral zur Bildung des Bauchmarks verlagert; hier kommen sie in der Mittellinie zur Vereinigung und nehmen die Form des Strickleiternnervensystems an (Fig. 74), welches mit den ihre dorsale Lage beibehaltenden Hirnganglien durch die Schlundkommissuren verbunden ist. Vielfach liegt das Nervensystem noch im Ectoderm, d. h. im Epithel der Haut; bei manchen *Würmern* ist es aus der Haut ausgeschieden und auf der Grenze von Ectoderm und Entoderm nach außen von dem

Muskelschlauch angelangt. Am häufigsten findet man jedoch die Zentralorgane entweder inmitten der Muskulatur oder sogar einwärts von ihr in der Leibeshöhle. Man kann somit bei den *Würmern* die Verlagerung des Nervensystems aus seiner Bildungsstätte, der Haut, in die Tiefe vergleichend-anatomisch Schritt für Schritt verfolgen. — Die Sinnesorgane sind sehr variabel; am verbreitetsten sind Augen und Tastorgane, seltener Statocysten, Geruchsorgane etc.

Entwick-
lung.
Trocho-
phora.

Unter den Fortpflanzungsweisen überwiegt die geschlechtliche, doch kommt auch noch Pädogenese und ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung und Knospung vor. Damit sind die Bedingungen zu Generationswechsel und Heterogonie gegeben, welche beide tatsächlich auch in einigen Klassen beobachtet werden. Die Eier schlagen ebenso häufig den Weg der direkten Entwicklung wie den Weg der Metamorphose ein. Bei letzterer treten sehr charakteristische Larven auf, welche hier gleich ihre Besprechung finden mögen,

da sie bei verschiedenen Klassen der *Würmer* in ähnlicher Weise vorkommen. Man führt die mannigfaltigen Gestalten auf eine gemeinsame Urform, die *Trochophora*, zurück (Fig. 207). Dieselbe ist von großer morphologischer Bedeutung, da sie in ihrem Bau den *Rädertierchen* gleicht, da ferner ähnliche Larvenformen bei *Echinodermen* und *Mollusken* vorkommen; sie ist ein Gallertklümpchen mit einem aus Vorder-, Mittel- und Enddarm bestehenden Darmkanal. Anfänglich ist die Haut gleichmäßig bewimpert; bei vorgeschrittener Entwicklung findet jedoch eine Beschränkung der Wimpern auf bestimmte verdickte Partien des Epithels, die Wimperschnüre, statt. Eine Wimperschnur ist namentlich konstant; sie verläuft ringförmig vor der Mundöffnung und umgibt ein einheitliches Feld, das Stirnfeld; inmitten desselben liegt als Anlage der oberen Schlundganglien eine oft mit einem Wimperschopf ausgerüstete Epithelverdickung, die Scheitelplatte. Von Organen können dazu außer mesenchymatösen Muskeln noch ein linkes und rechtes verästeltes Protonephridium kommen. Bei der *Scoleciden*-Larve fehlen noch der Enddarm und die Protonephridien; man spricht hier von einer *Protrochula* (Fig. 210 und 230).

I. Unterstamm.

Scoleciden, parenchymatöse Würmer.

I. Klasse.

Plathelminthen, Plattwürmer.

Die Klasse ist schon zur Genüge durch den Namen gekennzeichnet. Mit wenigen Ausnahmen (*rhabdocöle Turbellarien*, manche *Trematoden*) sind die nahezu plane Bauchseite und der schwach konvexe Rücken einander stark genähert und gehen an den Seitenrändern mit mehr oder minder scharfen Kanten ineinander über (Fig. 204); außerdem ist der Unterschied von Rücken und Bauch meist schon durch die lichtere Färbung des letzteren ausgedrückt. Da die *Plattwürmer* die charakteristischen Vertreter der *Scoleciden* sind, gelten für sie alle oben schon hervorgehobenen Merkmale dieser Gruppe. Wir fassen sie kurz noch einmal zusammen: eine Leibeshöhle fehlt; die Grundlage des Körpers ist ein Muskelparenchym, eine bindegewebige, von longitudinalen, diagonalen und dorsoventralen Muskelfasern durchsetzte Masse, in welcher die einzelnen Organe: Darm, Nervensystem, Niere, Geschlechtsapparat wie in einem festen Kitt eingebettet sind. Während die Beschaffenheit des Darmes äußerst wechselnd ist, besteht das Nervensystem stets aus einem Paar oberer Schlundganglien und davon ausgehenden Längsnerven; die Niere (Protonephridium) ist ein verästeltes Wassergefäßsystem mit Flimmerläppchen und mit einem oder mehreren Ausführungsgängen. Den meisten Raum im Körper nehmen die in der Mehrzahl der Fälle zwitterigen Geschlechtsorgane für sich in Anspruch. Namentlich ist der weibliche Apparat sehr voluminös und gewöhnlich dadurch ausgezeichnet, daß zur Bildung der Eier zweierlei Drüsen zusammenwirken, der kleine, meist unpaare Eierstock, auch Keimstock genannt, und die meist paarigen, reich verzweigten Dotterstöcke. Im Keimstock entstehen die „Keimzellen“ als kleine, dotterarme Körper;

im Dotterstock dagegen bilden sich trübkörnige Zellen, denen man früher ausschließlich die Aufgabe zuschrieb, den Embryo mit Nährmaterial zu versehen und die man daher „Dotterzellen“ nannte. Richtig ist, daß da, wo die Ausführungsgänge der beiderlei Drüsen, die Keimgänge und Dottergänge, sich zum Uterus vereinigen, nach der Befruchtung je eine „Keimzelle“ mit einer größeren oder geringeren Zahl „Dotterzellen“ zu einem ovalen Körper vereint und mit einer festen Schale umgeben wird, daß ferner innerhalb dieses „zusammengesetzten Eies“ nur die Keimzelle sich teilt und den Embryo liefert, während die Dotterzellen zugrunde gehen (Fig. 208). Früher nahm man an, daß das Material für die Schale von einzelligen Drüsen geliefert werde, welche meistens am Anfang des Uterus vorhanden sind und in ihrer Gesamtheit als „Schalendrüse“ bezeichnet werden. Diese Ansicht hat sich als irrig herausgestellt. Vielmehr stammt das Schalenmaterial von den „Dotterzellen“. Ob deren Funktion hiermit erschöpft ist, muß jedoch sehr zweifelhaft erscheinen. Ihre bedeutende Entwicklung in vielen Fällen spricht mehr dafür, daß sie auch an der Ernährung des Embryos in irgendwelcher Weise beteiligt sind.

(Fig. 208. Eier von *Distomum nodulosum* (nach Schauinsland). A vor der Embryonalentwicklung, B Embryonalentwicklung im Gang, Dotterzellen zerfallen. *ei* Eizelle, *d* Dotterzelle, *en* Entodermzellen, *ek* Ectoderm, *p* Pigmentfleck.

Gewöhnlich werden die *Plattwürmer* in vier Ordnungen eingeteilt: 1. *Turbellarien*, 2. *Trematoden*, 3. *Cestoden*, 4. *Nemertinen*. Von ihnen sind unzweifelhaft die *Turbellarien* die Ausgangsformen für die 3 übrigen Ordnungen. Aus den *Turbellarien* sind durch höhere Entwicklung die *Nemertinen* hervorgegangen, die *Trematoden* und *Cestoden* dagegen durch mehr und mehr zunehmende Rückbildung infolge parasitischer Lebensweise. Rücksichtlich der *Nemertinen* wird von manchen Zoologen allerdings

die Ansicht vertreten, daß sie überhaupt nicht zu den *Plattwürmern* gehören, sondern den *Ameliden* verwandt sind.

I. Ordnung. *Turbellarien* oder Strudelwürmer.

Die *Turbellarien* sind im allgemeinen Tiere von geringer Körpergröße; nicht wenige Arten sind sogar mikroskopisch klein; doch gibt es auch, namentlich unter den *Dendrocoelen*, Formen von mehreren, selten vielen Zentimetern Länge. Der Name „Strudelwürmer“ bezieht sich auf das wichtigste systematische Merkmal der Gruppe, das dichte Wimperkleid, welches meist die gesamte Oberfläche des Körpers überzieht und von einem einschichtigen Wimperepithel seinen Ursprung nimmt (Fig. 57, 204). Dasselbe dient zur Atmung, indem es neuen Sauerstoff der Körperoberfläche zuführt, außerdem aber auch vielfach zur Fortbewegung. Man findet nämlich die *Turbellarien* vorwiegend im Wasser (im Meer-, wie im Süßwasser), seltener auf dem Land in feuchter Erde (*Landplanarien*). Im Wasser kriechen sie entweder ähnlich gewissen Nacktschnecken auf ihrer Bauchseite an Steinen und Pflanzen, oder sie tummeln sich freischwimmend im Wasser herum. Im letzteren Falle machen die größeren Formen undulierende Be-

wegungen des Körpers; den kleineren dagegen genügt der Ruderschlag ihrer Wimpern. Außer freilebenden Formen gibt es eine nicht geringe Zahl zum Parasitismus neigender oder vollkommen parasitisch, teils ento- teils ectoparasitisch lebender Arten. Nicht selten macht sich sogar parasitische Anpassung bemerkbar (Rückbildung des Vorderdarms bei *Fecampia*, Haftapparate von *Byrsophleps*, *Genostoma*).

Aufenthaltort, Wimperkleid und allgemeiner Habitus verleihen den kleinen *Turbellarien* eine überraschende Ähnlichkeit mit Infusorien, so daß es jetzt noch den Anfängern in der Zoologie, wie einst den Begründern der mikroskopischen Forschung, schwer fällt, *Infusorien* und *Turbellarien* auseinanderzuhalten. Da nun der für sich allein schon ausreichende Nachweis der Vielzelligkeit ohne Reagentien nicht leicht zu führen ist, leitet am sichersten beim Erkennen lebender Turbellarien die Beobachtung eines mit eigenen Wandungen versehenen Darmkanals. Derselbe besteht nur aus Anfangsdarm und Mitteldarm und ist am hinteren Ende blind geschlossen, da Enddarm und After noch fehlen. Die Mundöffnung liegt in einiger Entfernung vom vorderen Ende auf der ventralen Seite, ist aber nicht selten bis in die Mitte des Körpers verschoben und kann sogar bis in das hintere Drittel rücken (Fig. 209); sie führt in einen muskulösen Schlundkopf, welcher meistens in einer besonderen Scheide eingeschlossen ist und dann wie ein Rüssel nach außen hervorgestoßen werden kann. Der auf den Schlundkopf folgende entodermale Darm liefert einige systematisch wichtige Unterschiede; so ist er bei den *Rhabdocölen* (Fig. 57, 72) ein einfacher, stabförmiger Schlauch, bei den *Dendrocölen* dagegen bildet er einen Zentralmagen, von dem aus weiterhin verästelte Blindschläuche ausgehen. Die Zahl derselben ist bei den *Polycladen* eine sehr ansehnliche, bei den *Tricladen* (Fig. 209) sind 3 Hauptzweige vorhanden, ein unpaarer medianer nach vorn, 2 laterale nach rückwärts gerichtet. Von jedem der 3 Hauptzweige gehen weiterhin zahlreiche verästelte Blindsäcke aus. Unabhängig von den verschiedenen Stellungen des Mundes bewahren die oberen Schlundganglien ihre Lage am vorderen Körperende. Letzteres dient auch zum Tasten und kann in fühl器artige Spitzen ausgezogen werden; fast stets trägt es zwei oder mehr einfach gebaute Augen, während eine unpaare Statocyste nur bei wenigen Arten beobachtet wurde.

Fig. 209. *Dendrocoelum lacteum* etwas schematisiert (nach Ijima); *g* oberes Schlundganglion mit Augen, *n* seitliche Nervenstränge mit peripheren Nerven, *d* verästelte Darmblindsäcke, *p* Pharynxscheide, in welche der Pharynx eingeschlossen ist.

Sehr charakteristisch für die überwiegende Mehrzahl der *Turbellarien* sind die Rhabditen und Rhamniten, stäbchenartige Gebilde von verschiedener Form und Struktur, welche teils in der Oberhaut, teils in mächtigen, in das Mesenchym eingelagerten drüsigen Zellen gebildet

werden. Sie werden durch die Haut ausgestoßen und finden sich in der schleimigen Spur, welche kriechende Strudelwürmer hinterlassen. Nesselkapseln, welche bei manchen Arten (*Microstomiden*) ebenfalls der Haut eingelagert sind, gehören streng genommen dem Tier nicht an, sondern stammen von gefressenen *Hydroidpolypen* her.

Der hermaphrodite Geschlechtsapparat (Fig. 72) und das Wassergefäßsystem zeigen in den einzelnen Unterordnungen und Familien eine sehr verschiedenartige Ausbildung. Die Eier der Turbellarien sind gewöhnlich sehr groß und werden häufig mittelst kleiner Stielchen an Wasserpflanzen befestigt. Manche Arten bilden auch Kokons, deren Inhalt aus zahlreichen Dotterzellen und wenigen Eiern besteht. Selten sind vivipare Formen (Sommergeneration von *Mesostomiden*). Bei marinen *Turbellarien* kann aus dem Ei eine freischwimmende Larve mit lappigen Anhängen, die *Protrochula*, hervorgehen, welche durch Metamorphose zur kriechenden Turbellarie wird (Fig. 210). Nur selten findet sich neben der geschlechtlichen auch die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Fig. 210. Larve von *Stylochus pilidium* (aus Korschelt-Heider nach Goette). S Schlund, D Darm, En Reste von Entodermzellen.

Die *Microstomeen* und einige *Planarien* besitzen die Fähigkeit der Querteilung und bilden bei guter Ernährung durch rasche Wiederholung der Teilung eine Kette hintereinander gereihter Individuen, welche sich erst allmählich voneinander lösen. Für jedes hintere Tier werden Schlundkopf und Ganglien neu gebildet (Fig. 57, S. 92).

Einige als *Acölen* zu einer besonderen Unterordnung zusammengefaßte Turbellarienarten (*Convoluta saliens* Graff, *Proporus venenosus* O. Sch. u. a.) zeigen eine merkwürdige Struktur des Darms. Der Pharynx führt in ein entodermales Syncytium, eine von Kernen durchsetzte Protoplasmamasse ohne Lumen, in deren Innerem wie in der Sarcodien eines *Protozoen* die Speisen verdaut werden. Auch ist das syncytiale Entoderm gegen das umgebende Mesoderm fast gar nicht abgesetzt. Es ist unsicher, ob die „*Acölen*“ primitive oder rückgebildete Formen sind; letzteres ist wahrscheinlicher.

I. Unterordnung. *Rhabdocölen*. Die meist mikroskopisch kleinen, im Aussehen und in der Lebensweise den *Infusorien* ähnlichen Tiere haben einen einfachen, stabförmigen Darmblindsack. *Vortex viridis* Max Schultz (Fig. 72); *Mesostomum Ehrenbergi* O. Schm. Im Süßwasser sind am verbreitetsten die *Microstomeen*, bei denen die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung so sehr überwiegt, daß man selten Geschlechtsstiere trifft. *Mesostomum lineare* Oerst.; *Stenostomum leucops* O. Schm. (Fig. 57).

II. Unterordnung. *Dendrocölen*. Die Tiere sind meist ein oder mehrere Zentimeter groß, haben einen deutlich dorsoventral abgeplatteten Körper und einen reich verästelten Darm. Bei den ausschließlich marinen *Polycladen* entspringen unmittelbar vom Zentralmagen zahlreiche Blindsäcke: *Thysanoxoon Diesingi* Gr., *Leptoplana laevigata* Qf. Bei den auch

im Süßwasser und in feuchter Erde vorkommenden *Tricladen* sendet der Zentralmagen drei mit seitlichen Blindsäcken bedeckte Hauptäste aus, einen medianen nach vorwärts, zwei laterale nach rückwärts. Zu den „Süßwasserplanarien“ gehört das milchweiße *Dendrocoelum lacteum* Oerst. (Fig. 209) und die schwärzlichen *Polycelis nigra* O. Schm. und *Planaria polychroa* O. Schm., zu den meist tropischen „Landplanarien“ der vielfach in Gewächshäusern beobachtete, 35 cm lange *Placocephalus (Bipalium) Kewensis* Moseley. Europäische Landplanarien: *Rhynchodesmus terrestris* O. F. Müll., *Microplana humicola* Vejd. Marin ist *Gunda lobata* D. Schm. Entoparasitisch in marinen *Crustaceen* *Fecampia erythrocephala* Caull. Mesn.

II. Ordnung. Trematoden, Saugwürmer.

Die schon bei den *Turbellarien* angebahnte parasitische Lebensweise hat bei den *Trematoden* weitere Fortschritte gemacht. Die *Saugwürmer* sind ausschließlich Parasiten, welche entweder auf der Haut und den Kiemen (Ectoparasiten) oder in den inneren Organen (Entoparasiten) anderer Tiere leben; von den *Turbellarien* sind sie vornehmlich durch Merkmale unterschieden, welche sich unmittelbar auf ihre parasitische Lebensweise zurückführen lassen: das Wimperkleid fehlt oder tritt nur bei den im Wasser frei lebenden Larven auf. Dafür ist die Haut mit einer dicken, öfters mit Stacheln bedeckten Cuticula überzogen, und mit Apparaten zur Befestigung am Wirt bewaffnet, mit Saugnapfen und Haken. Die Saugnäpfe sind flache, von Cuticula ausgekleidete Gruben der Körperoberfläche, ausgerüstet mit einer dicken Schicht radialer und zirkulärer Muskeln, welche durch ihre Kontraktion die Grube vertiefen und ihr Lumen erweitern, während Meridionalfasern eine antagonistische Wirkung ausüben. Eine Erweiterung des Lumens muß, wenn die Ränder des Saugnapfes festschließend auf die Haut des Wirts gepreßt werden, ansaugend wirken und eine Befestigung der Parasiten herbeiführen. Ein solcher Saugnapf (bei *Polystomeen* in der Regel durch zwei kleinere vertreten) findet sich meistens am vorderen Ende des Tieres; er ist dann an seinem Grund von der Mundöffnung durchbohrt und dadurch für die Nahrungsaufnahme von Wichtigkeit. Dazu kommt gewöhnlich noch ein zweiter bauchständiger Saugnapf (Fig. 211) oder eine größere Zahl von Saugnäpfen und Haken, welche am hinteren Körperende zu einer großen Haftscheibe vereint sein können (Fig. 213). Ob zahlreiche Haftapparate vorhanden sind (*Polystomeen* oder *Heterocotyleen*) oder nur 1–2 Saugnäpfe (*Distomeen* oder *Malacocotyleen*), hängt von der Lebensweise ab.

Weitere Folgen des Parasitismus sind die rudimentäre Beschaffenheit der Sinnesorgane und infolge davon die schwache Ausbildung der Hirnganglien, womit sich die Tendenz verbindet, accessorische Ganglien besonders im Anschluß an die Haftorgane zu entwickeln. Augenflecke (2–4) finden sich nur noch bei Ectoparasiten und öfters auch bei den im Freien lebenden Larven von Entoparasiten, äußerst selten bei ausgebildeten, entoparasitischen Arten. Auch der Darm ist meist zu einem Gabeldarm vereinfacht und nur selten noch, wie bei *Distomum hepaticum* (Fig. 212), mit dendritischen Blindsäcken bedeckt. Mit dem Parasitismus hängt endlich die starke Entwicklung des meist hermaphroditen Geschlechtsapparates zusammen, welcher zur Zeit der Geschlechtsreife den Körper des Tieres zum größten Teil ausfüllt. Von seiner mannigfachen Modifikationen unterliegenden Beschaffenheit gibt um-

stehende Zeichnung von *Distomum (Dicrocoelium) lanceolatum* eine Vorstellung (Fig. 211). Aus 2 Hoden (*h*) führen 2 Vasa deferentia nach vorn, um sich zu vereinigen und eine Samenblase zu erzeugen; der Endabschnitt des vereinigten Ganges kann als Penis oder Cirrus (*c*) ausgestülpt werden, ist aber für gewöhnlich in einem besonderen Behälter, dem Cirrusbeutel, eingeschlossen. Im weiblichen Apparat ist das unpaare Ovar (*o*) oder der Keimstock sehr klein, da er nur kleine, dotterarme Eier liefert. Dafür sind die paarigen Dotterstöcke (*d*) stark entwickelt. Der vereinigte Ausführungsgang derselben verbindet sich mit dem Keimgang, und so entsteht der Uterus, ein die Eier beherbergender und daher in viele Windungen gelegter Kanal, der neben der männlichen Geschlechtsöffnung (bei *D. hepaticum* und anderen Arten mit derselben gemeinsam in einem Antrum genitale) mündet. Der Anfangsteil des Uterus heißt Ootyp, weil hier die vom Eierstock kommenden

Fig. 211.

Fig. 212.

Fig. 211. *Distomum lanceolatum*. *s'* vorderer, *s''* hinterer Saugnapf, an *s'* schließt der Pharynx mit dem Gabeldarm an, *h* die beiden Hoden mit den 2 Vasa deferentia, die sich zum Cirrus (*c*) vereinigen, daneben mündet der stark gewundene Uterus (*u*), *o* Ovar, dahinter Samenblase mit Laurerschem Gang (*l*), *d* die paarigen Dotterstöcke mit den zum Keimgang ziehenden Ausführungsgängen, *w* Wassergefäße, *g* Ganglien.

Fig. 212. *Distomum hepaticum* (aus Boas). *s*₁ vorderer, *s*₂ hinterer Saugnapf, *ta* Darmschenkel mit verzweigten Blindsäcken (*m*).

Keimzellen mit Dotterzellen zu zusammengesetzten Eiern vereinigt und durch das Sekret der Dotterzellen mit festen Hüllen umgeben werden, an denen man einen becherförmigen Hauptteil und ein darüber geklapptes Deckelchen unterscheidet. Vom Ootyp geht ein zweiter auf dem Rücken des Tiers mündender Kanal ab, der Laurersche Kanal; derselbe ist öfters durch ein Receptaculum seminis ausgezeichnet. Der Laurersche Kanal scheint ein rudimentäres, bei manchen *Distomeen* fehlendes Organ zu sein; er entspricht wahrscheinlich der bei *Polystomeen* zur Begattung dienenden, bei *P. integerrimum* paarigen Vagina (Fig. 213); von manchen Forschern wird er dagegen dem Ductus vitello-intestinalis verglichen, welcher bei *Polystomeen* Darm- und Dottergang verbindet. Die Begattung der *Distomeen* erfolgt in der Regel mittelst des Uterus, wodurch Selbstbefruchtung ermöglicht wird.

Die Trematoden zerfallen in zwei große Gruppen, die *Polystomeen* und die *Distomeen*; die ersteren sind vorwiegend Ectoparasiten, die letzteren ausschließlich Entoparasiten, ein Unterschied in der Lebensweise, welcher weitere Unterschiede im Bau und in der Entwicklung bedingt.

I. Unterordnung. Polystomeen, Monogenea, Heterocotyleen.

Die meisten *Polystomeen* (Fig. 213) leben auf wasserbewohnenden Tieren, meist *Fischen*, seltener *Crustaceen*, wo sie die zarthäutigen, blutreichen, und daher zum Aussaugen besonders geeigneten Organe, die Kiemen, bevorzugen. Da sie bei ihrer oberflächlichen Anheftung in höherem Maße als die Entoparasiten Gefahr laufen, abgestreift zu werden, besitzen sie kräftige Klammerorgane (*Heterocotylea*). Links und rechts von der Mundöffnung liegen gewöhnlich 2 kleine Saugnäpfe; außerdem findet man, zu einer großen Haftscheibe vereint, eine reichliche Anhäufung von Saugnäpfen und Haken am hinteren Körperende, selten nur einen einfachen Saugnapf. Die Verbreitung der *Polystomeen* von einem Wohntier auf das andere bietet keine Schwierigkeiten; daher ist auch die Entwicklungsgeschichte nicht kompliziert. Die gestielten Eier werden am Aufenthaltsort des Muttertieres abgesetzt und liefern Larven, welche schon bald nach dem Auskriechen dem fertigen Tiere ähnlich werden und sich ohne Generation weiter entwickeln (daher der Name „*Monogenea*“).

Zu den interessanteren *Polystomeen* gehört der auf Kiemen und Haut von *Karpfen* schmarotzende *Gyrodactylus elegans* Nordm. Er gebiert lebendige Junge, welche schon vor ihrer Geburt in ihrem Uterus eine zweite und in dieser wieder eingeschachtelt eine dritte Generation enthalten, hervorgegangen aus frühzeitig gesonderten, wie parthenogenetische Eier sich entwickelnden Furchungskugeln. — Noch auffallender ist das ebenfalls

Fig. 213. *Polystomum integerrimum* (nach Zeller). Zwei Tiere in wechselseitiger Begattung, darunter ein Tier stärker vergrößert. *m* Mundöffnung, *ph* Pharynx, *d* verästelter, voll Blut gesaugter Darm, *p* Porus genitalis, Mündung für Vas deferens (*vd*) und Uterus (*u*), *v'* die Mündungen der paarigen Scheiden (*v*), *h* Hodenbläschen, *ot* Ootyp, *ov* Ovar, *do* Dottergänge, *do'* Stellen, an denen der Übergang in den nicht dargestellten Dotterstock erfolgt, *x* Canalis vitello-intestinalis, *s* Saugnäpfe, *k¹*, *k²* vordere und hintere Haken. Das Vas deferens wurde der Deutlichkeit halber über den weiblichen Geschlechtsapparat gezeichnet.

auf *Cyprinoiden*-Kiemen lebende *Diplozoon paradoxum* Nordm., welches seinen Namen dem Umstande verdankt, daß man stets zur Zeit der Geschlechtsreife die Tiere über Kreuz ähnlich den siamesischen Zwillingen verwachsen findet (vgl. S. 152, Fig. 110). Aus den Eiern kriechen die früher unter dem Namen *Diporpa* beschriebenen Einzeltiere aus, welche erst nachträglich untereinander verwachsen. Jede *Diporpa* hat zu diesem Zweck einen Rückenzapfen und eine ventrale Sauggrube. Eine paarweise Vereinigung findet statt, indem jeder Paarling den Rückenzapfen des anderen mit seiner Sauggrube packt. Dabei verwächst zum Zweck der gekreuzten Befruchtung die Scheide des einen Paarlings mit dem Samenleiter des anderen. — Den Übergang zum Entoparasitismus vermittelt das *Polystomum integerrimum* Rud. aus der Harnblase des *Frosches*. Dasselbe lebt

anfänglich auf den Kiemen der Kaulquappe; wenn bei der Metamorphose des Frosches die Kiemen verloren gehen, sucht der Parasit notgedrungen in der Harnblase einen neuen weichhäutigen Nährboden (Fig. 213). Reine Entoparasiten, aber noch monogen sind die in *Schildkröten*, *Fischen* und *Muscheln* schmarotzenden *Aspidocotyleen*.

II. Unterordnung. Distomeen, Digenea, Malaeocotyleen.

Für die entoparasitischen *Trematoden*, die *Distomeen*, welche als geschlechtsreife Tiere fast ausnahmslos im Darm und in dessen Anhangsorganen, seltener in den Blutgefäßen, Urogenitalorganen und auch der Leibeshöhle von Wirbeltieren leben, sind zunächst gewisse anatomische

Fig. 214. Entwicklung von *Distomum hepaticum* (nach Leuckart). I Larve, II junge Sporocyste aus der Atemhöhle von *Limnaeus*, III Redie in der Bildung von Cercarien, IV freischwimmende Cercarie, V eingekapseltes *Distomum*. D Darm, Dr Drüsen, A Auge, Ex Wimperflämmchen der Exkretionsorgane, G Geburtsöffnung, Kz Keimzellen, Ez Embryonen.

Merkmale charakteristisch: als Dunkelbewohner haben sie mit wenigen Ausnahmen die Augenflecken verloren, welche nur noch während des Larvenlebens und auch da nicht immer auftreten. Da sie nicht so sehr Gefahr laufen, aus den von ihnen bewohnten Organen abgestreift zu werden, besitzen sie entweder nur den zur Nahrungsaufnahme dienenden Mundsaugnapf (Gattung *Monostomum*) oder noch einen zweiten Bauchsaugnapf (Gattungen *Distomum*, *Holostomum*, *Amphistomum*), selten noch weitere accessorische Haftapparate. Am meisten aber unterscheiden sich die *Distomeen* von ihren Verwandten durch ihre Entwicklungsweise: der durch den Entoparasitismus notwendig ge-

wordene Wirtswechsel hat bei der überwiegenden Mehrzahl zu einem durch Metamorphose komplizierten, äußerst interessanten Generationswechsel, richtiger gesagt Heterogonie, geführt, daher der Name „*Digenea*“. Wir wollen bei Schilderung derselben den Entwicklungsgang einer bestimmten Art, des *Distomum hepaticum*, zugrunde legen (Fig. 214).

Die Eier werden zu Beginn der Embryonalentwicklung abgelegt, gelangen aus der Leber des „Wirts“ (meist des Schafes) in den Darm, von da mit den Fäkalien nach außen und bedürfen zu ihrer Weiterentwicklung des Wassers; hier schlüpft unter Aufspringen des Deckels eine über und über bewimperte Larve, das „*Miracidium*“ aus, welches schwimmend eine kleine Schnecke, *Limnaeus minutus (truncatulus)* aufsucht, in dieselbe eindringt und zum Keimschlauch (*Sporocyste*) heranwächst. Die Sporocyste, ein muskulöser Sack, erzeugt im Innern Eier, die sich zu einer zweiten Form von Keimschläuchen, den *Redien*, entwickeln. Die Redien unterscheiden sich von den Sporocysten durch einen aus Pharynx und Darmblindsack bestehenden Darm und eine Geburtsöffnung für die in ihrem Innern erzeugte Brut. Diese kann je nach der Jahreszeit aus Cercarien bestehen, oder es folgt erst noch eine weitere Generation von Redien, ehe Cercarien erzeugt werden. Die Cercarien sind in ihrer Organisation für das Wasserleben berechnet, indem ihr Körper, der im übrigen den Bau eines *Distomum* ohne Geschlechtsorgane besitzt (zwei Saugnäpfe, Pharynx, Gabeldarm, Nervensystem), in ein lebhaft bewegliches Ruderschwänzchen ausgeht. So wandern sie denn auch aus der Schnecke aus, schwimmen im Wasser herum, bis sie sich unter Verlust des Ruderschwänzchens an Wasserpflanzen encystieren. Durch Fressen der mit eingekapselten *Distomen* bedeckten Pflanzen infizieren sich die Schafe von neuem.

Was den Entwicklungsgang anderer digener *Trematoden* anlangt, so kann als allgemein gültig angesehen werden, daß die *Miracidien* in ein Weichtier geraten müssen; im übrigen ergeben sich je nach den einzelnen Arten mancherlei Modifikationen: 1. Gewöhnlich beginnt die Embryonalentwicklung schon im mütterlichen Uterus. 2. Viele *Miracidien* sind nur partiell oder gar nicht bewimpert. 3. Die *Miracidien* mancher Arten (*D. macrostomum*) schlüpfen nur aus, wenn die Eier durch Verfütterung in den Darm einer *Schnecke* geraten. 4. Sehr häufig kommt es vor, daß die Cercarien vom Wasser aus in ein neues Wohntier eindringen (abermals ein *Mollusk* oder ein *Arthropod* oder ein *Wirbeltier*), um sich einzukapseln. Damit wird die Zahl der Wohntiere auf drei erhöht. 5. Andererseits kann aber auch der Entwicklungsgang vereinfacht werden, wenn nämlich die Sporocyste im Körper der *Schnecke* direkt „Cercarien ohne Schwanz“, d. h. kleine *Distomen* erzeugt, welche vom definitiven Wirt nur gefressen zu werden brauchen, um Geschlechtsreife zu erreichen. 6. Zweifelhaft ist es, ob die *Miracidien* unter Ausfall der Sporocyste sich direkt in Redien umzuwandeln vermögen. — Zu erwähnen ist noch, daß es auch monogene *Distomeen* gibt, die zumeist im Darm von Wasservögeln schmarotzenden *Holostomiden*, deren Larven in wasserbewohnende *Vertebraten*, *Fische* und *Amphibien* eindringen und sich encystieren.

Wie nachstehendes (S. 258) Schema (b) lehrt, verteilt sich der typische Entwicklungsgang eines *Distomum* auf drei Wohntiere mit Einschaltung eines doppelten Wasseraufenthaltes; er setzt sich ferner aus zwei Generationen zusammen, von denen die eine vom befruchteten Ei des *Distomum*

Entwicklungsweisen der Distomeen.

a) vereinfachte			b) gewöhnliche			c) kompliziertere		
I. Generation	Larve	Wasser	I. Generation	Larve	Wasser	I. Generation	Larve	Wasser
	Sporocyste	Wohntier I (Mollusk)		Sporocyste	Wohntier I (Mollusk)		Sporocyste	Wohntier I (Mollusk)
II. Generation			II. Generation			II. Generation	Redie	Wohntier I (Mollusk)
				Cercarie	Wasser	III. Generation	Cercarie	Wasser
	eingekapseltes Distomum	Wohntier I		eingekapseltes Distomum	Wohntier II		eingekapseltes Distomum	Wohntier II
	geschlechtsreifes Distomum	Wohntier II		geschlechtsreifes Distomum	Wohntier III		geschlechtsreifes Distomum	Wohntier III

bis zur Sporocyste reicht, die zweite mit dem unbefruchteten Ei der letzteren beginnt und sich durch Cercarie und eingekapseltes *Distomum* zum geschlechtsreifen *Distomum* entwickelt. Es wechselt somit eine befruchtete und eine parthenogenetische Generation; eine Form des Generationswechsels, welche man Heterogonie nennt. Die Schemata a und c lassen erkennen, wie sich die Entwicklung vereinfachen und komplizieren kann.

Am bekanntesten sind:

Distomum (Fasciola) hepaticum L. (Fig. 212), der Leberegel, ein 2—3 cm großes Tier von der Gestalt eines Kürbiskerns. Der Wurm lebt in den Gallengängen der Schafe, Rinder, Schweine, Ziegen, Pferde etc., äußerst selten in denen des Menschen (etwa 30 Fälle), verstopft dieselben und bedingt durch die Verhinderung des Gallenabflusses und die damit zusammenhängende Entzündung eine unter dem Namen „Leberfäule“ bekannte, heftige, nicht selten zum Tode führende Krankheit. Der oben geschilderte Entwicklungsgang erklärt, warum die Schafe von der Krankheit nur da zu leiden haben, wo sie zur Fütterung aus dem Stall auf feuchte Wiesen getrieben werden, warum ferner regenreiche Jahre zur Ausbreitung der Erkrankung wesentlich beitragen. So sind z. B. in England im regenreichen Jahre 1830 ca. 1 1/2 Millionen, 1812 nur in der Umgegend von Arles 300 000 Schafe dem Übel erlegen. Ein häufiger Begleiter des *D. hepaticum* ist das

D. (Dicrocoelium) lanceolatum Mehlis, nur 1 cm lang und wenige Millimeter breit, infolge seiner geringen Körpergröße nicht so gefährlich wie das vorige (Fig. 211).

Bilharzia (Schistosomum) haematobia (Fig. 215) ist ein Parasit des Menschen, welcher in heißen Klimaten, besonders häufig bei den Fellahs Ägyptens beobachtet wird. Das Tier ist getrenntgeschlechtlich; das ca. 1 cm lange Männchen bildet durch Einrollen seiner Seitenränder einen unvollkommen geschlossenen ventralen Kanal, den Canalis gynaecophorus, in welchem meist das schlankere, 2 cm lange Weibchen eingebettet liegt.

So findet man die Tiere paarweis vereint im Blut der Pfortader und der mit ihr anastomosierenden Venen. Sie steigen dem Blutstrom entgegen in den Capillarbezirk, um in der Schleimhaut des Nierenbeckens, der Ureteren und der Blase, auch des Darms, ihre Eier abzusetzen. Infolge der dadurch entstehenden eitrigen Entzündung bildet sich der sog. Milhharn, oder der Harn sieht infolge der Blutungen rot aus; als sicheres Kennzeichen der Krankheit findet man im Harn die mit einem spitzen Fortsatz versehenen Eier vor. — In Japan *Sch. japonicum*.

Hier seien noch einige weitere menschliche Parasiten aufgeführt: Das in der Katze lebende *D. (Opisthorchis) felineum* wurde in Sibirien (*D. sibiricum* Winogradoff) und Ostpreußen wiederholt in der Menschenleber gefunden; als Zwischenwirte dienen nach Askanazy und Braun Weißfische („Katzenfische“). In Ägypten wurde *D. (Cotylagonimus) heterophyes* Sieb. im Darm des Menschen beobachtet. Aus Asien (Japan, China) kennt man aus der Lunge des Menschen *D. (Paragonimus) Westermanni* Kerbert (*D. pulmonale* Bälz), aus Darm und Leber *D. (Fasciolopsis) Buski* R. Lk. (*D. crassum* Busk.), *D. (Opisthorchis) sinense* Cobb. (*D. spathulatum* Leuck.). Als eingekapselte Jugendzustände treten gelegentlich im Menschen auf: *D. ophthalmobium* Dies., wahrscheinlich zu *D. hepaticum* gehörig, in der Linsenkapsel, *Monostomum lentis* Nordm. in der Linse. Die besonders bei *Ungulaten* verbreitete Gattung *Amphistomum* ist im menschlichen Darm (Indien) durch *A. hominis* vertreten.

Fig. 215. *Bilharzia haematobia*. Weibchen im Canalis gynaecophorus (c) des Männchens; s' vorderer, s'' hinterer Saugnapf.

III. Ordnung. Cestoden, Bandwürmer.

Von den entoparasitischen *Trematoden* unterscheidet sich die Mehrzahl der ebenfalls entoparasitischen *Cestoden*, namentlich alle im menschlichen Darm vorkommenden Arten, in ganz auffälliger Weise durch Bau und Entwicklung. Indessen wird die Grenze beider Gruppen durch gewisse in niederen Wirbeltieren oder in Wirbellosen lebende Formen, wie *Caryophyllaeus* und *Amphilina*, verwischt, welche früher bald zu den *Trematoden*, bald zu den *Cestoden* gerechnet worden sind. Um hier eine feste Abgrenzung zu ermöglichen, stellen wir als wichtigstes Merkmal aller *Cestoden* in den Vordergrund, daß sie infolge der parasitischen Lebensweise auch die letzten Spuren des Darms verloren haben. Die *Cestoden* sind darmlos und ernähren sich von den Gewebssäften oder dem Speisebrei ihrer Wirte, indem sie die flüssige Nahrung durch ihre von einer derben Cuticula bedeckte Haut direkt in ihr Körperparenchym aufnehmen.

Erst innerhalb der Ordnung kommen zwei weitere Merkmale zur Ausbildung, welche allerdings so auffällig sind, daß man an sie zunächst denkt, wenn von *Bandwürmern* die Rede ist: 1. die Differenzierung von zweierlei Entwicklungszuständen: der vorwiegend im Bindegewebe parenchymatöser Organe (Muskel, Leber, Hirn etc.) lebenden Finnen

(Blasenwürmer oder Cysticerken) und der im Darm schmarotzenden geschlechtsreifen Tiere, 2. die Gliederung der letzteren in verschiedenartige, aufeinander folgende Stücke, den Kopf oder Scolex und die Glieder oder Proglottiden. Da letzteres Merkmal für alle im menschlichen Darm lebenden Formen gilt, wollen wir von gegliederten Formen ausgehen.

Bau des
Bandwurms.

Der geschlechtsreife Bandwurm, die Kette oder „Strobila“ (Fig. 216), beginnt vorn mit dem stets in Einzahl vorhandenen Scolex,

Fig. 216. *Taenia saginata* (nach Leuckart). Kopf mit Reihen von Proglottiden, welche verschiedenen Gegenden der Strobila entnommen sind.

an den sich in einreihiger Anordnung die Proglottiden anschließen. Die Zahl der letzteren beträgt bei kleineren Bandwürmern (*T. echinococcus*) 3—4, bei großen Arten mehrere Hundert, selbst mehrere Tausend, woraus sich die enorme Größe mancher Formen erklärt. Die Proglottiden sind Abkömmlinge des Scolex, von dessen hinterem Ende sie sich nach Art von Knospen abgrenzen. Diese Entwicklungsweise erklärt die allbekannte Tatsache, daß ein Bandwurmleiden nicht gehoben ist, solange der Kopf noch im Darm des Wirts verbleibt; sie erklärt ferner die eigentümliche Gestalt des Bandwurms, welcher am vorderen Ende dünn wie ein Wollenfaden ist, nach rückwärts dagegen immer mehr zu einem breiten Band wird. Denn bei ihrer ersten Bildung sind die Proglottiden klein, sie wachsen erst allmählich zu ansehnlicher Größe heran, lösen sich am hinteren Ende ab und leben selbständig weiter. Bei der im Menscheidarm schmarotzenden *Taenia solium* sind z. B. die neugebildeten Proglottiden in der Nähe des Kopfes queroblong, 0,5 mm breit und 0,01 mm lang, die gereiften Proglottiden des hinteren Endes dagegen sind längs-oblong, 6 mm breit und 12 mm lang.

Kopf und Proglottiden haben eine Summe gemeinsamer Merkmale. Ihr bindegewebiges Parenchym enthält zahlreiche, rundliche Kalkkonkretionen und besteht aus zwei Schichten, einer Rinden- und einer Marksubstanz. Erstere enthält vor-

wiegend die aus mehreren Schichten von Quer- und Längsfasern, sowie dorsoventralen Fasern bestehende Muskulatur, letztere die übrigen Organe. Durch die ganze Länge des Bandwurms erstrecken sich das Nerven- und das Wassergefäßsystem. Im Kopf lassen sich noch die paarigen Hirnganglien der Plattwürmer erkennen, wenn sie auch häufig durch starke Entwicklung der Kommissur zu einer unpaaren Masse verschmolzen (Fig. 218) oder von accessorischen, durch die Haftorgane bedingten Teilen einiger-

maßen verdeckt sind. Nach rückwärts entsenden sie zwei Hauptstränge, welche durch sämtliche Proglottiden meist nahe den Seitenkanten verlaufen (Fig. 221) und zu denen sich noch weitere schwächere Längsstränge (bis zu 8) hinzugesellen. Wie die beiden Seitennerven, so lassen sich die Längskanäle des Wassergefäßsystems, welche aus dem reichlich mit Wimperläppchen ausgerüsteten Capillarnetz ableiten, durch Kopf und alle Proglottiden verfolgen. Meist sind vier Kanäle vorhanden, von denen jedoch zwei schwach entwickelt sind. Die zwei Hauptstämme sind häufig am hinteren Rand einer jeden Proglottis durch einen Querkanal leiterartig verbunden; sie münden in der hintersten Proglottis nach außen; doch können accessorische Mündungen auch in den übrigen Proglottiden vorkommen.

In allem übrigen unterscheiden sich Scolex und Proglottiden: die Proglottiden enthalten die Geschlechtsorgane, der Scolex dagegen ist mit Haftorganen ausgerüstet, weil er außer der Aufgabe, Proglottiden zu erzeugen, noch die Funktion hat, den Wurm im Darm zu befestigen. Die wichtigsten

Scolex.

Fig. 217.

Fig. 218.

Fig. 219.

Fig. 217. Kopf von *Taenia solium*, von oben gesehen (nach Hatschek).

Fig. 218. Kopf von *Tetrarhynchus viridis*, geöffnet, um die im Innern verlaufenden Teile der Rüssel (ö) und das Ganglion (g) zu zeigen (nach Wagner).

Fig. 219. Schema der Rostellumwirkung. Rechts von der Linie ist das Rostellum vorgestoßen, der Hakenkranz umgelegt, links ist das Rostellum zurückgezogen, der Hakenkranz aufgerichtet. r Rostellum, s Scheide, t longitudinale Muskeln.

Haftorgane sind die Saugnäpfe; weniger kräftig wirken Haken, welche entweder in größerer Zahl in einem Hakenkranz vereinigt stehen oder von besonderen aus- und einstülpbaren Rüsseln getragen werden (Fig. 217—219).

Wo ein Hakenkranz vorhanden ist, liegt derselbe um das vordere Ende herum auf dem Stirnfeld und wird von einem besonderen Apparat, dem Rostellum, bewegt. Das letztere ist ein Zapfen mehr oder minder kompliziert angeordneter Muskeln, welche das Stirnfeld hervorwölben und abflachen können. Bei manchen Arten wird die Hervorwölbung durch eine muskulöse Scheide, die Abflachung durch Retraktoren verstärkt. Jeder Haken ist mit seiner Spitze nach auswärts gekrümmt und geht an seiner Basis meist in zwei Wurzeln aus, von denen die eine auf dem Rostellum ruht. Wird dieses hervorgepreßt, so muß es auf die nach innen gewandte Hakenwurzel wirken; der bis dahin aufrecht stehende Haken wird umgelegt und in die Darmschleimhaut des Wirtes eingeschlagen (Fig. 219). Bei manchen Tänien ohne Hakenkranz (*T. saginata*) findet man das Rostellum durch eine saugnäpfartige Vertiefung ersetzt. Da das Rostellum sich entwicklungsgeschichtlich aus einem solchen Napf entwickelt, ist es wahrscheinlich auf einen modifizierten Stirnsaugnapf oder eine Art

Rüssel zurückzuführen. Ob man daraus Beziehungen zum Mundsaugnapf oder gar dem Darm der *Trematoden* ableiten kann, ist zweifelhaft.

Die Geschlechtsorgane sind fast ausnahmslos hermaphrodit (getrenntgeschlechtlich *Diococestus acotylus* Fuhrm.) und in ebenso großer Anzahl vorhanden als die Proglottiden, so daß diese früher als die mit eigenen Fortpflanzungsorganen ausgerüsteten Geschlechtsindividuen eines Tierstocks angesehen wurden. In der Ausbildung der Organe muß man zwei Grundformen unterscheiden, von denen die eine durch die Anwesenheit echter Dotterstöcke und getrennter Mündung von Uterus und Scheide an den Geschlechtsapparat der *Trematoden* erinnert, während bei der zweiten Form der Uterus blind endet und die Dotterstöcke in eine kleine, Eiweiß ausscheidende Drüse (Eiweißdrüse) umgewandelt sind. Da Vagina und Samenleiter fast stets gemeinsam münden, ist außer gekreuzter Begattung abgelöster Proglottiden eine Selbstbegattung der Proglottiden ermöglicht.

Fig. 220. Proglottis von *Dibothriocephalus latus* (nach Sommer), rechts ist nur der Dotterstock, links nur der Hoden dargestellt. dt Dotterstock, dg Dottergang, ov Eierstock, od Oviduct, sd Schalendrüse, va Vagina, u Uterus, h Hodenbläschen, cb Cirrusbeutel, gemeinsam mit der Vagina mündend; w Wassergefäßkanäle, vd dunkel schraffiert: Vas deferens.

Bothriocephalus.

Als Beispiel der ersten Form sei hier der Geschlechtsapparat der *Bothriocephaliden* geschildert (Fig. 220). Bei demselben liegen zahlreiche Hodenbläschen (selten ist bei Cestoden die Zahl der Hodenfollikel eine geringe, 1, 3, 5) im Parenchym zerstreut. Die kleinen Vasa deferentia vereinigen sich nach und nach zu einem Hauptkanal, welcher nahe dem vorderen Rand in der Mittellinie der Proglottis mündet. Der Endabschnitt des Kanals, der Cirrus, funktioniert als Penis und kann aus einer besonderen Umhüllung, der Penistasche oder dem Cirrusbeutel ausgestülpt werden. Im weiblichen Geschlechtsapparat haben wir zunächst Keimstock und Dotterstock auseinanderzuhalten. Der Keimstock ist eine zweilappige Drüse am hinteren Rand der Proglottis und produziert kleine, dotterarme Eier; der Dotterstock dagegen besteht aus zahlreichen Läppchen, welche, ähnlich den Hodenbläschen, im Parenchym zerstreut liegen. Der unpaare Ausführweg des Keimstocks vereinigt sich mit dem Sammelkanal der Dotterstöcke in einer drüsenreichen Ausweitung, der „Schalendrüse“, in welcher je eine Keimzelle mit einer größeren Zahl „Dotterzellen“ zu einem zusammengesetzten Ei vereinigt und mit einer gedeckelten Schale versehen wird (vgl. S. 250). Von der Schalendrüse führt nach außen der Uterus, ein Kanal, in dem auf der Höhe der Geschlechtstätigkeit die Eier sich so

massenhaft sammeln, daß er sich in viele Windungen legen muß, dadurch das Bild einer Rosette erzeugend. Ein zweiter nach außen kommunizierender Kanal ist die Vagina. Sie verbindet sich mit dem Keimgang kurz vor der Schalendrüse. Im Gegensatz zu den Trematoden mündet die Scheide gemeinsam mit dem männlichen Apparat, der Uterus getrennt.

Bei der zweiten Form des Geschlechtsapparats, welche vornehmlich den *Tänien* zukommt (Fig. 221), ist der männliche Apparat im wesentlichen so wie bei *Bothriocephalus* gebaut, nur ist die Ausmündung gewöhnlich seitenständig, bald auf der rechten, bald der linken Kante des Körpers. Von den weiblichen Organen besteht der Keimstock wie bei *Bothriocephalus* aus zwei Lappen, zwischen welche die kleine den Dotterstock repräsentierende Eiweißdrüse eingeschoben ist. Die Ausführungsgänge von Eiweißdrüse und Keimstock treffen in der Schalendrüse zusammen. Der nun folgende Uterus besitzt keine Öffnung nach außen; er ist somit ein Blindsack, der bei den großen *Tänien* des Menschen longitudinal in der Mittellinie der Proglottis verläuft und, in dem Maß als er sich mit Embryonen füllt, seit-

Taenia.

Fig. 221. Proglottis von *Taenia saginata*, in Reifung der Geschlechtsorgane begriffen (aus Hatschek nach Sommer). *N* Nervenstrang, *Neph* Wassergefäß, *t* Hoden, *vd* Vas deferens, *cb* Cirrusbeutel, *K* Porus genitalis, *vag* Vagina, *ov* Ovar, *rs* Receptaculum seminis, *sdr* Schalendrüse, *dt* Eiweißdrüse, *u* Uterus.

liche Blindsäcke treibt, anstatt sich wie bei *Bothriocephalus* in Windungen zu legen. Bei anderen *Tänien* (*T. echinococcus*) ist der Uterus nicht verästelt, bei dritten Formen kann er in zahlreiche, durch das Parenchym zerstreute Follikel umgewandelt werden. Die mit einem Receptaculum seminis ausgerüstete Scheide geht vom Keimgang aus und mündet neben dem Cirrus am Grund des Antrum genitale.

Der Unterschied im Geschlechtsapparat hat auch Einfluß auf die Beschaffenheit der Eier (Fig. 222). Bei *Bothriocephalus* sind dieselben groß (k), haben eine derbe Schale mit Deckel und enthalten eine kleine Keimzelle nebst zahlreichen Dotterzellen; die *Tänien*-Eier (h, i) sind klein, von einer Eiweißhülle mit feiner Schale umgeben, welche letztere frühzeitig verloren geht. Statt ihrer bildet sich eine Embryonal-schale, ein radial gestreifter Saum, welcher vom Embryo auf einem ziemlich vorgerückten Stadium der Entwicklung ausgeschieden wird. In diesem Zustand werden die „Tänieneier“ frei.

Mit der verschiedenen Beschaffenheit des Geschlechtsapparates geht weiter Hand in Hand eine verschiedene Entwicklungsweise. Auch hier erinnern die *Bothriocephalen* an die *Trematoden*; ihre Eier müssen bei den meisten Arten zur weiteren Ausbildung in das Wasser gelangen; im Wasser tritt aus ihnen eine Flimmerlarve hervor, welche einen ovalen

Fig. 222. Eier von Helminthen des menschlichen Darms bei 400-facher Vergrößerung (nach Leuckart). a *Ascaris lumbricoides*, b und c von *Oxyuris vermicularis*, d *Trichocephalus dispar*, e *Ankylostomum* (*Dochmius*) *duodenale*, f *Distomum hepaticum*, g *Distomum lanceolatum*, h *Taenia solium*, i *Taenia saginata*, k *Bothriocephalus latus*.

Körper mit 6 Haken, den „sechshakigen Embryo“ (*Oncosphaera*), enthält (Fig. 223, 1). Die Flimmerhülle ist vergänglicher Natur und wird wie das Flimmerkleid der Trematodenlarven abgestreift;

Fig. 223. *Bothriocephalus latus*. 1. Flimmerlarve mit eingeschlossenem sechshakigen Embryo, 2. Plerocercoiden aus dem Hecht in gestrecktem und zurückgezogenem Zustand.

noch nicht bekannten Weise in *Fische*, um sich in den Muskeln und Eingeweiden derselben mit einer dünnen Cyste zu umgeben (*Plerocercoid*) und sich direkt in den Kopf eines *Bothriocephalus* zu verwandeln, welcher, durch Verfütterung in den Darm eines geeigneten Wirts gebracht, zum geschlechtsreifen Tier heranwächst.

Wesentlich davon verschieden ist der schon seit längerer Zeit festgestellte und in weiteren Kreisen bekannte Entwicklungsgang der *Tänien*. Der

Unterschied ist schon früh erkennbar, indem der auch hier vorhandene sechshakige Embryo von der dem Flimmerkleid von *Bothriocephalus* entsprechenden Embryonalschale umhüllt wird. Aus diesem

selbstgefertigten Behälter, welchen es selbst nicht sprengen kann, muß das junge Tier durch die Verdauungssäfte im Magen eines geeigneten Zwischenwirts befreit werden. So müssen die Eier von *Taenia solium* in den Magen des Schweins gelangen, indem das Schwein durch Verunreinigung seiner Nahrung die mit Embryonen gefüllten, mit den Fäkalien abgehenden reifen Proglottiden oder auch die durch Platzen der Uterusblindsäcke frei gewordenen Eier verzehrt. Aus ihrer Schale befreit, bohren sich die mikroskopisch kleinen Larven mit ihren 6 Haken durch die Darmschleimhaut, wandern, die Blutgefäße benutzend, vornehmlich in die Muskeln, seltener in andere Organe ein und setzen sich hier fest, um zu Finnen (Cysticerken) zu werden (Fig. 225). Sie lassen dabei die eigentliche Muskelsubstanz, die Sarkolemmschläuche, unberührt und bleiben im Bindegewebe des Muskels. Bei der Umwandlung zur Finne nehmen sie eine ovale Gestalt an und scheiden eine Cyste aus, zu welcher das Schwein noch eine den Fremdkörper

Fig. 225.

Fig. 224.

Fig. 224. Köpfe und Proglottiden der drei großen Bandwürmer des Menschen, links *Taenia saginata*, in der Mitte *Taenia solium*, rechts *Dibothriocephalus latus* (von diesem Kanten- und Flächenansicht des Kopfes). Die Köpfe 6-mal, die Proglottiden ungefähr $1\frac{1}{2}$ mal vergrößert (nach Leuckart, Braun und Schauinsland).

Fig. 225. Bau und Entwicklung der Finne von *Taenia solium* (*Cysticercus cellulosae*). a finniges Fleisch in natürlicher Größe, links unten eine geplatze Finne, b Finne mit ausgestülptem Scolex, vergrößert, c—e Entwicklung des Scolex, noch stärker vergrößert, c junge Finne mit Scolexanlage und Wassergefäßnetz, d und e verschiedene Stadien der Scolexanlage im Receptaculum ohne Finnenwand.

abkapselnde, bindegewebige Hülle liefert. Die Finnenanlage wächst durch Zunahme der Zellen, mehr aber noch durch Infiltration mit einer serösen Flüssigkeit, welche alle Gewebsbestandteile nach der Peripherie zu einer zarten, durchscheinenden Membran zusammendrängt und so reichlich sein kann, daß bei *Taenia solium* im Laufe von 3—4 Monaten das anfangs mikroskopisch kleine Tier zu einem Bläschen von Erbsen- oder Bohnengröße, bei anderen *Tänien* sogar von der Größe eines

Hühnereies wird. Die Wandung des Bläschens bildet durch Einstülpung die Anlage des Scolex (Fig. 225c); letzterer hat anfangs die Gestalt eines Säckchens, wächst aber bald zu einem Schlauch aus, welcher, an seiner Ausdehnung durch eine Hülle, das Receptaculum scolicis, behindert, sich winkelig einknickt (d, e). In der Finnenwand erscheint deswegen der Scolex als eine weißliche Anschwellung.

Am Grund des eingestülpten Blindsacks entsteht die charakteristische Bewaffnung des Scolex, welche es ermöglicht, mit Sicherheit vorauszusagen, welcher Bandwurm aus der Finne hervorgehen wird; speziell bei *T. solium* bilden sich 4 Saugnäpfe und ein Hakenkranz. Diese Teile sind zunächst einwärts geschlagen und kommen erst in richtige Lage auf die Außenseite des Scolex, wenn die Anlage des letzteren wie ein Handschuhfinger umgestülpt wird. Die Umstülpung (Fig. 225b) tritt jedoch in der Cyste gewöhnlich nicht ein, so wie auch die Bildung der Proglottiden zumeist unterbleibt. Die Weiterentwicklung setzt voraus, daß die Finne in den Magen eines geeigneten, neuen Wirts gelangt. Wenn der Mensch finniges Schweinefleisch genießt, werden die Finnen durch die Magensaft befreit, so daß sich die Scolices ausstülpfen können. Den letzteren hängt eine Zeitlang noch die Finne als sogenannte Schwanzblase an, bis auch diese nebst angrenzenden Teilen des Scolex, dem Zwischenstück, den Verdauungssäften erliegt, worauf der Scolex anfängt, durch terminale Knospung Proglottiden zu erzeugen. Innerhalb 11—12 Wochen ist *Taenia solium* so weit herangewachsen, daß die Lösung der Proglottiden beginnt. Selten kommt es vor (*Cysticercus fasciolaris* der Mäuseleber), daß der Scolex sich auf dem Finnenstadium ausstülpt und Proglottiden bildet. Aber auch dann tritt Geschlechtsreife erst im Darm der Katze ein (*T. crassicolis*).

Modifikation-
nen und
Deutung der
Entwicklung
der Band-
würmer.

Wenn die Finnen eine bedeutende Größe erreichen, so erhalten sie damit zugleich die Fähigkeit, mehr als einen Scolex zu erzeugen. Die im Hirn der Schafe lebenden Finnen von *Coenurus cerebralis* sind auf ihrer Innenwand mit Hunderten von Scolices bedeckt. Noch größer ist die Zahl bei *Taenia echinococcus*, bei welcher die Finne sich längere Zeit durch Knospung vermehrt und durch Abschnürung zahlreicher Tochterblasen eine bedeutende Geschwulst besonders in Lunge und Leber von Haustieren und Menschen erzeugt, ehe die Bildung der Scolices beginnt. Zunächst entstehen hier im Innern einer Tochterblase viele Brutblasen, von welchen eine jede wiederum viele Scolices produziert, so daß aus einem sechshakigen Embryo Tausende von Scolices hervorgehen können (Fig. 228). Diesen extremen Fällen zunehmender Komplikation des Finnenstadiums stehen Zustände gegenüber, welche zu dem Entwicklungsgang von *Bothriocephalus* überleiten, indem das Finnenstadium durch das Cysticercoid ersetzt wird. Da hier die Infiltration mit Flüssigkeit unterbleibt, wird der Scolex von einer der Finnenwand entsprechenden Hülle eng umfaßt. Was man Finne nennt, gewinnt den Charakter des hinteren vergrößerten Scolexendes; in welches das vordere Ende zurückgezogen worden ist (Fig. 226). Ein bei manchen Cysticercoiden vorkommender Schwanzanhang erinnert oberflächlich an die *Cercarien*.

Das Gesagte ist für die richtige Beurteilung der Entwicklung der Bandwürmer von großer Wichtigkeit. Früher deutete man die Entwicklung als einen komplizierten Generationswechsel: die Finne sei die Großamme, welche durch endogene Knospung den Scolex erzeuge; der Scolex wiederum sei eine Amme, von welcher durch terminale Knospung die Ge-

schlechtstiere, die Proglottiden, gebildet würden; der Bandwurmkörper selbst sei eine Kette von Individuen, eine Kolonie. Diese Vorstellung stößt auf zwei Schwierigkeiten. Erstens ist die Finne, wie oben gezeigt wurde, keine selbständige Generation, sondern nur das in der Entwicklung vorausseilende hintere Ende des Scolex. Zweitens ist der Bandwurmkörper keine Kolonie, sondern ein einheitliches Tier; die Proglottiden sind nicht Individuen, sondern individualisierte Stücke dieses einheitlichen Tieres. Man kann diese Auffassung durch Vergleich der einzelnen Bandwurmfamilien beweisen. *Caryophylliden* sind einheitliche Körper, deren vorderes Ende sich verlängert und die Stelle des Scolex vertritt, während das hintere verbreiterte Ende einen einzigen hermaphroditen Geschlechtsapparat enthält (Fig. 227). Ihnen schließen sich die *Liguliden* an, bei denen der Geschlechtsabschnitt des Körpers noch ungegliedert ist, an Größe aber zugenommen hat, weil zahlreiche Geschlechtsapparate in ihm entstanden sind. In dieser Vervielfältigung des Geschlechtsapparates, welche ihrerseits wieder mit der entoparasitischen Lebensweise und der dadurch benötigten Steigerung der Fruchtbarkeit zusammenhängt, ist der Grund zu suchen, daß das hintere Ende des Bandwurmes sich in viele Stücke, die Proglottiden, abgeteilt hat. Dies schließt nicht aus, daß bei manchen gegliederten Bandwürmern die Hoden und Dotterstöcke als zusammenhängende Organe sich durch sämtliche Proglottiden hindurch erstrecken.

Über die besprochenen Entwicklungserscheinungen der Bandwürmer hat vornehmlich das Experiment Klarheit verschafft. Nachdem v. Siebold und andere bewiesen hatten, daß die Scolices mancher Finnen den Scolices gewisser geschlechtsreifer Bandwürmer entsprechen, z. B. der Scolex von *Cysticercus cellulosae* des Schweins dem Scolex von *Taenia solium* des Menschen, haben Küchenmeister und Leuckart die Frage experimentell entschieden, der erstere, indem er zum Tode verurteilte Verbrecher, welche frei von Bandwürmern waren, durch Verabreichung finnigen Schweinefleisches mit *T. solium* infizierte; ferner wurden Schweine finzig

Fig. 226. Cysticercoid im eingestülpten und ausgestülpten Zustand aus *Arion ater* (nach Hatschek).

Fig. 227. *Caryophyllaeus mutabilis* (nach M. Schultze). k Scolex, t Hoden, df Vas deferens, vs Vesicula seminalis, ps Penis, vi Dotterstock, dv Dottergänge, ov Ovarien, ut Uterus, rs Vagina mit Receptaculum seminis (ihre Verbindung mit der Vereinigungsstelle von Keimgang, Dottergang und Uterus fehlt in der Figur).

gemacht, indem man sie Proglottiden von *Taenia solium* verzehren ließ. Nachdem die Ungefährlichkeit des zuerst genannten Experimentes festgestellt war, haben viele Experimentatoren an sich selbst die Versuche weiter fortgesetzt. Durch ähnliche Experimente wurde von Braun bewiesen, daß *Hechte*, welche das Plerocercoid von *Dibothriocephalus* enthalten, den Menschen mit dem breiten Bandwurm, *D. latus*, infizieren können.

1. Fam. *Caryophylliden* (*Cestodarien*). Bandwürmer ohne Saugnäpfe, mit einfachem Geschlechtsapparat, bei welchen Scolex und Proglottis noch nicht gegeneinander abgesetzt sind. — Die Tiere unterscheiden sich von Trematoden vorwiegend durch den Mangel des Darmes; ihre Jugendformen leben wahrscheinlich in wirbellosen Tieren, die Geschlechtsformen fast stets in Fischen. *Caryophyllaeus mutabilis* Rud. (Fig. 227) im Darm der Cyprinoiden, Jugendstadium im limicolen *Oligochäten*; der in *Tubifex* vorkommende *Archigetes Sieboldi* Leuck. ist vielleicht eine solche geschlechtsreif gewordene Jugendform. *Amphilina foliacea* Wagen. in der Leibeshöhle des Sterlets; im Blut von *Cyprinoiden* lebt *Sanguini cola armuta* Plehn.

2. Fam. *Liguliden*. Ungegliederte Bandwürmer ohne Saugnäpfe mit multiplem Geschlechtsapparat. Die geschlechtlich unreifen Tiere leben in der Bauchhöhle von *Cyprinoiden* und können dieselbe zum Platzen bringen, die geschlechtsreifen Formen leben im Darm von Wasservögeln. Beiderlei Zustände sind breite, riemenartige Bänder, in deren Innerem die multiplen Geschlechtsorgane den Zerfall in Proglottiden vorbereiten, ohne daß derselbe äußerlich zum Ausdruck kommt. *Ligula simplicissima* Rud.

3. Fam. *Tetrarhynchiden*. Bandwürmer mit Scolex und Proglottiden, Kopf mit 4 aus- und einstülpbaren, hakenbewaffneten Rüsseln (Fig. 218). Die Bandwürmer leben sowohl im geschlechtsreifen wie im geschlechtslosen Zustand in Fischen. *Tetrarhynchus gigas* Bened.

4. Fam. *Bothriocephaliden*. Bandwürmer mit Scolex und Proglottiden; Kopf spatelartig mit 2 Sauggruben auf den schmalen Kanten.

Aus der Familie interessiert uns besonders der *Dibothriocephalus latus* Brems. (Fig. 224), nächst *T. saginata* der größte Bandwurm, welcher sich im Darm von Menschen (auch von Hund und Katze) findet, da er bis zu 9 m lang werden und 4000 und mehr Proglottiden enthalten kann. Die queroblongen, etwa 1 cm breiten und etwas weniger langen, reifen Proglottiden sind, gequetscht oder eingetrocknet, leicht an der durch die Windungen des Uterus veranlaßten rosettenförmigen Figur zu erkennen. Der spatelartige Kopf ist in einer Richtung abgeplattet, welche senkrecht zur Richtung steht, in welcher der Rumpf abgeplattet ist. Aus den Eiern schlüpft im Wasser eine bewimperte Larve aus, welche einen 6-hakigen Embryo umschließt; dieser wandelt sich in Fischen zum Scolex (Plerocercoid) um. Der Mensch erhält den Parasiten durch den Genuß von ungekochtem, ungenügend gesalzenem, infiziertem Hechtfleisch; außerdem können noch Barsch, Quappe und einige Salmoniden (Huchen, Äsche, Forelle, Seeforelle, Felchen) Zwischenwirte sein. Daher die Erscheinung, daß der *Bothriocephalus* seinen Verbreitungsbezirk vorwiegend in wasserreichen und infolgedessen auch fischreichen Gegenden besitzt, wie in den Ostseeprovinzen und in der Schweiz. In Grönland findet sich *D. cordatus* Leuck., 1 m lang. In Japan wurden im Menschen auch Plerocercoiden von *Bothriocephalen* beobachtet, so der sich durch Knospung und Teilung vermehrende *Plerocercoides prolifer* Ijima und der Pl. von *B. mansonii* Cobb.

5. Fam. *Täniaden*. Bandwürmer mit Scolex und ablösbaren Proglottiden; am Scolex stets 4 Saugnäpfe, bei einem Teil außerdem noch ein Rostellum mit Hakenkranz; in den Proglottiden ist der Dotterstock durch

die kleine Eiweißdrüse ersetzt, der Uterus blind geschlossen; der Porus genitalis liegt gewöhnlich seitlich auf der Kante der Proglottiden, alternierend rechts und links, selten nur einseitig (*Hymenolepis*, *Anoplocephala*), selten ist er wie der gesamte Geschlechtsapparat in jeder Proglottis doppelt (*Dipylidium*, *Moniezia*). Zwischenstadien sind Cysticerken oder Cysticercoide.

Wir stellen zunächst die im Menschen vorkommenden Tänen zusammen, wobei wir unterscheiden müssen, ob sie als geschlechtsreife Tiere oder als Finnen im menschlichen Körper beobachtet werden.

a) Tänen geschlechtsreif im Darm des Menschen.

Hier müssen in erster Linie *Taenia solium* Rud. und *Taenia saginata* Goeze (*T. mediocanellata* Küchm.) genannt werden, deren Unterscheidung mit Hilfe der in Fig. 224 gegebenen Abbildungen und der folgenden Tabelle leicht zu bewerkstelligen ist. Für die Praxis ist es nicht unwichtig, daß *Taenia saginata* trotz des mangelnden Hakenkranzes vermöge ihrer derberen Saugnapfe schwieriger abzutreiben ist. Bei *Taenia solium* verdient Beachtung, daß man sie gar nicht selten im Menschen auch als Finne beobachtet hat, und zwar häufig an Stellen wie Hirn und Auge, wo dieselben schwere Schädigungen veranlassen. Dieses Vorkommen erklärt sich hauptsächlich wohl aus Verunreinigung der Nahrung mit Eiern, möglicherweise aber auch durch eine innere Selbstinfektion: daß bei starken Brechbewegungen Stücke des Bandwurms in den Magen gelangen und hier verdaut werden, wodurch die Embryonen befreit und zum Auswandern veranlaßt werden.

	Kopf	Zahl der Proglottiden	Uterus	Länge a) des Wurms und b) der reifen Proglottiden	Beschaffenheit der Finne	Vorkommen der Finne
<i>Taenia solium</i>	mit Rostellum und Hakenkranz (36 Haken in 2 Reihen), 4 schwache Saugnapfe	8—900	mit jederseits 7—9 plumpen verästelten Aussackungen	a) 3—3½ m, b) 9—11 mm lang 6—7 mm breit	6—20 mm, reich an Flüssigkeit	im Schwein, ab und zu auch in den Muskeln, dem Hirn, Augapfel des Menschen, selten in anderen Säugetieren
<i>Taenia saginata</i>	kein Hakenkranz, 4 starke Saugnapfe	1200—1300	mit jederseits 20—30 zierlichen, wenig verästelten Aussackungen	a) 10 m und mehr, b) 18—20 mm lang 5—7 mm breit	7—9 mm, derb, mit wenig Flüssigkeit, daher kleiner	im Rind meist in den musculi pterygoidei

Manche Tänen sind anderen Säugetieren eigentümlich, kommen aber auch im Darm des Menschen vor. Bei Mäusen und Ratten finden sich die *Taenia (Hymenolepis) murina* Duj. und die *T. (Hymenolepis) diminuta* Rud. (*leptocephala* Creplin). Mit ersterer ist vielleicht identisch oder steht ihr sehr nahe die *T. nana* v. Siebold, welche in der Neuzeit namentlich in Italien häufig im menschlichen Darm nachgewiesen wurde (Fig. 112). Der 2—4 cm lange Wurm kann zu Tausenden auftreten und nicht unbedenkliche Beschwerden verursachen; *T. murina*, dem Gesagten gemäß wahrscheinlich auch *T. nana*, entwickelt sich ohne Zwischenwirt, indem aus Eiern, welche durch Verunreinigung der Nahrung in den Magen gelangt

sind, Larven ausschlüpfen, welche in die Darmwand eindringen, hier zu Cysticeroiden werden, dann in das Darmlumen zurückgelangen und sich zu Bandwürmern entwickeln. *T. diminuta* ist als *T. flavopunctata* Weinl. aus dem Menschen beschrieben worden. Den Zwischenwirt stellen hier parasitische Insekten in analoger Weise wie bei *T. (Dipylidium) canina* L. (*cucumerina* Rud.), die sehr häufig Hunde und Katzen, ab und zu auch den Menschen befällt. Eine tropische Form ist *T. (Davainea) madagascariensis* Dav.

b) Tänien als Cysticerken im Menschen.

Außer dem *Cysticercus cellulosae* und dessen Abart *C. acanthotriax* Weinl. ist ein häufiger und für die praktische Medizin äußerst wichtiger Parasit der Cysticercus der *Taenia echinococcus* Sieb. (Fig. 228). Der ausgebildete Bandwurm lebt im Darm des Hundes und ist wegen seiner Kleinheit leicht zu übersehen. Er ist höchstens 5 mm lang und besteht aus einem

Fig. 228. *Taenia echinococcus* (aus Hatschek und Leuckart). Geschlechtsreifes Tier, daneben ein Stück einer Finne schematisiert; *c* Cuticula, *p* Finnenwand, *b* Anlagen von Brutblasen, *K* Anlage der Scolices als Brutblasen, *A* abgelöste Teile der Finnenwand, welche die Anlagen von Tochterblasen bilden.

Scolex und 3—4 Proglottiden. Der Scolex hat außer den 4 Saugnapfen ein Rostellum mit Hakenkranz. Werden die Eier in den menschlichen Darm verschleppt, wozu das Streicheln und Küssen infizierter Hunde die günstigsten Vorbedingungen liefert, so wandern die ausschlüpfenden Embryonen in Leber, Lunge, Hirn und andere Organe und erzeugen hier Geschwülste, welche in der Leber bis zu Kindskopfgröße und zur Schwere von 10, ja selbst 30 Pfund heranwachsen können. Diese außergewöhnliche Größe wird dadurch bedingt, daß der aus dem Embryo hervorgegangene Cysticercus durch Knospung entweder nach innen oder nach außen (endogener und exogener Echinococcus) viele, manchmal Hunderte, selten Tausende von Tochterblasen erzeugt, bevor die Bildung von Brutblasen be-

ginnt, an denen die Scolices (meist je 5—10) entstehen. Wenn letzterer Prozeß ganz ausbleibt, so entstehen Blasen ohne Köpfe, die *Acephalocysten*. Häufiger als beim Menschen (*E. hominis*) sind die Echinokokken im Rind, Schaf, Schwein (*E. veterinorum*). Auch bei Affen, Nagern, ja selbst Raub- und Beuteltieren wurden Echinokokken beobachtet. Strittig ist es, ob *E. multilocularis*, welcher eine aus vielen Bläschen bestehende Geschwulst erzeugt, als eine besondere Art anzusehen ist.

Häufige Tänien der Haustiere sind noch 1. im **Pferd**: *T. (Anoplocephala) plicata* Zeder, 9—25 cm, *T. (A.) perfoliata* Goeze, 3—5 cm, *T. (A.) namilata* Mehlis, 1—3 cm, 2. in **Wiederkäuern**: *T. (Moniezia) expansa* Rud., meist 2½ m, öfters aber über 5 m, Ursache der tödlich verlaufenden Bandwurmsuche der Lämmer, auch in Rind und Ziege, *T. (M.) denticulata* Rud., 0,3—1,5 m, der gewöhnlichste Bandwurm des Rindes, 3. im **Hund**: *T. marginata* Batsch., 1,5—5 m, entwickelt sich aus *Cysticercus tenuicollis* (Schaf, Schwein), *T. serrata* Goeze, 0,5—2 m, aus *C. pisiformis* (Hase und Kaninchen), *T. echinococcus* (vgl. oben), *T. coenurus* Küchenm., 40—60 cm (Finne *Coenurus cerebralis* verursacht die Drehkrankheit der Schafe),

T. (Dipylidium) cucumerina, 10—40 cm lang, der häufigste Bandwurm des Hundes (Larve in *Pulex serraticeps*, Hundefloh und *Trichodectes canis*, Hundelaus), *T. serialis* Baillet, ca. 1 m, 4. in der Katze: *T. crassicollis* Rud., 15—60 cm (Finne *C. fasciolaris* in Mäusen).

In Vögeln kommen vor *T. (Drepanidotaenia) infundibuliformis* Goeze, 2—23 cm lang, erzeugt Seuchen bei Hühnern und Fasanen; *T. (Davainea) cesticillus* Molin, 1—11 cm, im Huhn; *T. (Dr.) lanceolata* Bloch, 3—9 cm, in der Gans; *T. (Dr.) anatina* Krabbe, 30 cm, in der Ente.

IV. Ordnung. Nemertinen, Schnurwürmer.

Die letzte Ordnung der *Plattwürmer* bilden die *Schnurwürmer* oder *Nemertinen*, Tiere, welche meist ansichtlich groß sind, öfters die Länge von 1 m (*Lineus longissimus* sogar bis 27 m) erreichen. Sie leben selten im Süßwasser oder in feuchter Erde, sind dagegen häufig im Meere, wo sie unter Steinen und Tangwurzeln zusammengerollt liegen. Von den *rhabdocölen Turbellarien* unterscheiden sie sich vornehmlich durch drei Charaktere:

1. Durch die Bildung eines Enddarmes hat der Darm eine Aftermündung erhalten und ist zu einem durchleitenden Rohr geworden (Fig. 229). Mit Ausnahme des Vorderdarmes ist er beiderseits mit Blindsäcken bedeckt, welche nur bei *Malacobdella* und *Carinella* fehlen.

2. Ein Schlundkopf fehlt, dafür ist ein besonderer Rüssel vorhanden, welcher dorsal über dem Darm liegt und meist getrennt von demselben mündet. Der Rüssel erinnert in seiner Lage an den Rüssel mancher *Turbellarien*, unterscheidet sich aber von ihm durch seinen Bau; er ist ein blind geschlossener, weit nach rückwärts reichender muskulöser Schlauch, welcher von einer ebenfalls muskulösen Rüsselscheide (Rhynchocölon) umschlossen und an die Wand derselben durch einen Rückziehmuskel befestigt ist. Durch Kontraktion der Scheide wird der Rüssel wie ein Handschuhfinger umgestülpt und zum Angriff oder zur Verteidigung über die Körperoberfläche hervorgestoßen, während der Rückziehmuskel die Aufgabe hat, die Waffe nach dem Gebrauch wieder in die Ruhelage zurückzuführen. Nicht selten findet man im Rüsselepithel Nesselkapseln. Bei vielen *Nemertinen* wird die Gefährlichkeit dieser Waffe noch durch zwei Einrichtungen wesentlich gesteigert: Erstens findet sich am Grund des Sackes ein Stilet, welches die Spitze des ausgestülpten Rüssels krönt und neben dem noch einige Reservestilets liegen, zweitens mündet an der Basis des Stilets ein bei stilettlosen *Nemertinen* fehlender Gift-sack oder zweiter Rüsselabschnitt.

Fig. 229. Anatomie von *Amphiporus pulcher* (nach Bürger), *r* Rüssel, *g* Ganglion, *w* Wimpergrube, *d* Darm, *p* Protonephridien, *lb* laterales Blutgefäß, *o* Ovar, *r*¹ vorderer Rüsselsack, *db* dorsales Blutgefäß, *n* Seitennerv, *s* Stilet des Rüssels, *r*² Giftsack des Rüssels, *m* Retraktor des Rüssels, *e* Enddarm.

3. Ein drittes Merkmal höherer Organisation ist das Blutgefäßsystem, welches stets aus zwei vorn und hinten durch Schlingen verbundenen Seitengefäßen besteht, zu denen sich meistens noch ein Rückengefäß gesellt. Das farblose Blut enthält bei *Amphiporiden* und *Euborlasia* rot (Hämoglobin), selten grün gefärbte Blutkörperchen.

Das Zentralnervensystem liegt bei manchen Arten (*Protonemertinen*) noch im Ectoderm oder zwischen ihm und dem Hautmuskelschlauch; häufiger findet es sich inmitten der Muskelschicht (*Mesonemertinen* und *Heteronemertinen*) oder einwärts von ihr (*Metanemertinen*); es gleicht dem der *Turbellarien*. Zwei obere Schlundganglien sind durch eine dorsale Kommissur verbunden, welche von dem durchtretenden Rüssel in einen oberen und unteren Strang getrennt wird; sie verlängern sich nach hinten in zwei Seitennerven, welche auf der Bauchseite durch zahlreiche Querkommissuren zusammenhängen. An die Cerebralganglien legen sich direkt an oder sind durch einen kurzen Nerv angeschlossen die „Cerebralorgane“ oder „Flimmergruben“, flimmernde Kanäle, die seitlich auf der Haut,

Fig. 230. Pilidiumlarve einer Nemertine (nach Metschnikoff). *a* Munddarm, *d* Magendarm, *s* Einstillungen, welche später die Haut der Nemertine liefern, *l* Mundlappen, *m* Mesenchym.

manchmal in tiefen Längsfurchen derselben münden. Früher für Respirationsorgane des durch Hämoglobin öfters rot gefärbten Nervensystems gehalten, gelten sie jetzt als Sinnesorgane, wie sie unter den *Turbellarien* bei den *Microstomeen* vorkommen. Von anderweitigen Sinnesorganen sind Tastapparate und einfache Augen weit verbreitet, Statocysten dagegen selten. Während die Wassergefäße (zwei getrennt mündende, bei *Stichostemma* in mehrere Stücke zerfallende Längsstämme) durch ihre verästelte Beschaffenheit und die Wimperläppchen in ihren blinden Enden an die *Turbellarien* erinnern, haben die Geschlechtsorgane einen Bau eigener Art; sie bilden jederseits eine Reihe hintereinander gelagerter Säckchen, welche seitlich auf dem Rücken nach außen münden und mit den Blindsäcken des Darmes alternieren. In der Regel herrscht Gonochorismus. Die Entwicklung ist selten eine direkte, häufiger eine Metamorphose, bei welcher die Fechterhuldarve, das Pilidium (Fig. 230) oder die aus dem Pilidium

durch Rückbildung entstandene Désorsche Larve auftritt. Das Pilidium ist ein Gallertkörper von der Gestalt eines Schiffhutes, von dessen unterem Rand links und rechts zwei Mundlappen herunterhängen, welche an die Schutzklappen eines Fechterhutes erinnern. Der Rand der Lappen und des übrigen Hutes ist von einem Wimperreif eingefasst, einer verdickten Epithelpartie, welche Flimmern trägt. Ein Flimmerbusch auf der Spitze des Hutes geht von einer Epithelverdickung (Scheitelplatte) aus, welche wahrscheinlich als Zentralnervensystem funktioniert. Im Innern findet sich ein am hinteren Ende geschlossener zweiteiliger Darm, welcher zwischen den Mundlappen nach außen mündet. Bei der Metamorphose wird er allein in den fertigen Wurm mit hinübergenommen und durch einen komplizierten

Faltungsprozeß aus dem sich rückbildenden Gallertkörper der Larve herausgeschält.

Systematisch unterscheidet man zwei Unterordnungen: 1. *Anopla* (die *Proto-*, *Meso-*, *Heteronemertinen* enthaltend). Tiere mit Metamorphose und unbewaffnetem Rüssel, Mund und Rüsselöffnung getrennt; hierher *Lineus marinus* Montf. und *Cerebratulus marginatus* Leuck. 2. *Enopla* (*Hoplonemertinen*, *Metanemertinen*): Nemertinen, deren Rüssel ein Stilett besitzt und oft mit dem Mund gemeinsam mündet, deren Entwicklung eine direkte ist. *Nemertes gracilis* Johnst., *Amphiporus pulcher* (Fig. 229), im Süßwasser *Tetrastemma lacustre* du Ples., auf dem Lande *Geonemertes chalicophora* Graff., parasitisch die mit einem Saugnapf ausgerüstete *Malacobdella grossa* Müll.

II. Klasse.

Rotatorien, Rädertierechen.

Die im Wasser lebenden *Rädertierechen* gehören zu den kleinsten vielzelligen Tieren und sind von *Infusorien*, mit denen sie die Lebensweise teilen, oft nur mit Hilfe des Mikroskops zu unterscheiden. Ihr Körper zerfällt zumeist in drei Abschnitte: Kopf, Rumpf und Schwanz; der Rumpf ist von einer derben Cuticula fest gepanzert und dient ähnlich der Schale einer Schildkröte den beiden anderen Abschnitten zur Zuflucht (Fig. 231 A). Der Schwanz ist oft aus mehreren Ringen zusammengesetzt, welche wie Glieder eines Fernrohres ineinander geschoben werden können. Der letzte Schwanzring trägt eine Zange, mit deren Hilfe, sowie mit Hilfe von Klebdrüsen die Tiere sich festsetzen können. Das Kopfbende ist am zarthäutigsten und verbreitert sich nach vorn zur Radscheibe, einem Apparat von sehr wechselndem Aussehen, dessen kräftige Bewimperung sowohl zum Schwimmen dient, als auch die Nahrung zum ventral gelegenen Mund herbeistrudelt. Der Darm besteht aus Ösophagus, Kaumagen, Drüsenmagen und Enddarm und ist mit Ausnahme des Kaumagens von Wimpern ausgekleidet; der Kaumagen dagegen trägt zwei mit Kauleisten bedeckte Chitinplatten, welche beim lebenden Tier zum Zerkleinern der Nahrung beständig gegeneinander klappen. Oberhalb des Ösophagus liegt das Hirnganglion, mit welchem häufig einfachste Ocellen und eigentümliche Sinnesorgane, die Nacktentakeln etc., zusammenhängen. Mit dem Enddarm mündet das meist unpaare, sackförmige Ovar und die paarigen Wassergefäßkanäle, deren Seitenäste am blindgeschlossenen Ende kleine

Fig. 231. *Brachionus urceolaris*. A Weibchen mit 4 Eiern auf verschiedenen Stufen der Entwicklung, B Männchen, C ein Flimmerlappchen des Wassergefäßes, stärker vergrößert. *t* Tentakel, *g* Ganglion mit Auge, *w* Wassergefäßsystem, *k* Kaumagen, *d* Magendrüsen, *m* Magen, *o* Ovar, *c* Kloakenöffnung, *b* Harnblase, *h* Hoden, *p* Penis.

Flimmerläppchen tragen (Protonephridien). Zum Wassergefäßsystem gehört ferner noch eine große kontraktile Blase. Lange kannte man nur weibliche Tiere, bis Dalrymple die Entdeckung machte, daß die zugehörigen Männchen sehr viel seltener und kleiner sind, sogenannte Zwergmännchen, und eine stark rückgebildete Organisation besitzen. Meist ist der Darm zu einem Gewebsstrang reduziert, in welchem der Hoden eingebettet liegt (Fig. 231 B).

Die *Rädertiere* haben zweierlei Eier, große dotterreiche „Winter-eier“, welche von einer festen Schale umgeben sind, und kleine dünn-schalige „Sommereier“. Letztere entwickeln sich parthenogenetisch und dienen durch ihre große Zahl und rasche Entwicklung der Verbreitung der Art. Jene sind seltener, bedürfen der Befruchtung und haben eine lange Ruheperiode; sie erhalten die Art während ungünstiger Zeiten, wenn das Wasser einfriert oder eintrocknet (Dauer-eier). Ein gewisses Maß von Eintrocknen vertragen übrigens die ausgebildeten Tiere ebenfalls; in feuchtem Moos, in den Residuen von Dachrinnen findet man sie zusammengezogen in einer Art Winterschlaf, aus dem sie erst bei Wasserzusatz aufwachen.

Die Schilderung vom Bau der *Rotatorien* läßt erkennen, daß die Tiere außerordentlich den Wurmlarven vom Trochophora-Typus gleichen. Wir müssen sie daher für äußerst primitive Formen erklären, welche den Ur-ahnen des Würmerstammes am nächsten stehen. Damit gewinnen sie trotz ihres abweichenden Äußeren nahe Verwandtschaft mit den Würmern, unter denen sie sich nach dem Bau ihres Nerven- und Exkretionssystems den Plattwürmern anschließen. Die meisten Rädertiere leben im Süßwasser: *Brachionus urceolaris* Ehrbg. (Fig. 231), *Conochilus volvox* Ehrbg., letzterer eine kugelige Kolonie radial angeordneter Einzeltiere. Radscheibe bei der festsitzenden Gattung *Stephanoceros* zu tentakelartigen Fortsätzen ausgezogen. Ectoparasitisch auf *Crustaceen* (*Nebalia*) die Gattungen *Seison* und *Paraseison*.

II. Unterstamm.

Cölhelminthen.

III. Klasse.

Chätognathen, Pfeilwürmer.

Um in das Studium der Leibeshöhlenwürmer einzuführen, sind am meisten geeignet die *Chätognathen*, glashelle, 1—5 cm lange Würmer, welche an der Oberfläche des Meeres Jagd auf andere pelagische Tiere machen und ihren blitzschnellen Bewegungen und zum Teil auch ihrer Körpergestalt den Namen *Sagitten* oder *Pfeilwürmer* verdanken. Die Tiere schwimmen mit horizontal gestellten, von besonderen Strahlen gestützten Flossen, deren eine das Schwanzende umgreift, während 1 oder 2 weitere Paare seitlich am Rumpfe sitzen (Fig. 232). Zum Ergreifen der Beute dienen ihnen zwei Lappen, welche vorn links und rechts von der Mundöffnung gelegen und mit kräftigen hakenartigen Borsten (daher *Chätognathen*, *Borstenkiefer*) bewaffnet sind. Innerlich ist der Körper deutlich in drei Segmente geschieden, Kopf, Rumpf und Schwanz, weil die Leibeshöhle durch quere Scheide-

wände in drei Kammern zerfällt: Kopf-, Rumpf- und Schwanzleibeshöhle. Jede Kammer wiederum besteht aus einer linken und rechten Hälfte, da ein Mesenterium in sagittaler Richtung ausgespannt ist, in welchem der geradegestreckte Darm verläuft. Letzterer mündet am Ende des Rumpfsegments, ohne in den Schwanzabschnitt einzutreten.

Das Nervensystem ist noch vollkommen ectodermal; im Kopfabschnitt (Fig. 233) bildet es ein dorsales verschmolzenes Paar Hirnganglien, wie wir sie schon von den *Plattwürmern* her kennen, im Rumpfabschnitt außerdem noch ein großes ventrales Ganglion, die erste Anlage des bei den *Anneliden* höher entwickelten Bauchmarks. Kopf- und Bauchganglien sind durch lange Schlundkommissuren untereinander verbunden (Fig. 232). Sehr interessant, weil auch für *Nematoden* und die meisten *Anneliden* charakteristisch, ist die histologische Beschaffenheit der Muskulatur, welche nur aus longitudinalen Fasern besteht. Die Leibeshöhle wird von einem Epithel ausgekleidet, welches parietales Mesoderm heißen mag, soweit es an das Ectoderm grenzt, viscerales Mesoderm, soweit es das Darmrohr überzieht (Fig. 206 a und b). Das parietale Mesodermepithel hat die Muskelfasern ausgeschieden, deren Masse in 4 Felder abgeteilt ist, ein rechtes und ein linkes dorsales und ein rechtes und ein linkes ventrales. Die *Chätognathen* wie auch die *Nematoden* und *Anneliden* führen somit die uns von den *Cölenteraten* her bekannte Einrichtung der Epithelmuskelzellen fort. Im Epithel der Leibeshöhle entstehen auch die Geschlechtszellen: im Rumpfsegment die Eier, welche durch besondere Oviducte nach außen geleitet werden, im Schwanzsegment dagegen die Anlagen der Hoden. Frühzeitig lösen sich die Samenbildungszellen ab, fallen in die Leibeshöhle und reifen hier zu Spermatozoen, die durch Kanäle ausgeleitet werden, welche durch ihre Verbindung mit der Leibeshöhle an die Segmentalorgane der *Anneliden* erinnern.

Fig. 232.

Fig. 233.

Fig. 233. Kopf von *Sagitta bipunctata* in dorsaler Ansicht (nach O. Hertwig aus Lang). *g* Hirnganglion, *gh* Borsten, *sc* Schlundkommissur, *ro* Riechorgan mit Nerv, *r*, *au* Auge mit Nerv, *c* Borstenträger, *r* Riechnerv.

Fig. 232. *Sagitta hexaptera* (nach O. Hertwig), von der Bauchseite gesehen. *m* Mund, *d* Darm, *sc* Schlundkommissur, *bg* Bauchganglion, *fl*, *sfl* Flossen, *ov* Ovar, *ovd* Oviduct, *h* Hoden, *sl* Samenleiter, *s* Spermatozoen, *sb* Samenblase, *a* After, *dis* Scheidewand zwischen Rumpf- und Schwanzhöhle, *w* Scheidewand in letzterer.

Die Entwicklungsgeschichte der *Sagitten* ist nach zwei Richtungen hin von Bedeutung: 1. Der Urdarm wird durch zwei seitliche Falten in einen unpaaren mittleren und zwei paarige seitliche Räume zerlegt; ersterer ist der bleibende Darm, letztere sind die Anlagen der Leibeshöhle oder die Cölomdivertikel; die Leibeshöhle ist somit eine Ausstülpung der Darmhöhle (S. 145, Fig. 109). 2. Die Geschlechtsorgane lassen sich auf ein Paar Zellen im primitiven Entoblast zurückführen, die später in die Epithelauskleidung der Leibeshöhle gelangen. Jede Zelle teilt sich in eine vordere und hintere; da die vordere das Ovar, die hintere den Hoden liefert, so sind bei *Sagitta* die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen unzweifelhaft Abkömmlinge einer gemeinsamen Mutterzelle. — Die Arten der *Chätognathen* lassen sich wenigen Gattungen einreihen. *Sagitta hexaptera* d'Orb.

IV. Klasse.

Nemathelminthen, Rundwürmer.

Wie die *Plattwürmer*, so sind auch die *Rundwürmer* (*Nemathelminthen*) schon durch den Namen, der sich auf die faden- oder walzenförmige Körpergestalt bezieht, zur Genüge gekennzeichnet. Die Gestalt ist bedingt durch die Anwesenheit einer Leibeshöhle, in welche sämtliche Eingeweide so locker eingebettet sind, daß sie beim Spalten des Hautmuskelschlauches herausfallen. Da die Rundwürmer den Besitz einer Leibeshöhle mit den meisten *Anneliden* teilen, so muß zur Unterscheidung von letzteren noch ein negatives Merkmal hervorgehoben werden, der Mangel der Gliederung und demgemäß auch der Mangel der in regelmäßigen Abständen sich wiederholenden Einkerbungen, der Ringelungen des Körpers. Auch hat wahrscheinlich die Leibeshöhle wenigstens bei den *Nematoden* eine ganz andere Bedeutung als die der *Anneliden*, da kein Darmfaserblatt vorhanden ist, so daß das Cölom zwischen Mesoderm und Entoderm liegt (Pseudocöl). Zu den Nemathelminthen gehören nur zwei im Habitus einander sehr ähnliche, anatomisch aber gar nicht verwandte Ordnungen, von denen die eine, die Gruppe der *Nematoden*, bei weitem die wichtigere ist.

I. Ordnung. Nematoden, Fadenwürmer.

Gestalt.

Die *Nematoden* sind eine artenreiche Gruppe fadenförmiger, 0,001 bis 1,0 m langer Würmer, die durch die große Zahl bei Pflanzen, Tieren und Menschen weit verbreiteter, zum Teil äußerst gefährlicher Parasiten ein ganz hervorragendes Interesse besitzen. Die Oberfläche ihres Körpers wird von einer derben Cuticula gebildet, welche von der „Subcuticula“ ausgeschieden wird, einem von Fasern durchsetzten, ectodermalen Syncytium (Fig. 205). Auf dem Querschnitt gesehen, bildet die Subcuticula 4 Verdickungen, an denen unzweifelhaft das Mesoderm einen großen Anteil hat, 2 laterale (links und rechts) und 2 mediale (dorsal und ventral). Erstere schimmern deutlich durch die Cuticula als zwei Längsleisten, die Seitenlinien, hindurch; letztere sind schwach ausgeprägt und veranlassen die minder deutlichen Rücken- und Bauchlinien. In den Seitenlinien verlaufen die Exkretionsgefäße, gewöhnlich 2 aus einer einzigen Zelle bestehende Längskanäle, welche unweit des vorderen Endes durch einen Querkanal verbunden sind, der in der Bauchlinie durch einen unpaaren Porus excretorius nach außen

leitet. Auf den Seitenlinien liegen 2 oder mehr Riesenzellen, welche mit verästelten Ausläufern in die Leibeshöhle vorspringen und wohl auch exkretorische Funktion besitzen. Durch Seitenlinien, Rücken- und Bauchlinien wird die Muskulatur, welche auch hier nur aus Längsfasern besteht, in 4 Felder abgeteilt, ein dorsales und ventrales rechtes und ein dorsales und ventrales linkes. Die Bildung der Längsmuskelfasern geht vom parietalen Leibeshöhlenepithel aus, einer Schicht blasiger Zellen, welche durch ihre Größe die Leibeshöhle so einengen, daß kaum Platz genug für den Darm und die Geschlechtsorgane übrig bleibt; die Muskelzellen senden nach der dorsalen und ventralen Mittellinie Fortsätze aus, welche hier mit den Fasern der Längsnerven zusammenhängen. Ein viscerales Blatt des Mesoderms fehlt.

Der Darm beginnt mit der genau endständigen Mundöffnung und endet mit dem After, welcher vom hinteren Ende auf die Bauchseite verschoben ist. Diese Lagerung ist besonders auffällig, da sonst bei den *Würmern* umgekehrt der After terminal angebracht, die Mundöffnung dagegen durch den Kopflappen überwölbt und auf die Bauchseite verdrängt zu sein pflegt. Der an den Mund anschließende muskulöse, zum Säugen dienende und daher mit radialen Muskeln ausgerüstete Ösophagus schwillt an seinem Ende zu dem Pharyngealbulbus an und ist in ganzer Ausdehnung von einer Cuticula ausgekleidet. Von da bleibt sich gewöhnlich die Beschaffenheit des Darms bis in die Nähe des Afteres gleich (Fig. 234). Umfaßt wird der Anfang des Ösophagus von einem Nervenring, welcher nach vorn und rückwärts eine größere Zahl Längsnerven (besonders starke in Bauch- und Rückenlinie) abgibt. An verschiedenen Stellen des Nervenrings und im Verlauf des Bauchnerven, sowie im Umkreis des Enddarms liegen in Gruppen einige wenige riesige Ganglienzellen, ohne daß es jedoch wie sonst bei den *Würmern* zur Bildung typischer Ganglienknötchen käme. Als Sinnesorgane sind bekannt: a) Tastpapillen besonders im Umkreis von Mund- und Genitalöffnung, b) Augenflecke, aber nur bei wenigen freilebenden Formen.

Sehr einfach ist der Bau der Geschlechtsorgane der in der Regel getrenntgeschlechtlichen, nur ausnahmsweise hermaphroditen Tiere. Männchen und Weibchen sind, abgesehen von den Kopulationsorganen, daran leicht zu unterscheiden, daß die Geschlechtsorgane der ersteren von vorn und unten in den Enddarm münden, welcher hierdurch zur Kloake wird (Fig. 238c), während die Weibchen (Fig. 234) eine besondere Geschlechtsöffnung haben, die ventral zwischen Mund und After je nach den Arten bald mehr nach vorn, bald mehr nach hinten liegt. Im übrigen ähneln sich beide Geschlechter im Bau der Fortpflanzungsorgane. Beidesmal handelt es sich um lange, bei großer Fruchtbarkeit in vielen Windungen auf- und absteigende Röhren, deren blindes, in

Fig. 234. Anatomie einer jungen weiblichen *Ascaris* (zugrunde gelegt eine Zeichnung von Leuckart). *p* Pharynx, Geschlechtsdarm, *v* ventrale Linie, *s* Seitenlinien, *va* Vagina, *o* Ovar.

einen feinen Faden ausgezogenes Ende die Keimzellen liefert (Hoden, Ovar), während der Rest als Samenblase resp. Receptaculum seminis und Ausführweg dient. Beim Männchen ist die Genitalröhre stets einfach; beim Weibchen kann sie ebenfalls einfach sein, ist aber häufiger doppelt, wobei dann linke und rechte Röhre erst kurz vor der Mündung sich vereinigen (Fig. 234 *va*). Als Kopulationsorgane funktionieren beim Männchen am häufigsten Spicula, d. h. gekrümmte Stacheln, welche hinter dem Darm in einer Scheide eingeschlossen sind und durch die Kloakenspalte hervorgestoßen werden können; Retraktoren, welche sich an das hintere Ende der Spicula befestigen, ziehen sie in die Ruhelage wieder zurück. Dazu kommen ab und zu linke und rechte Klappen zum Festhalten des Weibchens, oder die Kloake ist, wie bei den *Trichinen*, vorstülzbar.

Entwick-
lung.

Da eine Begattung stattfindet, werden die Eier stets im Uterus des Weibchens befruchtet; sie werden dann sofort oder nach Ausbildung von Embryonen abgelegt. Manche *Nematoden*, wie die *Trichine*, sind sogar vivipar. Die Entwicklung wird in hohem Maße von der Lebensweise bestimmt. Freilebende Nematoden scheinen sich unter periodischen Häutungen, im übrigen aber ohne erhebliche Formveränderungen zu entwickeln. Bei parasitischen Formen kompliziert sich der Entwicklungsgang. Bei manchen *Anguilluliden*, welche uns erläutern, wie wohl freilebende Arten zu parasitischen geworden sein mögen, kommt es zu einem Generationswechsel (Heterogonie) zwischen einer hermaphroditen protandrischen (cf. S. 105), entoparasitischen und einer freilebenden getrenntgeschlechtlichen Generation. Die schon bei manchen dieser *Anguilluliden* angebaute zeitweilige Unterdrückung der freilebenden Generation führt bei *Strongylyden* dahin, daß die Nachkommen der parasitischen Generation zwar eine Zeitlang im Freien leben (Rhabditislarve), dann aber zum Parasitismus zurückkehren und nur eine Metamorphose erfahren, um geschlechtsreif zu werden. Noch mehr abgekürzt ist die Lebenszeit außerhalb des Wirts bei den bekannten *Ascariden*, insofern die Eier nach außen gelangen und kürzere oder längere Zeit außerhalb verweilen müssen, die Embryonen aber nur ausschlüpfen, wenn die Eier in den Wirt zurückversetzt werden. Schließlich gibt es Formen, welche, wie die *Trichine*, niemals mehr ins Freie geraten, deren Transport von Wohntier zu Wohntier durch Cysten Zustände vermittelt wird, welche auf passivem Weg durch Verfütterung verschleppt werden. Angebahnt wird diese rein parasitische Lebensweise durch Arten, deren im Wasser entwickelte rhabditisartige Larven in Zwischenwirte eindringen, um sich zu encystieren, wie z. B. die Larven von *Filaria medinensis* in *Cyclopiden*.

1. Familie. *Anguilluliden*. Kleine, fadenförmige *Nematoden*, meist mit doppelter Pharyngealanschwellung, welche im Schlamm oder in organischen Flüssigkeiten oder in Pflanzen, seltener in Tieren leben; Männchen mit zwei Spicula. *Anguillula aceti* O. Fr. M., Essigälchen, im Kleister und Essig als ein weißlicher, geschickt schwimmender, 2 mm langer Wurm. *Rhabditis nigrovenosa* (*Rhabdonema nigrovenosum*), noch nicht 1 mm lang, im Schlamm lebend, steht in Heterogonie mit einem zweiten Tier, welches in der Lunge des Frosches wohnt und wegen der Mundpapillen früher zu den *Ascariden* gestellt wurde. Die *Rhabditis* ist getrenntgeschlechtlich, die *Ascaris*form hermaphrodit. Sehr ähnlich ist der Entwicklungsgang des 1 mm großen *Strongyloides intestinalis* Bay. (*Rhabdonema strongyloides*

Leuck.), welcher ebenfalls in feuchter Erde, aber, wie es scheint, nur in wärmerem Klima lebt; seine Nachkommenschaft entwickelt sich im menschlichen Darm zu der 2 mm langen hermaphroditen, früher „*Anguillula intestinalis*“ genannten Form, deren Tochterlarven mit den Faeces den Darm verlassen, früher „*A. stercoralis*“ hießen und, im Freien geschlechtsreif werdend, die Intestinalisform erzeugen. In vielen Fällen scheint nun die freilebende Generation ganz ausfallen zu können, indem die nach außen gelangten Larven sich direkt in die Intestinalisform verwandeln, aber erst im Darm des Menschen ihre Geschlechtsreife erlangen. Der Parasit, früher nur aus den Tropen bekannt, ist in der letzten Zeit häufig in Norditalien und auch in Deutschland beobachtet worden; es scheint, als ob in den Tropen die Heterogonie, in gemäßigtem Klima die direkte Entwicklung (Ausfallen der freilebenden Generation) überwiege.

Zu den *Anguilluliden* gehören endlich zahlreiche Pflanzenparasiten: die kleinen, auf Pilzen schmarotzenden *Nematoden*, vor allem aber der *Tylenchus tritici* Neidh. und die *Heterodera Scharliti* Schmidt, von denen der erstere dem Weizen, der letztere den Rüben großen Schaden antut. Ihre rapide Vermehrung ist Ursache der Rüben- und Weizenmüdigkeit, der Erscheinung, daß Boden, welcher jahrelang hindurch ausschließlich mit einer dieser Pflanzen bestellt wurde, immer schlechtere Ernten liefert, weil immer mehr Pflanzen dem Parasiten erliegen. *Tylenchus devastatrix* Kühne befallt Roggen und Hyazinthen.

Fig. 235. *Ascaris lumbricoides* (aus Hatschek). a^1 dorsale, a^3 ventrale Ansicht des Kopfendes, a^2 Kopfende von oben betrachtet, a^4 Hinterende des Männchens; in Fig. a^3 ist noch die Mündung der Niere, in Fig. a^4 der Spicularapparat zu sehen.

2. Familie. *Ascariden*. Mundöffnung meist von drei Lippen (einer dorsalen, zwei ventralen) umstellt; Männchen mit zwei Spicula. Außer den zahlreichen *Ascariden*, welche man eingekapselt oder frei beweglich und geschlechtsreif in *Fischen* und anderen *Wirbeltieren* findet, gehören hierher die zwei verbreitetsten Parasiten des Menschen, der *Spulwurm* oder *Ascaris lumbricoides* und der *Spring- oder Madenwurm*, die *Oxyuris vermicularis*. Die auch bei Schweinen vorkommende *Ascaris lumbricoides* L. (Fig. 235) bewohnt den Dünndarm, öfters in enormen Mengen (Wurmknoten); ihren Namen hat sie der Ähnlichkeit mit dem Regenwurm zu verdanken, von dem sie sich jedoch durch den Mangel der Gliederung sofort unterscheidet. Auch ist der Spulwurm größer und schlanker, das Weibchen 20—25, selten sogar 40 cm, das Männchen nur 15—17, selten 25 cm lang. Die Tiere sind von enormer Fruchtbarkeit, indem das Weibchen ca. 64 Millionen Eier enthält. Die Eier sind leicht an ihrer Gestalt zu erkennen (Fig. 222 a); sie werden kurze Zeit nach der Befruchtung mit den Fäkalien aus dem Darm entleert, entwickeln sich aber ohne Zwischenwirt, wenn sie nach Verlauf von 2—3 Monaten, in welcher Zeit sich Embryonen gebildet haben, in den menschlichen Darm zurückgelangen. Eine ähnliche Entwicklungsweise gilt für *Oxyuris vermicularis* L., nur mit dem Unterschiede, daß die Eier bei der Geburt schon einen Embryo enthalten, weshalb sie nach kurzem Aufenthalt außerhalb des menschlichen Körpers schon infektiösfähig sind (Fig. 222 c). Das weibliche Tier lebt im Rectum, besonders bei Kindern und erzeugt beim Auswandern aus dem

After heftiges Jucken; das 1 cm lange Weibchen verlängert sich rückwärts in einen pfriemenförmigen Schwanz, der den Namen veranlaßt hat. Das Männchen ist etwa halb so groß. — Bekannte unschädliche Tierparasiten sind ferner die *A. megalcephala* Cloquet, *Oxyuris equi* Schrank, beide im Pferd, *A. mystax* Zed. in Hund und Katze, selten auch im Menschen; dagegen vernichtet *Heterakis maculosa* bei Tauben ganze Zuchten (Infektion direkt).

3. Familie. *Strongyliden* sind im männlichen Geschlecht leicht an der mit zwei Spicula ausgerüsteten Bursa zu erkennen, einer aus zwei flügelartigen Fortsätzen bestehenden Verbreiterung des hinteren Körperendes; häufig, aber nicht konstant, ist die Erweiterung des Anfangsdarmes zu einer von Papillen umstellten Mundkapsel.

Strongylus gigas Rud., 1 m lang, lebt im Nierenbecken des Wolfes, Hundes etc., äußerst selten des Menschen. — In der Lunge leben *Str. filaria* Rud. bei Schaf, Ziege, Gemse und anderen Wiederkäuern, 5–10 cm lang, *Str. micrurus* bei Kälbern, *Str. paradoxus* bei Schweinen, *Str. retortaeformis* Zed. und *Str. commutatus* Dies. bei Hasen, ersterer auch im Darm. Im Pferdedarm *Strongylus tetracanthus*, 1–1½ cm, bei massenhafter Infektion tödlich. — *Syngamus trachealis* Sieb., 1–2 cm, in der Trachea der Hühner und anderer Vögel, Männchen und Weibchen stets in Copula. — *Sclerostomum equinum* Müll. 2–5 cm, in Aorta und Darm des Pferdes. *Ankylostomum* (*Dochmius*) *duodenale* Dub. (Fig. 236), Weibchen etwas größer,

Fig. 236. Vorderes Ende von *Ankylostomum duodenale* in Seiten- und Rückenansicht. *m* Mundkapsel, *oe* Ösophagus, *v* ventrale Zähne, *p* dorsale Zähne des Mundrands, *di* untere Zähne, *s* seitliche Drüsen (im Anschluß an Looss).

Männchen etwas kleiner als 1 cm, lebt im Dünndarm des Menschen vom Gewebe der Schleimhaut, und erzeugt durch sein Saugen starke Blutverluste, was eine hochgradige Bleichsucht verursacht (*Chlorosis aegyptiaca*). Es besitzt eine geräumige Mundkapsel, deren Rand mit Zähnen zum Festhalten an der Darmschleimhaut, deren Grund mit zwei zahnartig zugespitzten Längsfalten bewaffnet ist. Die Eier entwickeln sich in Schlamm und feuchter

Erde zu kleinen rhabditisartigen Larven, welche zwei Häutungen durchmachen und auf zwei Wegen in den menschlichen Darm gelangen können, wo sie geschlechtsreif werden. Entweder bohren sich die im Wasser lebenden Larven aktiv in die Haut ein, oder sie werden, durch ihre zweite Larvenhaut wie von einer Cyste vor dem Vertrocknen geschützt, durch Verunreinigung der Nahrung in den Darm eingeführt. Die Krankheit tritt besonders bei Leuten auf, die gezwungen sind, in schlammigem Wasser zu arbeiten (Fellahs von Ägypten), oder die viel in feuchter Erde zu tun haben (Ziegel- und Erdarbeiter). Nachdem sie schon lange aus Italien, Ägypten und den Tropen bekannt war, trat sie bei den Arbeitern des Gotthardtunnels endemisch auf und hat sich seitdem auch in Deutschland in Bergwerken, wo die höhere Temperatur ihrer Vermehrung günstige Bedingungen bietet,

enorm verbreitet. — Beim Hund erzeugen perniciöse Anämie *A. trigonocephalum*, 9—20 mm, *A. stenocephalum*, 6—10 mm.

4. Familie. *Trichotracheliden*. Die *Trichotracheliden* verdanken ihren Namen „Haarhalse“ dem Umstande, daß ihr vorderes Körperende haarartig verlängert ist. Dasselbe umschließt eine Reihe großer Zellen, die wie Stücke einer Geldrolle hintereinandergereiht sind. In eine ventrale Rinne dieses Zellstranges ist der zu einem dünnen Faden ausgezogene Ösophagus eingebettet. Am längsten bekannt ist der Peitschenwurm, *Trichocephalus trichiurus* L. (*dispar* Rud.) des Menschen (Fig. 237). Das Weibchen 3—5 cm groß, das Männchen nur wenig kleiner. Hinterer Körperabschnitt sehr viel dicker als das peitschenschnurartige Vorderende. Letzteres wird korkzieherartig in die Darmschleimhaut eingebohrt oder zwischen die Schleimhautfalten eingelagert, hauptsächlich im Bereiche des Blinddarmes. Da der Wurm keine Beschwerden macht, ist seine Anwesenheit nur an den ovalen, mit den Fäkalien abgehenden Eiern zu erkennen (Fig. 222 d). Die Infektion wird direkt durch Import entwicklungsfähiger Eier herbeigeführt. Im Blinddarm von Wiederkäuern: *Trichocephalus affinis* Rud.

Die zweite *Trichotrachelide*, die *Trichinella* (*Trichina*) *spiralis* Owen (Fig. 238, 239), ist viel kleiner als der *Trichocephalus*, zugleich aber viel gefährlicher. Man unterscheidet zwei Zustände, die eingekapselte *Muskeltrichine* und die geschlechtsreife *Darmtrichine*. Erstere wurde, nachdem sie schon 2mal vorher (1828 und 1833) beobachtet worden war, auf Grund eines Materials, welches der Student der Medizin Paget auf dem Präpariersaal entdeckt hatte, 1835 von Owen beschrieben. Die *Darmtrichine* wurde sehr viel später durch Leuckart und Virchow aufgefunden, ihr Entwicklungsgang durch diese beiden Forscher und Zenker festgestellt; das Verdienst, ihre große Bedeutung für die Krankheitslehre aufgeklärt zu haben, gebührt dem letztgenannten Forscher und Virchow.

Die *Muskeltrichine* findet sich in den Muskeln von Schwein, Ratte, Maus, Mensch, Kaninchen, Meerschweinchen, Hund, seltener von Fuchs, Katze u. a. (nie bei Vögeln), eingeschlossen in einer ovalen, zitronenförmigen Kapsel, welche 0,4—0,6 mm lang ist und daher eben noch von einem geübten Beobachter mit bloßem Auge erkannt werden kann; etwas leichter zu

Fig. 237.

Fig. 239.

Fig. 237. *Trichocephalus trichiurus* (*dispar*). Männchen, mit dem vorderen Ende in die Darmschleimhaut eingelassen (aus Leuckart).

Fig. 238. Männchen von *Trichinella spiralis* (aus Hatschek). *c* Kloake, *h* Hoden, *z* Zellkörper, *n* Gegend des Nervenrings.

Fig. 239. Muskeltrichine (nach Leuckart).

Fig. 238.

sehen sind die Kapseln, wenn sie verkreiden und, mit kohlensaurem Kalk imprägniert, eine weißliche Farbe annehmen. Zum sicheren Nachweis bedarfes der Untersuchung zerzupfter Fleischstücke mittels des Mikroskopes, wenn auch nur mit schwachen Vergrößerungen. In der Kapsel liegt der ca. 1 mm lange Wurm in spiralen Windungen aufgerollt, zunächst noch nicht geschlechtsreif, wenn auch mit der Anlage der Geschlechtsorgane versehen. Zur Erlangung der Geschlechtsreife muß die Trichine in den Darm eines neuen Wirts transportiert werden; wenn z. B. ein Mensch trichinöses Schweinefleisch verzehrt, so werden die Trichinen durch die Einwirkung des das Schweinefleisch und die Kapsel lösenden Magensaftes befreit; sie gelangen in den Dünndarm und werden innerhalb weniger Tage geschlechtsreif; das Weibchen (3—4 mm lang, das Männchen 1,5 mm) dringt in die oberflächlichste Schicht der Darmzotten ein und gebiert im Laufe von ca. 5 Wochen über 1500 lebendige Junge. Nach Ablage der jungen Brut sterben die Muttertrichinen ca. 6—7 Wochen nach der Infektion ab. Die jungen, 0,1 mm großen Larven dringen dagegen in die Lymphgefäße des Darms ein, gelangen durch den Ductus thoracicus in die Blutgefäße und wandern von den Capillaren in die Muskeln, besonders in solche, die stark benutzt werden und daher stark von Blut durchströmt sind: Zwerchfell, Augenmuskeln, Halsmuskulatur. Am Orte der Bestimmung angelangt, bohren sich die Tiere in die Sarcolemmschläuche ein, bedingen einen Zerfall der Muskelsubstanz und nähren sich vom Detritus, bis sie eine gewisse Größe erreicht haben und vom Wirt abgekapselt werden. Die Wanderungen der jungen Trichinen fallen hauptsächlich in die zweite bis vierte Woche, dauern aber mit abnehmender Intensität bis in die sechste Woche nach der Infektion, die Encystierung erfolgt im Verlaufe des dritten Monats. Die Krankheitssymptome gehen zunächst von dem stark gereizten Darm aus; später tritt die Entzündung der Muskeln in den Vordergrund.

5. Familie. Die *Filariden* sind *Nematoden* von sehr langgestreckter, fadenartiger Gestalt; ihr bekanntester Vertreter ist *Filaria* (*Draunculus*) *medinensis* L., ein im weiblichen Geschlecht fast 1 m langer Wurm, welcher die Dicke einer starken Baßsaite besitzt und eine schon den Griechen als *Dracontiasis* bekannte Krankheit verursacht. Das Männchen soll nur 4 cm groß sein. In der Haut bilden sich Beulen, welche aufplatzen und zu Geschwüren werden, auf deren Grund aufgerollt der Wurm liegt. Die Embryonen werden durch Platzen des Muttertiers frei, müssen ins Wasser gelangen und dringen hier in kleine *Crustaceen* der Gattung *Cyclops* ein. Der Mensch erkrankt wahrscheinlich, indem er mit dem Trinkwasser die Parasitenträger verschluckt. Der Medinawurm ist am längsten aus dem Orient bekannt; er findet sich weit verbreitet in den Tropen (Asien, Afrika, in der Neuzeit auch nach Amerika verschleppt).

Eine zweite tropische Filaride ist die in Lymphdrüsen wohnende, 8—15 cm lange *Filaria sanguinis hominis* Lewis (*Filaria Bankrofti* Cobbold), so genannt, weil sie ihre Brut in die Blutgefäße des Menschen absetzt, so daß das Blut dann von ca. 140 000 (nach anderweitigen Schätzungen 30 Millionen) 0,3 mm großen Würmern wimmelt. Diese wandern öfters durch die Nieren aus, heftige Beschwerden (Milch- und Blutharn) veranlassend. Die Verbreitung der Krankheit erfolgt wie bei der *F. immitis* des Hundes durch Moskitos. — Weitere *Filariden* des Menschen sind: *F. lentis* Dies. aus der Linse, *F. loa* Gujot aus der Conjunctiva, *F. labialis* Pane aus der Mundschleimhaut, etc. Von Tierparasiten seien genannt *Filaria equina* Gmd. im Peritoneum des Pferdes, *F. haemorrhagia* Raill.

(ähnlich dem *Dracunculus*) in der Haut des Pferdes, *F. immitis* Leidy im Herz des Hundes, Larven im Blut.

Anhang. *Gordiiden* und *Mermithiden* sind langgestreckte Würmer, die in ihrer Gestalt an die *Filariden* erinnern, sich aber durch ihren Bau und ihre Lebensweise wesentlich von ihnen sowie von allen übrigen *Nematoden* unterscheiden. Sie schmarotzen in der Leibeshöhle von Insekten und verlassen dieselben bei feuchtem Wetter, um im Wasser ihre Eier abzusetzen. *Gordius aquaticus* Duj., *Mermis nigrescens* Duj. Das zeitweilig massenhafte Auftreten der letzteren nach schweren Regengüssen hat zur Sage vom Wurmregen Veranlassung gegeben.

II. Ordnung. Acanthocephalen, Kratzer.

Die Arten der *Acanthocephalen*, lange Zeit der einzigen Gattung *Echinorhynchus* eingeordnet (Fig. 240), leben im Darm von Wirbeltieren, so z. B. *E. (Gigantorhynchus) gigas* Goeze im Darm des Schweins, *E. proteus* Westr. in Fischen, äußerst selten *E. hominis* Lambl im Darm des Menschen. Sie gleichen den Ascariden in ihrer Erscheinung, unterscheiden sich aber leicht von ihnen durch die Anwesenheit des Rüssels, eines Zapfens, welcher durch Retractoren eingestülpt und zurückgezogen und durch Kontraktion einer muskulösen Scheide ausgestülpt werden kann. Der Rüssel bohrt sich in die Darmwand ein und ist zum Festhalten mit Widerhaken besetzt, die in Quer- und Längsreihen stehen. In der inneren Anatomie sind wichtige Unterschiede zu den *Nematoden* der gänzliche Mangel des Darms, der eigenartige Bau der Geschlechtsorgane und ein im Hautmuskelschlauch liegendes geschlossenes, wahrscheinlich zur Ernährung dienendes Gefäßnetz, welches sich auf zwei neben der Rüsselscheide gelegene Anschwellungen, die Lemniskcn, ausdehnt; zwischen den Lemniskcn und mitten auf dem Rüssel liegt das unpaare Ganglion. Zu ihrer Entwicklung bedürfen die Echinorhynchen eines Zwischenwirts; man findet ihre mit einem vorderen Hakenkranz versehenen Larven in *Arthropoden*, die des *E. proteus* in *Crustaceen* (Wasserasseln, Flohkrebseu), die des *E. gigas* in *Insekten* (Maikäfern).

Über die Bildung des Geschlechtsapparates sei folgendes bemerkt: Die Tiere sind getrenntgeschlechtlich. Die Männchen (Fig. 240) besitzen paarige Hoden und paarige Samenleiter, die in einen unpaaren Abschnitt des Geschlechtsapparates münden: letzterer kann als ein glockenförmig gestalteter Penis bei der Begattung ausgestülpt werden. Beim Weibchen lösen sich die Ovarien frühzeitig in zahlreiche Gruppen von Eizellen auf, welche meist frei in der Leibeshöhle herumflotieren. Die reifen Eier werden auf höchst merkwürdige Weise nach außen befördert: es existiert ein muskulöser Uterus, der mittelst zweier enger Kanäle mit der nach

Fig. 240. *Echinorhynchus angustatus*. Männchen (aus Hatschek). *r* Rüssel mit Haken, *rs* Rüsselscheide, *m¹ m²* Retractoren des Rüssels und der Rüsselscheide, *g* Ganglion, *lig* Ligament, *t* Hoden, *vd* Vas deferens, *dr* Drüsen, *dc* Samenblase, *p* Penis, *b* Beutel des Penis, *l* Lemniskcn.

außen mündenden Scheide zusammenhängt; der Uterus nimmt ohne Wahl reife befruchtete und unreife Eier mit Hilfe einer weiten Mündung am oberen Ende (Uterusglocke) auf. Nur die langgestreckten, mit einer Schale versehenen, Embryonen enthaltenden Eier vermögen die engen Kanäle zu passieren und so in die Scheide und weiterhin nach außen zu gelangen; die unreifen, rundlichen Eier werden durch eine untere Öffnung in die Leibeshöhle zurückbefördert. Neben dem Geschlechtsapparat münden bei *E. gigas* Exkretionsorgane vom Baue der Wassergefäße der *Plattwürmer* (Protonephridien).

V. Klasse.

Anneliden, Ringelwürmer.

Im Stamm der Würmer nehmen die *Anneliden* oder *Ringelwürmer* die höchste Stufe ein, sie führen die bei den *Chätognathen* angebahnte Organisation zu höherer Vollendung. Die dort nur durch die Dreiteilung der Leibeshöhle ausgedrückte Gliederung des Körpers gewinnt bei ihnen Einfluß auf die äußere Erscheinung — Ringelung oder äußere Gliederung des Körpers — und auf die Anordnung der wichtigsten Organsysteme — metamere Anordnung der Exkretionsorgane, des Nervensystems, des Blutgefäßsystems: innere Gliederung. Dazu kommt die außerordentliche Vermehrung der Zahl der Segmente, welche weit über hundert betragen kann. Zur epithelialen Längsmuskulatur gesellt sich eine äußere Schicht mesenchymatöser Ringmuskeln. Wir können somit die Anneliden definieren als Würmer mit Leibeshöhle und mit äußerer und innerer Gliederung. Voll und ganz paßt diese Definition jedoch nur auf einen Teil der hier zu besprechenden Formen, auf die *Chätopoden* und die denselben nahestehenden *Archianneliden* oder *Uranneliden*. Bei anderen Formen fehlt eines der beiden wichtigen Merkmale, bei den *Gephyreen* fehlt die Gliederung, bei den *Hirudineen* meistens die Leibeshöhle. Wenn wir trotzdem beide Unterklassen zu den *Anneliden* rechnen, so geschieht es, weil wichtige anatomische und entwicklungsgeschichtliche Merkmale es mindestens in hohem Grad wahrscheinlich machen, daß *Hirudineen* und *Gephyreen* von typischen *Anneliden* abstammen und die fehlenden Merkmale — die *Hirudineen* die geräumige Leibeshöhle, die *Gephyreen* die Gliederung — früher besessen und durch Rückbildung verloren haben.

I. Unterklasse.

Chätopoden, Borstenwürmer.

Gestalt.

Als Leibeshöhlenwürmer teilen die *Chätopoden* mit den *Nematoden* die rundliche, auf dem Querschnitt annähernd einen Kreis ergebende Körpergestalt; sie unterscheiden sich von ihnen sofort durch ihre Gliederung. Tiefe, ringförmige Kerben markieren äußerlich die Grenzen der Segmente (Fig. 241); innerlich zerfällt die Leibeshöhle meistens durch die Septen, zarte, schleierartige Membranen, die vom Hautmuskelschlauch an den Darm treten, in ebensoviel Kammern, als Metameren vorhanden sind (Fig. 242 d). Auch der Darm kann zur äußeren Unterscheidung dienen; derselbe ist zwar je nach der Ernährungsweise bei den einzelnen Tieren sehr verschieden, zeigt aber das konstante Merkmal, daß der After genau terminal am hinteren Ende

liegt, während die Mundöffnung ventral verschoben und von einem ansehnlichen Kopflappen (Prostomium) überdacht ist.

Unter dem Einfluß der Gliederung stehen nun weiter fast sämtliche übrige Organsysteme: das Nervensystem, die Blutgefäße und die Exkretionsorgane. Das Nervensystem ist ein typisches Strickleiternnervensystem; es beginnt mit den im Kopflappen liegenden oberen Schlundganglien; dann lenken die Schlundkommissuren auf die Bauchseite über, um das Bauchmark zu bilden, welches fast aus ebenso vielen, durch Längskommissuren verbundenen Ganglienpaaren besteht, als Segmente vorhanden sind. Diese gleichförmige Anordnung des Nervensystems ist von besonderem Interesse, indem in ihr am deutlichsten ein Grundzug der Annelidengliederung zutage tritt, durch den sich die *Ringwürmer* wesentlich von den ebenfalls gegliederten *Wirbeltieren* und den meisten *Arthropoden* unterscheiden. Die Segmentierung ist eine homonome, indem es nur in untergeordnetem Maße zu einer verschiedenartigen Entwicklung, einer Arbeitsteilung, der Metameren gekommen ist. — Im Kopflappen liegen stets Tastapparate und meistens auch Augen (Fig. 80, 81), die jedoch nur bei einigen marinen Formen eine höhere Ausbildung (Linse, Glaskörper, Retina) erfahren; Statocysten sind selten, weit verbreitet dagegen, wenn auch nicht in allen Abteilungen beobachtet: die Nackenorgane, wimpernde Stellen am Kopf (Geruchsorgane?), die becherförmigen Organe am Kopf und Rumpf (Geschmacksorgane) und endlich die Seitenorgane, Sinnesapparate, die durch ihre segmentale Anordnung ausgezeichnet sind.

Fig. 241. Seitliche Ansicht des Regenwurms und vorderes Ende desselben, stärker vergrößert und von unten betrachtet. 1 erstes Segment mit Mund und Kopflappen, 15 fünfzehntes Segment mit männlicher Geschlechtsöffnung, 33—37 Clitellum (nach Vogt und Yung).

Fig. 242. Vorderes Ende von *Nais elinguis*. *h* Hirn (oberes Schlundganglion), durch die Schlundkommissur mit dem Bauchmark (*n* Strickleiternnervensystem) verbunden, *dg* kontraktile dorsaler, *vg* ventraler Blutgefäßstamm, *m* Muskelschicht der Haut, *db* dorsale, *vb* ventrale Borsten, *d* Dissepimente oder Septen, *k* Kopflappen, *o* Mundöffnung.

Von Blutgefäßen (Fig. 242—244) sind am verbreitetsten zwei Hauptstämmen, die häufig, wie z. B. bei den *Regenwürmern*, von Hämoglobin rotgefärbtes Blut führen. Der eine Stamm, der dorsale, liegt auf dem Darm, der andere, der ventrale, in einiger Entfernung unter

Blutgefäßsystem.

demselben. Beide hängen durch linke und rechte Anastomosen zusammen, die sich segmentweise regelmäßig wiederholen, oft auch durch einen in der Darmwand gelegenen Sinus. Das Blut strömt im dorsalen Stamm von hinten nach vorn, im ventralen in umgekehrter Richtung; es wird von kontraktilem Abschnitten der Blutbahn getrieben, und zwar pulsiert gewöhnlich der dorsale Gefäßstamm, seltener, wie bei den *Regenwürmern*, einige besonders kräftige Anastomosen im vorderen Rumpf, die „Herzen“ (Fig. 243 c). Von den Hauptstämmen gehen reichliche Verästelungen aus. Ausnahmsweise fehlen Blutgefäße und zirkuliert das Blut in der Leibeshöhle (*Capitelliden*).

Die Exkretionsorgane (Fig. 245) oder Nephridien der *Chätopoden* haben von ihrer Anordnung den Namen „Segmental-

Fig. 243. *Pontodrilus Marionis*, vorderes Körperteil, vom Rücken geöffnet (nach Perrier). *ph* Pharynx mit Rückziehmuskeln (*l*), *oe* Ösophagus, *gc* Hirnganglion, *si* Pharynxganglion, *co* Schlundring, *b* Bauchmark, *dg*, *lg*, *vg* dorsale, laterale, ventrale Gefäßstämme, *a* Anastomosen derselben, *c* Herzen, *ds* Dissepimente, *vd* Vas deferens mit Flimmertrichtern (*pt*), *o* Ovarien, *p* Receptacula seminis, *s* Segmentalorgane.

organe“ erhalten, da sie paarweise in jedem Segment auftreten; jedes Organ gehört, streng genommen, zwei Segmenten an: es beginnt gewöhnlich in einem vorderen Segment mit dem Wimpertrichter, durchbohrt das Dissepiment und mündet nach komplizierten Windungen in dem folgenden nach außen (Fig. 68). Die in der Regel von Flimmer-

Fig. 244. Schematischer Querschnitt durch eine *Nereis* (nach Beddard), auf der linken Seite ist das Blutgefäßsystem, rechts die Borsten, Nerven und Segmentalorgane dargestellt. *ac* Aciculum, *bv* Gefäßnetz, *ch* Borsten, *chl* Lappen der Borstenfollikel, *cilorg* Wimperorgan, *cir* Ringmuskeln, *coe* Cölon, *d.cir* dorsaler Cirrus, *d.long* dorsale Längsmuskeln, *dve* dorsales Blutgefäß, *ep* Epidermis, *int* Darm, *int.cap* Darmgefäße, *m.ch* Borstenmuskeln, *Nc* Bauchmark, *ner*, *n.cir* Nerven, *neph* Nephridium, *nrp* ventrales Parapodium, *nrp.lig.*, *ntp.lig.* die zugehörigen Lappen, *obl* schräge Muskeln, *pv* periphere Blutgefäße, *v.cir* ventraler Cirrus, *v.long* ventrale Längsmuskeln, *v.ve* ventrales Blutgefäß.

epithel ausgekleideten Kanäle dienen meist auch zum Ausleiten der Geschlechtsprodukte, welche bei allen *Chätopoden* im Epithel der Leibeshöhle entstehen.

Die Segmentalorgane der *Anneliden* scheinen aus Protonephridien (Fig. 245 I, II) dadurch hervorgegangen zu sein, daß dieselben durch Ausbildung von Nephrostomen mit der Leibeshöhle in Verbindung traten (III, IV). Bei vielen Formen sind sie noch einfache oder verästelte, gegen die Leibeshöhle geschlossene Kanäle, bedeckt mit „Solenocyten“, großen Zellen, welche in feine Röhrrchen ausgezogen sind und mit denselben in das blinde Ende der Nierenkanälchen münden. Im Röhrrchen schwingt eine lange Geißel (Fig. 67, S. 102). Mit Entwicklung der Nephrostome schwinden in der Regel die Solenocyten und die verästelte Beschaffenheit der Nierenkanäle. Die Beziehungen der Nieren zu den Geschlechtsprodukten scheinen sekundärer Natur zu sein und werden durch

Fig. 245. Verschiedenes Verhalten der Nieren und Geschlechtswege bei *Chätopoden* (nach Goodrich). I und III Geschlechtssäcke (*g*) (Wimperorgane) leiten die Geschlechtsprodukte (*ei*) direkt nach außen, II und IV Geschlechtssäcke münden in die Nierenkanäle. Die Nierenkanäle haben den Charakter von verästelten, mit Solenocyten bedeckten Protonephridien (I und II) oder sie sind Nephridien (III und IV), d. h. sie sind mittelst eines Nephrostoms mit der Leibeshöhle in Verbindung getreten. I hypothetische Ausgangsform, II *Phyllodociden* und *Goniaden*, III *Dasybranchus*, IV *Sylliden*, *Spioniden* etc.

mächtige Wimperorgane (wimpernde Gruben des Peritonealepithels) vermittelt. Es ergeben sich hierbei drei Möglichkeiten: 1. Die Geschlechtsprodukte werden durch Platten der Körperwand nach außen entleert: die Wimperorgane sind „phagocytaire“ Organe. 2. Die Wimperorgane öffnen sich zur Zeit der Geschlechtsreife direkt nach außen und entleeren die Geschlechtsprodukte (I und III). 3. Sie verbinden sich mit den Nierenkanälchen, gleichgültig, ob dieselben den Bau von Nephridien (IV) oder Protonephridien (II) besitzen, wodurch die Segmentalorgane zu Geschlechtswegen werden. Das zweite Verhalten erklärt, wie es kommt, daß in den Genitalsegmenten vieler *Oligochäten* Geschlechtstrichter und Segmentalorgane nebeneinander vorkommen. — Bei *Oligochäten* findet man weitere Modifikationen der Nephridien: Einmündung in Anfangs- und Enddarm, Umbildung der Kanäle zu einem Netz, welches in jedem Segment viele Ausmündungen nach außen besitzt (*Megascoleciden*).

Die Entwicklung ist bei den marinen Anneliden eine Metamorphose, bei welcher pelagische Larven auftreten, die sich trotz Mannigfaltigkeit ihres Aussehens auf die Lovensche Larve, die schon früher besprochene „Trochophora“ (vergl. Fig. 207) zurückführen lassen. Die Unterschiede beruhen vornehmlich auf Modifikationen

Metamor-
phose.

des Wimperapparates, entweder auf einer Vermehrung der ringförmigen Wimperschnüre (polytroche Larven) oder auf einer Verlagerung derselben in die Mitte oder an die Enden des Körpers (mesotroche und telotroche Larven). Bei der Umbildung der Larve wächst ihr hinteres Ende (Fig. 246) zu dem wie eine Knospe aussehenden gegliederten Wurm aus. In demselben entwickelt sich ein neues Mesoderm in der Form von linken und rechten Mesodermstreifen, welche sich von vorn nach hinten in die Ursegmente gliedern. Jedes Ursegment höhlt sich zu einer Cölokkammer aus. Indem linke und rechte Cölokkammern den Darm umwachsen, liefern sie ihm das Darmfaserblatt, der Haut das Hautfaserblatt und stoßen dorsal und ventral zu Mesenterien zusammen, welche aber häufig nicht erhalten bleiben. Bei manchen Arten schwinden auch die die einzelnen Cölokkammern voneinander trennenden Septen. Wie die Mesoblaststreifen entstehen auch die Segmentalorgane (Nephridien) neu, unabhängig von den Protonephridien der Larve, welche Kopfnieren heißen, da ein Teil der Larve zur Bildung des Kopflappens des Wurms verwandt wird. Der betreffende Teil besteht

vornehmlich nur aus der Scheitelplatte, während der Hauptteil der Larve (Wimperkranz und angrenzende Zone, ja ein großer Teil des Larvenmagens) rückgebildet oder abgeworfen wird.

Fig. 246. A Larve des *Polygordius*, B beginnende Umwandlung in den gegliederten Wurm (nach Hatschek). a After, mes gegliedertes Mesoderm, kn Kopfniere.

Fig. 247. Knospung von *Myrianida* (nach Milne-Edwards aus Hatschek). Die Aufeinanderfolge der Buchstaben bezeichnet das Alter der Tiere.

Die Land- und Süßwasseranneliden entwickeln sich zwar direkt, besitzen aber als Embryonen noch Hinweise auf ein früheres Larvenleben, indem der Kopflappen sehr ansehnlich ist und auch vorübergehend eine Kopfniere enthält. Man kann daraus schließen, daß die Tiere früher ebenfalls eine Metamorphose besessen haben. Aus der Ähnlichkeit der Trochophora mit Rotatorien schließt man ferner, daß die Anneliden von rotatorienartigen Urformen abstammen, indem das hintere Ende unter Neubildung

der Leibeshöhle, der Nephridien, des Bauchmarks und der Blutgefäße zum gegliederten Wurme auswuchs.

Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung besteht bei manchen Süßwasser- und Meeresformen noch die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Vermehrung, welche durch die Homonomie der Körpergliederung ermöglicht wird. Durch lebhaftes Wachstum am hinteren Ende, sowie im Bereiche einer vor dem hinteren Ende gelegenen Knospungszone werden zahlreiche Segmente gebildet, welche sich gruppenweise als junge Tiere von der Mutter abschnüren (Fig. 247). Bei lebhafter Knospung können die Neubildungen rascher verlaufen, als es zur Ablösung kommt, wodurch dann vorübergehend Stöcke hintereinander gereihter Individuen oder durch laterale Knospung am hinteren Ende sogar verästelte Stöcke entstehen (*Syllis ramosa*, *Trypanosyllis gemmipara*).

Vermöge der Kombination geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzungsweisen kann es zu einem typischen Generationswechsel kommen, auf dessen Entstehungsweise folgende Beobachtungen Licht werfen. Bei vielen sich noch ausschließlich geschlechtlich fortpflanzenden *Polychäten* erfährt die geschlechtslose (atoke), wenig bewegliche Jugendform bei der Geschlechtsreife eine Umwandlung in ein wie eine andere Art aussehendes (epitokes), lebhaft bewegliches Geschlechtstier, indem die hinteren, die Geschlechtsorgane erzeugenden Segmente behufs größerer Beweglichkeit besonders starke Borsten und Parapodien erzeugen. So verwandeln sich viele *Nereis*-Arten in *Heteronereis*-Arten. Bei anderen *Polychäten* lösen sich die hinteren Geschlechtssegmente (epitoker Teil) vom vorderen geschlechtslosen Ende (dem atoken Teil) los und schwimmen selbständig herum, während der atoke Rest immer neue Geschlechtssegmente produziert. Die auf den Corallenbänken der Samoa-Inseln einheimische *Eunice viridis* erzeugt auf diese Weise den zeitweilig in kolossalen Massen auftretenden, den Samoanern als Nahrung dienenden „Palolowurm“. Bei dritten Arten regeneriert der epitoke Abschnitt nach der Ablösung das Kopfsegment und wird dadurch zu einer vollkommen selbständigen Generation. Ein derartiger Generationswechsel besteht zwischen vielen *Sylliden* und den dazugehörigen *Heterosyllis*-Formen. Die größte Komplikation herrscht endlich bei den *Autolytiden*. Hier gewinnt die Ablösung der epitoken Strecke den Charakter der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, indem nicht nur der Kopf vor der Ablösung regeneriert, sondern auch eine ganze Reihe hintereinander gereihter Individuen gebildet wird (Fig. 247). Gleichzeitig kann es zu einem geschlechtlichen Dimorphismus kommen. So wurden die von der atoken *Myrianida fasciata* erzeugten Individuen der männlichen Ketten lange Zeit unter dem Namen „*Polybostrichus*“, die der weiblichen unter dem Namen „*Saconereis*“ als verschiedene Arten beschrieben. — Wie die geschilderten Vermehrungsweisen, so erklärt sich aus der Homonomie des Annelidenkörpers auch die große Regenerationsfähigkeit der Tiere bei Verstümmelungen. Wenn man gewisse *Lumbriciden* durchschneidet, bleiben beide Teile am Leben und ergänzen die verloren gegangenen Abschnitte, weil die anatomisch sehr gleichartigen Segmente vorübergehend für einander eintreten können.

Wir haben bisher ein wichtiges Merkmal der Gruppe, welches sogar den Namen veranlaßt hat, noch nicht berücksichtigt, die Borsten oder Chaetae. Dieselben entwickeln sich in besonderen Follikeln

Haut-
borsten.

einzelnen oder zu mehreren vereint und bilden Büschel, von denen es in jedem Körpersegment gewöhnlich vier gibt; zwei liegen links und rechts dorsal oder lateral, zwei weitere ebenso ventral. Jeder Follikel ist ein von Epithel ausgekleidetes und auf der Haut mündendes Säckchen, an dessen Grund jede Borste von einer besonderen Zelle ausgeschieden wird (Fig. 248). Die entwickelten Borsten ragen aus dem Follikel hervor und können durch besondere Muskeln, welche sich an den Grund des Follikels befestigen, hervorgestoßen, zurückgezogen und umgelegt werden; sie sind kleine, zur Fortbewegung dienende Hebel. Ihre Zahl und Befestigungsweise ist verschieden und gibt Veranlassung zur Unterscheidung von *Polychäten* und *Oligochäten*.

Fig. 248. Querschnitt durch Körperwand und Borstenfollikel eines *Oligochäten* (aus Hatschek nach Vejdovsky). *e* Epithel mit Cuticula, *rm* Ringmuskeln, *lm* Längsmuskeln, *b₁* Borstenfollikel, *mm* dessen Muskeln, *b₂* Ersatzfollikel mit Ersatzborste, an deren Basis noch die Bildungszelle zu sehen ist.

I. Ordnung. *Polychäten*.

Die *Polychäten* haben ihren Namen zwar von der großen Zahl und der mannigfachen Gestalt der um eine starke Stützborste (*Aciculum*) zu einem Bündel vereinten Borsten erhalten; wichtiger ist jedoch der Umstand, daß jedes Borstenbündel von einem Höcker der Körperoberfläche, einem *Parapodium* (Fig. 244, 250 B) getragen wird. Entweder gibt es jederseits dorsale und ventrale Parapodien, oder die beiden Borstenbündel einer Seite entspringen an einem gemeinsamen, allerdings dann zweiflügeligen Parapodium. Die Parapodien sind Fußstummeln und somit die ersten Anfänge echter Extremitäten; immerhin sind sie noch von den Extremitäten der *Arthropoden* wesentlich unterschieden, indem sie weder vom Körper abgegliedert, noch auch selbst wieder gegliedert sind. Auch sonst ist die Haut der *Polychäten* höher entwickelt als die der *Oligochäten*, indem sie mannigfach geformte Anhänge trägt, welche man nach ihrer Gestalt, Funktion und Lage als Cirren, Elytren, Kiemen etc., am Kopf als Palpen und Tentakeln unterscheidet. Die Cirren sind lange, von den Parapodien entspringende Fäden, welche wie die auf das Kopfsegment beschränkten Palpen zum Tasten dienen (Fig. 249); die Elytren sind dünne Lamellen, welche sich dachziegelartig decken und ein schützendes Kleid über dem Rücken erzeugen (Fig. 249).

Fast alle *Polychäten* sind getrenntgeschlechtlich und besitzen eine mehr oder minder ausgesprochene Metamorphose; sie sind Meeresbewohner mit Ausnahme weniger, dem Süßwasser angepaßter Arten. Nach ihrer Lebensweise werden sie in festsitzende und freibewegliche Formen eingeteilt. Erstere leben von pflanzlicher Kost, bauen sich meist Röhren aus einer organischen, lederartigen Substanz, die dazu noch mit Fremdkörpern inkrustiert oder mit Kalk imprägniert sein kann, und ragen aus

der Röhrenmündung mit den vordersten Segmenten hervor; letztere scheiden zwar auch öfters Gallerthüllen aus, in die sie sich zurückziehen können, verlieren aber ihre Bewegungsfähigkeit nicht und verlassen zeitweilig ihre Schlupfwinkel, um geschickt herumzuschwimmen und als gefährliche Räuber auf andere Tiere Jagd zu machen. Beide Gruppen unterscheiden sich infolge ihrer Lebensweise auch im Bau. Bei den freischwimmenden sind Kopfende und Rumpf wenig verschieden; der Schlunddarm kann als Rüssel hervorgestoßen werden und zeigt dann meist eine der räuberischen Lebensweise entsprechende Bewaffnung mit kräftigen Kiefern (Fig. 250 A). Bei den festsitzenden Formen fehlt die Schlundbewaffnung, dagegen ist ein großer Unterschied zwischen den vorderen und hinteren Körpersegmenten vorhanden; an letzteren sind die Körperanhänge meist schwach entwickelt, so daß der Körper Ähnlichkeit mit dem Körper eines *Oligochäten* erhält; dafür ist gewöhnlich der Kopf und der Anfangsteil des Rumpfes (Thorax) mit reichlichen, zum Atmen und zum Herbeistrudeln der Nahrung dienenden Anhängen, den Kiemen und Tentakeln (Fig. 61, S. 95), ausgerüstet; die

Fig. 249.

Fig. 250.

Fig. 249. Kopfende von *Polynoë spinifera* (nach Ehlers). Rücken ganz mit Elytren bedeckt, darunter schauen Cirren und Parapodien hervor.

Fig. 250. A Kopf von *Nereis versipedata* mit ausgestülptem Schlundkopf (nach Ehlers). *k* Kiefer, *t* Tentakeln, *p* Palpen, *l* Kopflappen mit 4 Augen, *c* Kopfcirren, *f* Parapodien, B ein Parapodienpaar, vergrößert.

unter gewöhnlichen Verhältnissen wie ein Federbusch ausgebreitete Tentakelkrone wird blitzschnell bei Beunruhigung in die Röhre zurückgezogen. Die hervorgehobenen Unterschiede werden systematisch benutzt zur Bildung der beiden nicht scharf auseinander zu haltenden Gruppen *Errantien* und *Tubicolen*.

I. Unterordnung. Die *Errantien* sind räuberische Formen mit starker Kieferbewaffnung des Schlundes; die großen *Euniciden*, welche in manchen Arten eine Länge von ca. 1 m erreichen, können selbst Fische angreifen. *Halla Parthenopeia* O. Costa. Die *Alciopiden* sind pelagische Räuber, durchsichtig wie alle pelagischen Tiere, mit großen, hochorganisierten Augen (Fig. 81), *Alciopae Cantrainii* Clap. Die *Polynoiden* sind Bewohner des Meeresgrundes, gedrungene Tiere mit einer Rückendecke von Elytren; die bekannteste Form ist die Seemaus, die *Aphrodite aculeata* L., ausgezeichnet durch seidenglänzende und metallisch schillernde Borsten; *Polynoë spinifera* Ehl. (Fig. 249).

II. Unterordnung. Die *Tubicolen* oder *Sedentarien* (*Cryptocephala*) können ihren Platz nicht beliebig verändern, da sie in einer festgewachsenen Röhre

stecken. Die Röhre ist rein membranös bei den *Sabelliden* (*Spirographis Spallanzani* Viv.), bei den *Serpuliden* verkalkt und oft mit einem Deckel verschließbar (*Serpula norvegica* Gunn., *Spirorbis spirillum* L., Röhre schneckenhausförmig). Aus der Röhre kann der Wurm zwar herauswandern, er tut es aber nur, um ungünstigen Lebensbedingungen zu entgehen, meist kurz vor dem Absterben; gewöhnlich kommt vom Tier nur das vordere Ende mit der Tentakelkrone zum Vorschein (Fig. 61). Von den typischen *Tubicolen* weichen wesentlich die im Sand bohrenden, von den Fischern als Köder benutzten *Arenicoliden* (*Arenicola marina* L.) und die aus Fremdkörpern Gehäuse aufbauenden *Terebelliden* (*Terebella conchilega* Pall.) ab. Sie werden mit den *Errantien* zur Gruppe der *Phanerocephala* vereint, weil bei ihnen der Kopflappen noch nicht rudimentär ist.

An die *Polychäten* reihen sich die *Archianneliden* an, welche noch keine Borsten und Parapodien besitzen und auch sonst in Bau und Entwicklungsweise (Fig. 246) primitive, für die Phylogenese der Anneliden äußerst wichtige Formen sind: *Polygordius lacteus* Schn.; *Protodrilus Leuckarti* Htschk.; *Chaetogordius canaliculatus* hat Borsten an den 10 hinteren Segmenten.

II. Ordnung. Oligochäten.

Den das Meer bewohnenden *Polychäten* stehen die *Oligochäten* gegenüber als Tiere, welche meist im süßen Wasser, vorwiegend im Schlamm (*Limicolen*), oder in feuchter Erde (*Terricolen*) leben; sie sind niedriger organisiert als ihre marinen Verwandten, wahrscheinlich infolge von Rückbildung, welche durch ihre vereinfachten Lebensbedingungen veranlaßt wurde. Die Augen sind rudimentär oder fehlen; ebenso fehlen die Palpen, Cirren, Tentakeln, fast stets auch die Kiemen; vor allem fehlen die Parapodien, so daß die relativ spärlichen, einfach gebauten Borsten direkt aus dem Hautmuskelschlauch hervortreten. Die Borsten sind in jedem Segment in größerer Zahl gleichmäßig verteilt (*Perichaeta*) oder auf die Seite zusammengedrängt (*Megascolex*) oder zu 4 Gruppen vereinigt, so daß im ganzen Tier 4 Längsreihen entstehen, zwei dorsolaterale und zwei ventrale. Die Geschlechtsorgane sind hermaphrodit, Hoden und Ovarien liegen in verschiedenen Segmenten. In der Nähe der Mündungen der Geschlechtsorgane ist gewöhnlich die Haut einiger Segmente durch Einlagerung von Drüsenzellen verdickt (Fig. 241); diese Verdickung, das Clitellum genannt, dient zum Ausscheiden der Eicocons, häufig wird es auch bei der Begattung, welche trotz der hermaphroditischen Beschaffenheit der Geschlechtsorgane notwendig ist, benutzt; es erzeugt elastische Bänder, welche die Körper der kopulierten Tiere gegeneinander pressen, Bauch gegen Bauch, so daß nun das Sperma des einen Wurms in den anderen überströmen kann; zur Aufnahme des Samens dienen besondere Behälter, die *Receptacula seminis*. Die Eier werden nach der Befruchtung zu mehreren in Cocons eingeschlossen und abgelegt.

I. Unterordnung. *Limicolen* s. *Microdrili*. Im Schlamm unserer Bäche und Tümpel findet man die *Tubificiden* (*Tubifex tubifex* Müll.), die infolge der Farbe ihres Blutes rot erscheinen und bei massenhaftem Auftreten den Boden rot färben; es sind scheue Tiere, welche, beunruhigt, sich tief in ihre im Schlamm erbauten Röhren zurückziehen. An Wasserpflanzen leben die durchsichtigen *Naideen*, die man fast das ganze Jahr in unge-

schlechtlicher Fortpflanzung antrifft: *Stylaria lacustris* L., (*Nais proboscidea* Müll.), *N. clinguis* Müll.

II. Unterordnung. *Terricolon* s. *Macrodrili*: Zu den erdbewohnenden Formen gehören die *Regenwürmer*, die einheimischen Arten: *Lumbricus terrestris* L., *L. rubellus* Hoffmstr. etc., von mittlerer Größe, die tropischen Formen mehrere Fuß lang, von der Gestalt mittlerer Schlangen, *Megascolides australis* Mc. Coy, 1,2 m lang. In der Lebensweise stimmen die meisten Arten überein: indem sie sich durch die Erde hindurchfressen und die gefressene Erde als Fäkalien auf die Oberfläche tragen, lockern sie den Boden mit ihren Gängen und tragen die gute Erde aus der Tiefe zur Oberfläche; sie sind daher dem Pflanzenwuchs nicht nur nicht schädlich, sondern befördern denselben und tragen zur Urbarmachung des Bodens bei. — Die Geschlechtsdrüsen unseres Regenwurms sind wegen ihrer Kleinheit schwierig zu finden. Die Eier (Fig. 251 o) entwickeln sich

Fig. 251. Geschlechtssegmente des Regenwurms nach Entfernung des Darms. *bm* Bauchmark, *bl* laterale, *bv* ventrale Borstenreihen, *st* Samentaschen (Receptacula seminis), *sb* Samenblasen (Vesiculae seminales), auf der rechten Seite abpräpariert, *sbu* Samenkapsel, auf der rechten Seite geöffnet, um zu zeigen: *h* Hoden, *t* Flimmertrichter des Vas deferens, *vd*; *o* Ovarien, *w* Wimpertrichter der Oviducte mit *e* Eikapsel, *di* Dissepiment. 8—15 achtes bis fünfzehntes Körpersegment.

im vorderen Abschnitt des 13. Segments und werden durch Flimmertrichter (*w*) ausgeleitet, welche in kurze, das dahinterliegende Dissepiment durchbohrende und im 14. Segment mündende Kanäle führen. Zum weiblichen Apparat gehören außerdem noch die zwei Paar Receptacula seminis (*st*), welche im 9. und 10. Segment liegen. Von Hoden findet man zwei Paare, ein Paar im 10., ein zweites im 11. Segment (*h*); jedem Hoden gegenüber liegt ein Flimmertrichter (*t*), der Anfang eines durch das Dissepiment hindurch nach rückwärts verlaufenden Vas deferens (*vd*). Die beiden Vasa deferentia einer Seite vereinigen sich zu einem im 15. Segment mündenden Hauptkanal. Die zwei Hoden und Flimmertrichter eines jeden Segments sind eingeschlossen und vollkommen verborgen in einer gemeinsamen Umhüllung, der Samenkapsel (*sbu*), in welche frühzeitig die männlichen Geschlechtszellen hineingelangen, um hier ihre Reifung durchzumachen. Jede Samenkapsel verlängert sich in paarige Vesiculae seminales (*sb*), welche vom ganzen Geschlechtsapparat am meisten in die Augen fallen. Zwei Paar Vesiculae seminales gehören der Samenkapsel des 10. Segments an, ein Paar der Samenkapsel des 11. Segments.

II. Unterklasse.

Gephyreen.

Die ausschließlich im Meere vorkommenden *Gephyreen* unterscheiden sich von den *Chätopoden* auf den ersten Blick durch den gänzlichen

Mangel der Gliederung. Ihr Körper ist ein plumper, ovaler oder walzenförmiger Sack, dessen Rundung durch eine geräumige Leibeshöhle bedingt, dessen vorderes Ende durch die Lage der Mundöffnung bezeichnet wird. Um die Mundöffnung herum steht entweder (*Sipunculiden*) (Fig. 252) ein Kranz von Tentakeln, welche samt dem vorderen Körperende durch besondere Retraktoren (*r*) in den Rumpf zurückgezogen werden können; oder der Mund ist dorsal von einem spatelförmigen Kopflappen überdacht, der bei *Bonellia* etwa 10—20mal so lang wie das Tier und am Ende in 2 Zipfel gegabelt sein kann (Fig. 253 A).

Wie im Äußern, so fehlen auch im Innern deutliche Zeichen der Gliederung; vor allem fehlen die Dissepimente. Die Segmentalorgane sind

Fig. 252.

Fig. 253.

Fig. 252. *Phascolosoma Punta arenae* (nach Keferstein). *T* Tentakelkranz, *g* oberes Schlundganglienpaar, *n* Bauchmark, *r* die 4 durchschnittenen Retraktoren, *s* Segmentalorgane, *a* After.

Fig. 253. *Bonellia viridis*. A Weibchen (aus Huxley). *s* Kopflappen, *i* Darm, *u* einziges Segmentalorgan, welches als Eileiter funktioniert, *m* Muskeln, welche sich an den Darm inserieren, *c* Kloake, *g* Exkretionsorgane. B Männchen, stark vergrößert (nach Spengel), *d* rudimentärer Darm, *vd* Segmentalorgan mit Flimmertrichter, welcher als Vas deferens funktioniert; *s* die in der Leibeshöhle reifenden Samenballen.

bei wenigen Arten sehr zahlreich, meist ist ihre Zahl reduziert; dann findet man 1—3 Paare, öfters sogar nur ein einziges unpaares Organ. Sie haben gewöhnlich die Aufgabe, die im Epithel der Leibeshöhle entstandenen Geschlechtsprodukte mit ihren Flimmertrichtern aufzunehmen und auszu-leiten. Zur Exkretion dienen meist 2 Schläuche, die in den Enddarm münden und reich mit verästelten Kanälen bedeckt sind, welche bei den *Chaetiferi* durch Flimmertrichter mit der Leibeshöhle kommunizieren (Fig. 253 g). Diese Schläuche haben einige Ähnlichkeit mit den Wasser-lungen der *Holothurien* und haben dadurch die irrige Ansicht einer näheren

Verwandschaft mit den *Echinodermen* veranlaßt, worauf der Name *Brückentiere*, überleitende Tiere (*γέφυρα*, die Brücke), zurückzuführen ist. Von allen Organen erinnern am meisten das Blutgefäßsystem und das Nervensystem an die *Anneliden*. Ersteres besteht aus einem den Darm umgebenden Blutsinus und einem (den *Inermes* fehlenden) dorsalen und ventralen Längsstamm, letzteres besteht aus Hirnganglien und Bauchmark: freilich besitzt das Bauchmark keine Gliederung in Ganglien, sondern ist ein kontinuierlicher Nervenstrang geworden (Fig. 252 n). Für die Entscheidung der systematischen Stellung der *Gephyreen* ist die Entwicklungsgeschichte bedeutsam geworden. Bei einem Teil (*Chaetiferi*) findet sich die „Trochophora“; aus ihr entsteht der Wurm wie bei den *Chaetopoden* durch Auswachsen des hinteren Endes, welches anfänglich auch eine gegliederte Leibeshöhle und ein gegliedertes Bauchmark hat, später aber durch Schwund der Dissepimente die Gliederung verliert (Fig. 254).

I. Ordnung. *Gephyrei Chaetiferi*.

Würmer mit spatelförmigem, nicht selten am Ende gabelförmig geteiltem Kopflappen, mit Resten von *Anneliden*-Borsten; Entwicklung mittelst der Trochophora. Besonderes Interesse hat *Bonellia viridis* Rol. durch ihren Geschlechtsdimorphismus erregt. Lange Zeit kannte man nur das grüngefärbte Weibchen, einen einige Zentimeter langen Sack mit einem bis zu 1 m langen, am Ende gegabelten Kopflappen; sehr viel später wurde das etwa 1 mm lange Männchen entdeckt, welches eine ganz andere Gestalt und Farbe besitzt, im Anfangsdarm des Weibchens schmarotzt und nur zur Begattung in den Oviduct überwandert (Fig. 253 B). *Echiurus Pallasii* Guerin.

II. Ordnung. *Gephyrei inermes*

(Fig. 252). Die Tiere unterscheiden sich nicht nur durch den Mangel der Borsten von den *Chaetiferi*, sondern auch durch die ein- und ausstülpbare Tentakelkrone und die rückenständige Lage der weit nach vorn verlagerten Afteröffnung; ferner fehlt während des Larvenlebens jede Gliederung. Auch ist der früher dem Blutgefäßsystem zugerechnete, die Mundöffnung umgebende Gefäßring samt seinem dorsalen, kontraktilen, herzartigen Anhang und den in die Tentakeln eindringenden und ihre Ausstülpung bewirkenden Aussackungen nur ein abgesonderter Teil des Cöloms; derselbe hängt nicht mit dem Darmblutsinus zusammen. Daher ist es fraglich, ob die für die *G. chaetiferi* geltende nähere Verwandschaft mit den *Chaetopoden* auch für die *G. inermes* Geltung besitzt. In der Neuzeit überwiegt die Neigung, die „*Inermes*“ von den *Anneliden* zu trennen und wegen des rückenständigen Afters unter dem Namen „*Prosopygier*“ mit den *Bryozoen* und *Brachiopoden* zu vereinigen. Für die Verwandschaft mit den *Chaetiferi* spricht die Beschaffenheit der Nephridien und des Nervensystems. *Sipunculus nudus* L. — Durch Mangel

Fig. 254. Larve von *Echiurus* mit Andeutung von Gliederung (nach Hatschek). a After, d Darm, kn Kopfnieren, m Mund, mes Mesodermstreifen, n Bauchmark, sc Schlundkommissur, sp Scheitelplatte, vw vorderer, hinterer oraler Wimperring.

der Nephridien, des Gefäßringes und der mit letzterem verbundenen Tentakeln, terminale Lage des Afters und den Besitz von zwei mit den Geschlechtsorganen verwachsenden Protonephridien unterscheiden sich von den *Sipunculiden* die *Priapuliden*: *Priapulus caudatus* Lam., *Halieryptus spinulosus* v. Sieb.

III. Unterklasse.

Hirudineen, Egelwürmer.

Äußere
Gestalt.

Bei der äußeren Betrachtung der *Hirudineen* verdienen zur Unterscheidung von den *Chaetopoden* drei Merkmale besondere Beachtung. Erstens ist die Haut vollkommen frei von Borsten, dagegen bewaffnet mit zwei Saugnäpfen, von denen der eine das hintere Ende des Körpers einnimmt und nur zum Festhalten und zur Fortbewegung dient, der andere, oft kaum differenzierte, am vorderen Ende liegt, von der Mundöffnung durchbohrt ist und daher auch zum Ansaugen der Nahrung verwandt wird. Bei der Fortbewegung befestigen die Blutegel abwechselnd den vorderen und hinteren Saugnapf und kriechen in dieser Weise nach Art der Spannerraupe; außerdem vermögen sie gewandt mittelst schlängelnder Bewegungen des Körpers zu schwimmen.

Ein zweites Merkmal in der äußeren Erscheinung ist die außerordentlich feine Ringelung des Körpers. Eine genaue Untersuchung derselben hat zu dem Resultat geführt, daß viel mehr Ringel als Segmente vorhanden sind, weil die meisten ursprünglichen Segmentringe durch sekundäre Einkerbungen in Gruppen von Ringeln (3, 5, selbst 11) zerlegt sind. In jeder solchen Gruppe von Ringeln ist öfters der vorderste dadurch ausgezeichnet, daß er besonders stark entwickelte „becherförmige“ Sinnesorgane trägt. — Wie bei den *Regenwürmern* können auch bei den *Blutegeln* zur Zeit der Fortpflanzung gewisse Ringel durch reichliche Drüsenbildung zum „*Clitellum*“ anschwellen, dessen Sekret die Eier mit einem Cocon umgibt.

Ein dritter äußerlich wahrnehmbarer Unterschied der *Hirudineen* von den *Anneliden* ist die ausgesprochene dorso-ventrale Abplattung der Körpergestalt, welche vollkommen an die Gestalt der *Plathelminthen* erinnert und wie diese mit dem Mangel (resp. der rudimentären Beschaffenheit) der Leibeshöhle zusammenhängt. Die meisten *Blutegel* haben ganz wie die *Planarien* und *Leberegel* ein aus Längs-, Quer- und dorso-ventralen Muskeln durchsetztes Körperparenchym, in welches die Organe unmittelbar eingebettet sind (Fig. 255).

Darm.

Für den Darm (Fig. 258) der *Blutegel* gilt allgemein, daß er mit einer linken und rechten Reihe von Blindsäcken ausgerüstet ist, welche — beim medizinischen Blutegel 10 an der Zahl — während des Saugens sich mit Blut füllen. Zwischen den zwei letzten und größten Blindsäcken liegt der Enddarm, der über dem hinteren Saugnapf nach außen mündet. Im Bau des auf die Mundhöhle folgenden Pharynx ergeben sich wichtige Unterschiede zwischen *Rüssel-* und *Kieferegeln*. Bei den *Rüsselegeln* erhebt sich vom Grund des Pharynx ein fein zugespitzter, konischer Zapfen, der aus dem Mund hervorgestoßen werden kann und dann zum Verwunden und Saugen benutzt wird. Bei den *Kieferegeln* dagegen, z. B. dem medizinischen Blutegel, liegen im Pharynx drei Kiefer (Fig. 256), halbkreisförmige Chitinplatten, deren gekrümmte feine Schneide von zahlreichen, spitzen, verkalkten Zähnen verstärkt ist, während an die Basis zweierlei Muskeln herantreten; die einen ziehen

die Kiefer in die Ruhelage, in die Kiefertaschen, zurück, die anderen ziehen sie heraus und schlagen, indem sie den Rand wie eine Kreissäge bewegen, die Wunde zum Saugen, welche aus drei von einem Mittelpunkt divergierenden feinen Einschnitten besteht. Die Blutung aus der Wunde ist schwer zu stillen, da einzellige, an den Lippen und zwischen den Kieferzähnen mündende Drüsen durch ihr Sekret das Gerinnen des Blutes verhindern. Zum Ansaugen des Blutes dient ein Ösophagus mit radial angeordneten Muskeln. Das „Blutgefäßsystem“ enthält meist rotes Blut und besteht bei den *Kieferegeln* aus vier mit einem komplizierten Capillarsystem verbundenen Längskanälen: zwei kontraktile Seitengefäßen, einem dorsalen und einem ventralen, das Bauchmark umschließenden Gefäßstamm.

Am Nervensystem unterscheidet man die beiden Hirnganglien und die Bauchganglien, oft 23 Paar, von denen das erste und letzte aus mehreren Paaren verschmolzen ist. Das Hirn liefert die Nerven für die am Kopf gelegenen Augen. Links und rechts am Bauchmark liegen

Nervensystem.
Geschlechtsorgane.
Nieren.

Fig. 255.

Fig. 256.

Fig. 255. Querschnitt durch *Hirudo medicinalis* (aus Lang). *dm*, *lm*, *rn* dorso-ventrale, longitudinale, ringförmige Muskeln, *vl*, *vd*, *vp* laterales, dorsales, ventrales „Blutgefäß“, in letzterem das Bauchmark *bm*, *h* Hoden, *vd* Vas deferens, *md* Mitteldarm, *np* Schleifenkanal, *enp* Harnblase.

Fig. 256. *Hirudo medicinalis* (nach Leuckart, aus Claus). *a* vorderes Ende mit ventral aufgeschlitzter Mundhöhle, um die Kiefer (*K*) zu zeigen, *b* ein einzelner Kiefer mit seinen Muskeln, stärker vergrößert.

die zwitterigen Geschlechtsorgane: bei unserem Blutegel 9 Paar Hoden (Fig. 255, 257 *h*), deren Ausführwege auf jeder Seite sich zu einem Vas deferens (*vd*) vereinen. Die Vasa deferentia verlaufen nach dem vorderen Ende des Tieres, bilden durch Verknäuelung die Nebenhoden (*nh*) und münden schließlich in den unpaaren, birnförmigen, ausstülpbaren Penis (*p*). Bei den *Rüsselegeln* fehlt der Penis und wird das Sperma bei der Begattung mittelst einer zugespitzten Spermatophore, welche in das Gewebe eingestoßen wird, übertragen. Im Zwischenraum zwischen den Nebenhoden und dem ersten Hodenpaar trifft man den weiblichen Geschlechtsapparat: ein Paar Ovarien (*ov*) und Oviducte und eine unpaare Vagina (*u*). — Lateralwärts von den Geschlechtsorganen liegen zunächst die Harnblasen und nach außen von diesen die zugehörigen Nephridien (*sc*), bei *H. medicinalis* jederseits 17 kompliziert gewundene Kanäle.

Daß man die *Hirudineen* zu den *Anneliden* und somit zu den *Leibeshöhlenwürmern* stellt und nicht ihrem Habitus nach für gegliederte *Scoleciden* (Plathelminthen) erklärt, gründet sich auf den Nachweis, daß ihre Leibeshöhle rückgebildet ist, indem sie durch Parenchymwucherung eingengt und zu Längskanälen, die an Stelle der Blutgefäße traten, umgewandelt wurde. Blutegel der Gattungen *Clepsine*, *Oxobranthus* u. a. haben noch das dorsale und ventrale Blutgefäß der *Chätopoden* und außerdem mehrere longitudinale Cölomsinus, die mittels lakunärer Räume in Verbindung stehen. Der dorsale Cölomsinus umschließt das dorsale Blutgefäß, der ventrale die meisten Eingeweide, darunter auch — ähnlich dem ventralen „Blutsinus“ der übrigen Hirudineen — das Bauchmark.

Fig. 257.

Fig. 257. Nervensystem, Blutgefäße, Geschlechtsorgane und Schleifenkanäle des Blutegels, von der Bauchseite gesehen. *n* Bauchmark, im hinteren Teil nicht sichtbar, weil es hier im Blutgefäß liegt, *sc* Schleifenkanäle, *hb* dazu gehörige Harnblasen, *p* Penis, *nh* Nebenhoden, *ov* Ovar, *u* Uterus und Scheide, *vd* Vas deferens, *h* Hoden, *lg*, *vg* laterales und ventrales „Blutgefäß“ mit Verästelungen.

Fig. 258.

Fig. 258. Darm von *Hirudo medicinalis* (nach Hatschek). *o* Ösophagus, *sc* Schleifenkanäle, *d* Blindsäcke, bei *d'* vom Rücken aus geöffnet, *dg*, *lg* dorsales, laterales Blutgefäß, *b* die beiden letzten Blindsäcke, *a* Enddarm mit After.

Die sinuösen Räume sind außerdem durch Flimmertrichter ausgezeichnet, welche in lymphoide Kapseln führen, nicht, wie man früher annahm, in Nephridien. Bei den Kieferegeln ist (wahrscheinlich unter Rückbildung der echten Blutgefäße, wie es auch bei manchen *Polychäten* vorkommt) aus den Cölomsinus ein von Blut erfülltes Kanalsystem entstanden, welches bei *Nepheis* zum Teil noch lakunären Charakter hat. Für die Ableitung dieses „Blutgefäßsystems“ vom Cölom spricht zweierlei: 1. daß das Bauchmark im ventralen Blutsinus eingeschlossen ist; 2. daß die obengenannten, der Leibeshöhle angehörigen Flimmertrichter in den Blutlacunen liegen, zumeist in ampullenartigen Ausweitungen, die zwischen dem ventralen und dem lateralen Blutsinus eingeschaltet sind. Die Verwandtschaft zwischen *Hirudineen* und *Chätopoden* (*Oligochäten*) wird ferner durch Übergangsformen bewiesen: Die auf Fischen schmarotzende *Acanthobdella peledina* besitzt noch die beiden Blutgefäße der *Chätopoden*, eine von Septen abgeteilte Leibeshöhle und Borsten; sie gleicht im übrigen aber den Hirudineen durch Anwesenheit von 2 Saugnäpfen und einem hermaphroditischen Geschlechtsapparat nach Art der Hirudineen. Die auf den Kiemen vom Flußkrebs schmarotzende *Branchiobdella astaci* dagegen ist ein borstenloser Annelid, der infolge von Parasitismus mit Saugnäpfen versehen ist.

I. Ordnung. *Gnathobdelleen*, Kieferegel; der bekannteste Repräsentant, der *Hirudo medicinalis* L., findet sich noch in Ungarn, ist dagegen bei uns

in Deutschland so gut wie ganz ausgerottet und wird nur noch in manchen Gegenden in besonderen Teichen gezüchtet. Mit ihm wird leicht der Pferdeegel, *Haemopsis vorax* M. Td. verwechselt, dessen Kiefer zu schwach sind, um die menschliche Haut zu durchbeißen; sie sind daher beim Saugen auf die Schleimhäute angewiesen. Im Süßwasser ist weit verbreitet die kieferlose *Nephelis vulgaris* M. Td. In den Tropen sind der Schrecken der Reisenden die Landblutegel der Gattung *Haemodipsa* (*H. Japonica* Whyt).

II. Ordnung. *Rhynchobdelleen*, Rüsselegel. Bei uns sind einheimisch die sich von Schnecken ernährenden *Clepsinen* (*Cl. complanata* Sav.), die auf Fischen schmarotzende *Piscicola geometrica* L. In Amerika findet man die *Hämentarien*, die zum Blutsaugen benutzt werden, da ihr scharf zugespitzter Rüssel die menschliche Haut durchbohren kann. *Haementaria officinalis* de Fil. Giftig ist *H. Ghiliani*.

VI. Klasse.

Enteropneusten.

Die wenigen hierher gehörigen Meerestiere (am bekanntesten *Glossobalanus* [*Ptychodera*] *minutus* Kow. und *Balanoglossus* [*Pt.*] *claviger* Chiaje) wurden früher in der Gattung *Balanoglossus* vereinigt, jetzt aber auf mehrere Genera (*Ptychodera*, *Schizocardium*, *Glandiceps*, *Balanoglossus*, *Glossobalanus*, *Dolichoglossus* etc.) verteilt. Die Tiere haben noch vollkommen den Habitus von Würmern und bohren auch wie viele derselben im Schlamm. Ihr Körper besteht aus drei Abschnitten, aus Rüssel oder Eichel, Kragen und Rumpf (Fig. 259 *E*, *K*, *B*). Der Rüssel, welcher im Kragen eingelassen ist wie die Eichel in der Capula, umschließt einen Hohlraum (*c*), der auf der Rückenseite nach außen mündet (*c*¹) und ebenso wie die beiden gleichfalls dorsal, aber getrennt mündenden Kragenhöhlen (*k*) mit Meerwasser gefüllt werden kann. Vermöge ihrer Schwellbarkeit dienen Rüssel und Kragen zum Kriechen im Sand und sind somit Lokomotionsorgane ähnlicher Art, wie das später zu besprechende ambulacrale Gefäßsystem der *Echinodermen*. Die Ähnlichkeit wird dadurch gesteigert, daß Rüsselhöhle, Kragenhöhle und Cölom des *Balanoglossus*, wie die Vaso-peritonealblasen der *Echinodermen*, als Divertikel des Darmes entstehen.

Der Name „Enteropneusten“, „Darm-atmer“, ist durch eine zweite Eigentümlichkeit des *Balanoglossus* verursacht. Die ventral vor dem Kragen

Fig. 259. Sagittalschnitt durch *Glossobalanus minutus* (schematisiert nach Spengel). *c* Eichelcölom, *c*¹ Mündung desselben nach außen, *lm* Längsmuskeln, *h* sogenanntes Herz, *ch* sogenannte Chorda (Ausstülpung des Munddarms), darunter das Eichelskelett, *k* Kragencölom, *m* Mundhöhle, *o* Ösophagus, *br* Kiemenarm mit Kiemenpalpen, *n*¹ dorsaler, *n*² ventraler Nerv, *g*¹ dorsales, *g*² ventrales Blutgefäß. *E* Eichel, *K* Kragen, *B* Kiemenregion des Rumpfes.

gelegene Mundöffnung führt in einen Darm, dessen vorderer Abschnitt in seiner dorsalen Wand von einer linken und rechten Reihe von Kiemenspalten (*br*) durchbrochen wird, während der darauffolgende Mitteldarm mit Leberblindschläuchen bedeckt ist. Der Darm ist in der Leibeshöhle durch ein dorsales und ventrales Mesenterium befestigt und wird von einem dorsalen und ventralen Blutgefäße (g^1 und g^2) begleitet, zu welchem als Teile der Blutbahn noch laterale Kanäle und reichliche Verästelungen kommen. Eine dem dorsalen Blutgefäße angefügte kontraktile Blase im Rüssel wird Herz genannt. Sehr eigentümlich ist das zum weitaus größten Teile noch im Ectoderm lagernde Nervensystem: ein ventraler und ein bei manchen Arten röhrenförmig den Kragen durchbohrender dorsaler Längsstrang (n^2 und n^1), beide in der Gegend des Kragens untereinander verbunden. Die Geschlechtsorgane endlich sind zahlreiche Follikel, welche zwischen Leber- und Kiemenregion, zum Teil noch in diese hineinreichend, liegen und direkt nach außen münden. — Die bei manchen Arten rückgebildete Larve des *Balanoglossus*, die Tornaria (Fig. 260), gleicht den Echinodermenlarven so sehr, daß sie früher hierfür gehalten wurde. Die Ähnlichkeit wird besonders durch die Anordnung der Flimmerschnur und des Darmes bedingt. Ferner erinnert die Anlage der Rüsselhöhle (*w*) mit ihrer dorsalen Mündung an die Ambulacralblase und den Steinkanal der *Echinodermen*.

Fig. 260. Tornaria-Larve des *Balanoglossus* (nach Metschnikoff). *m* Mund, *an* After, *w* Anlage der Rüsselhöhle.

Von manchen Zoologen wird die Bildung von Kiemenspalten am Vorderdarm benutzt, um eine Verwandtschaft mit den Wirbeltieren zu begründen. Zu dem Zwecke wird dann auch ein vom Pharynx in den Rüssel vordringender Blindsack (Fig. 259 *ch*) als Chorda dorsalis (!) gedeutet. Derselbe „Chordablindsack“ kommt bei zwei merkwürdigen, durch ihre Tentakelkrone und festsitzende Lebensweise an *Bryozoen* erinnernden Tiefseetieren vor, welche dem *Balanoglossus* insofern gleichen, als sie eine Art Kragen (zum Tentakelapparat ausgezogen) und Rüssel (Mundscheibe), beide mit einem besonderen Cölom versehen, besitzen: *Cephalodiscus dodecalophus* und *Rhabdopleura Normani* Allm. Nur bei ersterem Tier findet sich ein Paar allenfalls als Kiemen zu deutende Darmspalten.

Anhang zu den Würmern.

VII. Klasse.

Bryozoen, Moostierchen, Polyzoen.

In ihrer äußeren Erscheinung haben die *Bryozoen* oder *Moostierchen* eine überraschende Ähnlichkeit mit *Hydroidpolypen*, so daß ein ungeübter Beobachter sie schwierig von ihnen unterscheidet; wie diese bilden sie auf dem Wege der Knospung Kolonien, welche mit gallertigen Überzügen oder harten, kalkigen Krusten Felsen, Wasserpflanzen, Tiere, Pfähle etc. überziehen oder sich von ihnen als kleine Büsche oder Bäumchen erheben. Ferner besitzen sie eine mit dichten Flimmern

bedeckte Tentakelkrone, welche weit ausgebreitet und blitzschnell zurückgezogen werden kann. Gleichwohl ist der Unterschied im Bau ein ganz erheblicher. Man beachte, daß die *Bryozoen* einen mit eigenen Wandungen versehenen, aus 3 Abschnitten bestehenden Darm besitzen, welcher derart hufeisenförmig gebogen ist, daß der After ganz in die Nähe des Mundes zu liegen kommt. Zwischen Mund und After liegt das Zentralnervensystem in Form eines Ganglion, und münden zwei Nierenkanäle.

Über das Gesagte kann man bei einer allgemeinen Charakteristik nicht hinausgehen, da es zwei Gruppen der *Bryozoen* gibt, die *Entoprocten* und die *Ectoprocten*, die sich in so auffälliger Weise voneinander unterscheiden, daß man zweifeln kann, ob sie überhaupt zusammengehören; die *Entoprocten* (After innerhalb des Tentakelkranzes) haben keine Leibeshöhle, und ähneln kleinen *Scoleciden*, den *Rotatorien*, während die *Ectoprocten* (After außerhalb des Tentakelkranzes), im Besitz einer Leibeshöhle, sich den Cölhelminthen anschließen und durch Vermittelung der Gattung *Phoronis* mit den unbewaffneten *Gephyreen* (*Prosopygiern*) und auch den *Anneliden* Fühlung gewinnen.

I. Ordnung. Entoprocten.

Die Einzeltiere der *Entoprocten* haben die Gestalt eines Weinglases (Fig. 261) und sitzen auf Stielen, welche sich meist aus verästelten, am Boden hinkriechenden Stolonen erheben. Die den Kelchrand ein-

Fig. 261.

Fig. 262.

Fig. 261. *Loxosoma singulare* (nach Nitsche). Einzeltier auf dem optischen Längsschnitt. an After, a Tentakelmulde, tk Tentakelkranz, g Ganglion, gon Geschlechtsorgane, ed Enddarm, i Darm, l Magen, o Mundöffnung, oe Ösophagus.

Fig. 262. *Flustra membranacea* (nach Nitsche), ein einzelnes Tier. en Endocyste, ek Ectocyste, k Kragen, welcher die völlige Einstülpung des Tieres gestattet, f Funiculus, a After, m Magen, o Ösophagus, g Ganglion, m Hautmuskelschlauch. A Avicularien, B Vibracularen von *Bugula* (nach Claparède).

nehmende Tentakelkrone umschließt das Peristomfeld, auf welchem sowohl Mund wie After und zwischen beiden die Exkretions- und Geschlechtsorgane münden. Der Zwischenraum zwischen dem hufeisenförmigen

Darm und der Körperoberfläche ist vollkommen von einem Muskelzellen enthaltenden Parenchym ausgefüllt. Dementsprechend sind die Exkretionskanäle Protonephridien; wie bei den *Rotatorien* sind sie bei der das Süßwasser bewohnenden *Urnatella gracilis* Dav. verästelt und mit Flimmerlappchen versehen. *Pedicellina echinata* Sars. *Loxosoma singulare* Kef.

II. Ordnung. Ectoprocten.

Bei den Ectoprocten ist eine geräumige, oft von Flimmerepithel ausgekleidete Leibeshöhle zwischen Darm und Haut vorhanden, wodurch beide auseinandergedrängt und bis zu einem hohen Grad unabhängig voneinander werden (Fig. 262). Daher ist man vorübergehend zu einer eigentümlichen Auffassung der Organisation gelangt, welche, obwohl morphologisch zwar gänzlich unhaltbar, für die Schilderung manche Vorteile bietet: es sei nämlich jedes Bryozoenindividuum aus zwei ineinander gesteckten Individuen zusammengesetzt, *Cystid* und *Polypid*. Als *Polypid* wird dann der Darm mit der Tentakelkrone, als *Cystid* das übrige, vor allem der Hautmuskelschlauch + Skelett gedeutet.

Das *Cystid* hat die Gestalt eines Bechers oder einer oblongen oder ovalen Schachtel; man unterscheidet an ihm eine *Entocyste* und eine *Ectocyste*. Erstere ist der Hautmuskelschlauch, letztere ein vom Epithel der Körperoberfläche ausgeschiedenes, selten gelatinöses, meist festes, bei vielen Arten sogar stark verkalktes Cuticularskelett. Da die cuticulare Verdickung am peripheren Ende unterbleibt, ist die *Ectocyste* hier nur durch die weichhäutige *Endocyste* geschlossen, welche eine Art Kragen bildet, in den das periphere Ende des *Polypid* samt seiner Tentakelkrone durch Retraktion zurückgezogen werden kann (Fig. 263). Bei *chilostomen Bryozoen* kann die in der *Ectocyste* somit vorhandene Öffnung durch einen besonderen Deckel geschlossen werden. — Die Tentakelkrone des *Polypiden* umgibt nur die Mundöffnung, während der After außerhalb in der Nähe des Kragens liegt. Zwischen beiden Öffnungen beschreibt der Darm einen weit nach abwärts reichenden Bogen, dessen hinteres Ende durch einen Strang, den *Funiculus*, mit dem Grund des *Cystids* verbunden ist. Zwischen Mund und After liegen ferner das Ganglion und die Niere, letztere aus zwei flimmernden Kanälen gebildet, welche in der Leibeshöhle getrennt beginnen, aber gemeinsam nach außen münden. Die Geschlechtsorgane entstehen aus dem Epithel der Leibeshöhle, die Hoden meist am *Funiculus*, die Ovarien meist an den Wandungen des *Cystids*.

Hunderte oder Tausende von mikroskopisch kleinen Einzeltieren bilden Kolonien (Fig. 263) von mannigfaltigstem Aussehen, in denen sich *Cystid* unmittelbar an *Cystid* anreihet. Die Cölome benachbarter *Cystide* können durch eine Scheidewand voneinander getrennt sein oder miteinander weit kommunizieren. Die Kolonien wachsen durch Knospung; von einem *Cystid* schnürt sich ein Teil ab als Tochtercystid, in welchem durch Neubildung das „*Polypid*“, der Darm mit Tentakelkrone, entsteht; oder es entsteht zuerst die Knospenanlage des *Polypids*, bevor durch Auswachsen des Muttercystids die Anlage für ein Tochtercystid geliefert wird.

Sehr häufig findet sich bei den Bryozoen Arbeitsteilung oder Polymorphismus vor. Außer den bisher beschriebenen, vorwiegend zur Ernährung dienenden Tieren können noch dreierlei Individuen vorkommen, die *Ovicellen*, *Vibracularen* und *Avicularien*; alle

drei sind Cystide, welche das Polypid verloren haben. Die Ovicellen sind rundliche Kapseln, welche zur Aufnahme der befruchteten Eier dienen, die Vibracularen (B) lange, tastende Fäden, die Avicularien (A) sind Greifapparate, welche Nahrungskörper festhalten, damit sie zerfallen und in den Bereich der Tentakelkrone der Freßtiere geraten. Das Avicularcystid hat die Gestalt eines Vogelkopfes, indem es am einen Ende zu einem schnabelartigen Fortsatz ausgezogen ist, dem ein beweglicher Fortsatz am anderen Ende (umgewandelter Deckel) wie ein Unterkiefer entgegenwirkt.

Unter ungünstigen Bedingungen kann in einem Cystid das Polypid zu einer bräunlichen Masse degenerieren und lange Zeit fehlen, bis günstigere Verhältnisse seine Neubildung gestatten. Außerdem kommt es vor, daß in den verödeten Cystiden eigentümliche, zur Verbreitung der Art dienende Ruhezustände, die *Statoblasten*, angetroffen werden, vielzellige Körper von linsenförmiger Gestalt, welche von einer festen Hülle umgeben werden. Der Rand des Körpers ist von einem Gürtel geschlossener Kämmerchen umgeben, welche sich beim Eintrocknen mit Luft füllen und den Statoblasten schwimmen machen, wenn er aufs neue in das Wasser gerät. Aus dem Statoblasten tritt dann ein kleines Tier hervor, welches eine neue Kolonie liefert. Die Statoblasten sind eine Anpassung an die Bedingungen des Süßwassers und finden sich daher nur bei *Lophopoden*, wo sie sich als eine Art innerer Knospen am Funiculus entwickeln, noch ehe die Rückbildung des Polypids eintritt.

Fig. 263. Ein Stöckchen von *Lophopus crystallinus* Pall. mit jüngeren und älteren, teils ausgestreckten, teils halb oder ganz zurückgezogenen Tieren: die dunklen Körper im Innern (o) sind Statoblasten (nach Kraepelin).

I. Unterordnung. *Stelmatopoden*, Kreiswirbler (*Gymnolämen*), *Bryoxoen*, bei denen die Tentakeln einen Ring um die Mundöffnung bilden, die Ectocyste ist meist verkalkt. Zu den fast ausschließlich marinen Tieren (im Süßwasser die *Paludicellen*) gehören als die bekanntesten Arten die *Flustren* und die *Bugulen*, *Flustra membranacea* L. (Fig. 262), *Bugula avicularia* L.

II. Unterordnung. *Lophopoden* (*Phylactolämen*), tragen die Tentakeln auf dem Lophophor. Derselbe besteht aus zwei hufeisenförmigen Fortsätzen, welche sich links und rechts von der durch einen Lappen (das Epistom) überdachten Mundöffnung erheben. Die *Lophopoden* sind Süßwasserbewohner. *Alcyonella fungosa* Pall. *Phumatella reptans* L. *Lophopus crystallinus* Pall. (Fig. 263).

VIII. Klasse.

Brachiopoden.

Die *Brachiopoden* wurden wegen ihrer zweiklappigen Schale lange Zeit für *Muscheln* gehalten; sie wurden später von den *Muscheln* ge-

trennt und für eine besondere Klasse der *Mollusken* erklärt, weil man auf die ganz abweichende Lage der Schalen aufmerksam wurde: daß nämlich die Schalen nicht links und rechts zur Symmetrieebene des Körpers liegen, sondern die dorsale und ventrale Seite des Tieres bedecken. Zu einer Loslösung von den *Mollusken* entschloß man sich erst in der Neuzeit, als man erkannte, daß die Tiere im Bau des Nervensystems, der Exkretions- und Geschlechtsorgane, in der Beschaffenheit der Leibeshöhle und in der Entwicklungsweise den *Cölhelminthen* viel näher stehen als den *Mollusken*.

Fig. 264. Anatomie von *Rhynchonella psittacea*, beide Schalen, die Körperwand und die Leber der linken Seite sind entfernt. a^1 linker, a^2 rechter Arm, a die Eingänge in die Hohlräume der Arme, o Ösophagus, g Magen, l Leber, d Darm, e blindes Ende desselben, m Muskeln zum Öffnen und Schließen der Schale, p^1 , p^2 dorsaler und ventraler Mantellappen, st Stiel, 1 und 2 erstes und zweites Dissepiment (Gastro- und Ileo-parietalband), an dem zweiten Dissepiment Mündung eines Segmentalorgans (nach Hancock).

Der Körper eines *Brachiopoden* (Fig. 264) ist ein querovaler Eingeweidesack mit stark verkürzter Hauptachse; von seinem hinteren Ende entspringt bei den meisten Arten ein Stiel (st), mit Hilfe dessen die Tiere festgewachsen sind; ferner gehen vom Körper zwei ansehnliche, nach vorn gewandte, an ihrem freien Rande mit Borsten besetzte Falten aus, die Mantellappen, von welchen der eine wie eine Kapuze über den Rücken gezogen ist (p^1), der andere ventral liegt (p^2). Das

Fig. 265. *Waldheimia flavescens* (aus Zittel), Schale mit Armen und Muskeln. a Arm mit seinem gefransten Saum (h), d Schließmuskeln (Adductores), c und c' Muskeln zum Öffnen der Schale (Divaricatores), D Schloßfortsatz. Die senkrechte Linie bezeichnet die Lage des Schlosses.

Epithel der Mantellappen scheidet auf der äußeren Oberfläche eine Schale aus, welche der Hauptmasse nach aus kohlensaurem Kalk besteht und von zahlreichen, Fortsätze des Weichkörpers enthaltenden Röhren durchsetzt ist. Selten haben dorsale und ventrale Schale gleiche Gestalt; gewöhnlich ist die ventrale — in der Gattung *Crania* direkt ohne Stiel festgewachsene — stärker kahnartig gewölbt und zum Durchtritt des Stieles an ihrem hinteren Ende von einer Öffnung durchbohrt (Fig. 265, 266). Die dorsale, flachere Schale ihrerseits besitzt

bei den meisten Arten eine charakteristische Einrichtung in dem Armskelett, einem Kalkgerüst von sehr verschiedener Ausbildung. Seine Grundlage besteht aus zwei Kalkstäben, welche symmetrisch zur Medianebene von der dorsalen Schale aus in den Schalenraum abwärts steigen; sie können durch einen gebogenen Querbügel verbunden sein; von ihren Enden kann dann noch weiter jederseits ein spiral gewundener Fortsatz entspringen. Das beschriebene Skelett ist ein Trageapparat für die spiralen Mundarme.

Beide Schalen umhüllen im geschlossenen Zustand den Weichkörper vollkommen; wenn sie sich öffnen, weichen sie mit den vorderen Rändern auseinander, während die hinteren Ränder verbunden bleiben. Die Bewegung vollzieht sich um einen festen Punkt, das nur den *Ecardines* fehlende Schloß, welches ein wenig einwärts vom hinteren Rande liegt; zur Bildung desselben trägt die ventrale Schale mit zwei zahnartigen Vorsprüngen bei, welche in besondere Vertiefungen der dorsalen Schale passen. Öffnen und Schließen ist (im Gegensatz zu den *Lamellibranchiern*) beides ein aktiver Vorgang; von der ventralen Schale entspringen Muskeln, welche sich an der dorsalen Schale entweder nach hinten vom Schloß an dem Schloßfortsatz befestigen und dann zum

Fig. 266. *Waldheimia flavescens* (aus Zittel). A die dorsale, B die ventrale Schale, *a*, *b*, *c* Eindrücke der Muskulinseritionen, *a* der Schließmuskeln (Adductoren), *c*, *c* der Muskeln zum Öffnen (Divaricatoren), *b*, *b'*, *b''* der Stielmuskeln (Adjustores), *s* Schloßgruben der oberen Schale, in welche die Schloßzähne *t* der unteren Schale passen, *l* Stützapparat der Arme, *f* Öffnung für den Stiel, *d* Deltidium.

Öffnen dienen (Divaricatoren) oder nach vorn davon ihren Angriffspunkt finden und den Schalenschluß herbeiführen (Adductoren). Die Muskeln hinterlassen auf beiden Schalen Abdrücke, welche namentlich für die Unterscheidung fossiler Formen wichtig sind. Den Hauptteil des Schalenraumes füllen die beiden meist spiral gewundenen Arme, welche links und rechts von der Mundöffnung liegen und Ursache zur Namengebung, „*Brachiopoden*“ oder „*Spirobranchier*“, gewesen sind. Sie besitzen auf ihrer von der Spiralachse nach außen gewandten Seite eine Längsfurche, die bis an die Spitze des Armes reicht und eine Reihe kleiner Tentakelchen trägt. Der Armapparat erinnert außerordentlich an den Lophophor der *lophopoden Bryozoen* (Fig. 263); man kann ihn aus demselben ableiten, wenn man sich vorstellt, daß jeder der beiden Lappen des Lophophors stark gewachsen sei und dabei sich spiral einkrümmt habe. Tatsächlich gleicht auch vorübergehend der Armapparat eines jungen *Brachiopoden* dem Lophophor der *Bryozoen*.

Im Rumpf der *Brachiopoden* findet sich eine von Flimmerepithel ausgekleidete Leibeshöhle, welche sich in die Arme und die Mantelfalten hinein erstreckt. Sie umschließt Darm, Leber und Geschlechtsorgane und zerfällt durch ein dorsales und ventrales, den Darm umfassendes Mesenterium in eine linke und rechte Hälfte; jede Hälfte

wiederum ist durch zwei quere, unvollkommen entwickelte Scheidewände (Gastro- und Iteoparietalbänder) in eine vordere, mittlere und hintere Kammer abgeteilt, ähnlich wie wir es für die *Sagitten* kennen gelernt haben. Wenn die Anordnung der Scheidewände nicht so klar und übersichtlich ist wie bei diesem Wurm, so ist das eine Folge der starken Verkürzung der Längsachse und der dadurch bedingten Windung des Darms. Letzterer besteht aus dem Ösophagus, einem von einer mächtigen Leber umhüllten Magen und einem Enddarm, welcher bei einem Teil der *Brachiopoden* blind geschlossen ist.

Die Geschlechtsorgane liegen hauptsächlich im Cölom der Mantelappen. Die Geschlechtsprodukte werden durch die Segmentalorgane entleert, welche mit weiter Mündung in einer Leibeskammer beginnen, das Septum durchbohren und in der nächstfolgenden Kammer nach außen münden. Entsprechend den zwei Septen finden sich bei *Rhynchonella* auch zwei Paar Segmentalorgane; sonst ist das vordere der beiden Paare rückgebildet. Als Nervensystem funktioniert ein Schlundring, in welchem eine schwache dorsale, in die Arme sich hinein erstreckende Masse das obere Schlundganglienpaar, eine stärkere ventrale das Bauchmark vertritt. Im Blutgefäßsystem verdient ein dorsal vom Magen gelegenes Herz Beachtung.

In der Entwicklungsgeschichte erinnern die *Brachiopoden* einerseits an *Sagitta*, andererseits an die *Ameliden*. Mit *Sagitta* haben sie gemeinsam, daß bei *Argiope* die Leibeshöhle durch Ausstülpung vom Darm aus entsteht und später durch quere Scheidewände in drei Höhlen zerlegt wird; annelidenähnlich ist die Gestalt der Larven und das Vorkommen larvaler Borsten, welche in besonderen Follikeln gebildet werden. — In früheren Erdperioden, besonders im Palaeozoicum, war die Tierklasse sehr reich an Individuen und Arten entwickelt, so daß ihre Schalen zu den wichtigsten Leitfossilien gehören. Jetzt lebt nur ein spärlicher Rest, zum Teil in großen Meerestiefen. Die wenigen Gattungen und Arten verteilen sich auf zwei Ordnungen. Die *Ecardines* haben kein Schalenschloß, ihre Schalen sind gleichförmig, wenn der Stiel zwischen beiden durchtritt, oder ungleich, wenn die ventrale allein vom Stiel durchbohrt (*Discina*) oder direkt festgewachsen ist (*Crania*). *Lingula anatina* Lam. Die *Testicardines* haben ein Schloß und ungleich entwickelte Schalen, von denen die ventrale allein die Öffnung für den Durchtritt des Stieles enthält. Der After ist rückgebildet. *Waldheimia flavescens* Lam. (Fig. 266). *Terebratula vitrea* Lam.

IX. Klasse.

Tunicaten, Manteltiere.

Vom Bau und der Erscheinungsweise der Würmer entfernen sich die ausschließlich im Meere lebenden *Tunicaten* in ganz erheblicher Weise; dafür besitzen sie im ausgebildeten Zustand eine äußere Ähnlichkeit mit den *siphoniaten Muscheln* und während ihrer Entwicklung eine Übereinstimmung im Bau wichtiger Organe mit den *Wirbeltieren*. Ersteres war Veranlassung, daß man lange Zeit die Tiere als *Molluscoiden* den echten *Mollusken* anschloß, ein Verfahren, welches nach unserem jetzigen Wissen vom Bau und von der Entwicklung beider Abteilungen unzulässig ist. Die ontogenetische Übereinstimmung dagegen hat dazu geführt, *Wirbeltiere* und *Tunicaten* als *Chordonier* zu vereinigen. Wenn man nun auch zugeben muß, daß viele Merkmale

eine Verwandtschaft mit den *Wirbeltieren* beweisen, so sind doch die vorhandenen Unterschiede so außerordentliche, daß sich eine Vereinigung beider Tiergruppen zu einem Hauptstamm nicht empfiehlt.

Ihren Namen haben die *Tunicaten* der — bei den *Appendicularien* allerdings noch fehlenden — *Tunica* zu verdanken, einer Hülle, welche wie eine Cuticula durch Ausscheidung vom Hautepithel gebildet wird; von gewöhnlichen Cuticulae unterscheidet sie sich jedoch dadurch, daß mesenchymatische Zellen in sie eindringen und ihr die Beschaffenheit von Bindesubstanz verleihen. Die Grundsubstanz ist bald faserig, bald homogen und hat noch die weitere interessante Eigentümlichkeit, daß sie bei der Elementaranalyse die gleiche Zusammensetzung aus Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff ergibt, wie die Zellulose ($C_6H_{10}O_5$), und auch mit diesem spezifisch pflanzlichen Stoff im mikrochemischen Verhalten übereinstimmt (Blaufärbung bei Behandlung mit Jodjodkalium und Schwefelsäure, Violettfärbung bei Chlorzinkjodzusatzen). Aus keiner Tierabteilung kennt man so reichliche Zellulosebildung.

Ein weiteres interessantes, weil an die Wirbeltiere erinnerndes Merkmal der *Tunicaten* ist die Umwandlung des Vorderdarms in eine Kieme, indem seine Wandung von Spalten durchbrochen wird, welche bei *Appendicularien* direkt nach außen, sonst in einen Vorraum, den Perithoracalraum, leiten. Während das Atemwasser durch die Kiemenpalten abfließt, werden die gleichzeitig mit ihm aufgenommenen Nahrungsbestandteile von einem ringförmigen Flimmerband erfaßt und mittelst einer dorsalen, öfters mit Tentakeln besetzten Längsfalte dem Ösophagus zugeleitet, umhüllt von Schleim, welcher vom Endostyl oder der Hypobranchialrinne ausgeschieden wird, einer flimmernden, für die *Tunicaten* äußerst charakteristischen ventralen Rinne des Kiemendarms.

Zwischen der Kiemenregion (dem hinteren Ende des Endostyls) und dem Magen liegt wie bei den Wirbeltieren auf der ventralen Seite der Herzschnlauch, eingeschlossen in einen Herzbeutel; er besitzt die sonst nirgends wieder vorkommende Eigentümlichkeit, daß die Richtung der Kontraktion innerhalb kurzer Zeit wechselt; nachdem das Herz einige Zeit alles Blut nach der Kieme getrieben hat, steht es still, um bald darauf seine Tätigkeit in entgegengesetzter Richtung aufzunehmen und das Blut von der Kieme weg nach dem Magen zu pumpen. Wenn wir zu der vorstehenden Schilderung noch hinzufügen, daß ein dorsal gelegenes Ganglion und ein hermaphroditer Geschlechtsapparat vorhanden ist, so sind die allgemeinen gültigen Merkmale der Klasse erschöpft; im übrigen unterscheiden sich die Endglieder der Reihe wesentlich voneinander, werden aber durch Mittelformen einander so genähert, daß an einer nahen Verwandtschaft nicht gezweifelt werden kann. An dem einen Ende der Reihe stehen die *Appendicularien*, an dem anderen die *Salpen* mit den ihnen nahe verwandten *Doliolen*; vermittelnde Formen sind *Ascidien* und *Pyrosomen*.

I. Ordnung. Appendicularien, Copelaten.

Die ein oder wenige Zentimeter großen *Appendicularien* leben meist an der Oberfläche des Meeres, mit dem vorderen Ende eingeschlossen in ein gallertiges, die noch fehlende *Tunica* ersetzendes Gehäuse, welches sie ohne Schädigung verlassen können; wie Kaulquappen schwimmen sie geschickt mittelst eines Ruderschwänzchens, das vom hinteren Ende

des Rumpfes entspringt. Im Rumpf (Fig. 267) liegt der hufeisenförmige Darm mit seinen zwei großen Kiemenspalten, welche ebenso wie der After im Gegensatz zu allen übrigen Tunicaten direkt nach außen münden. Unter dem Darm treffen wir das nur den *Kovalewskiden* fehlende Herz, oberhalb die meist hermaphroditen Geschlechtsorgane und das Nervensystem. Letzteres besteht aus einem Hirnganglion, welchem eine höchst einfach gebaute Statocyste und eine Flimmergrube anliegen, ferner einem Strang gangliöser Knötchen, der sich in den Schwanzabschnitt hinein erstreckt. Die feste Achse des Schwanzes

Fig. 267. A *Folia aethiopica*, ganzes Tier aus dem Gehäuse herausgenommen (nach Lohmann). B *Oicopleura cophocerca* Ggbr. (nach Fol). Der Rumpf mit der Basis des Schwanzes in seitlicher Ansicht besonders dargestellt und stärker vergrößert. o Mund, ov Ovar, h Hoden, d' Kiemendarm, d'' nutritorischer Darm mit Leberblindsack, en Endostyl, f Flimmerbögen, s Kiemenspalte, a After, c Chorda, m Schwanzmuskeln, g oberes Schlundganglion mit anliegender Statocyste und Verbindungsnerven zu g', erstem Ganglion des Schwanzes. Die Pfeile bezeichnen die Richtung der Wasserzirkulation, durch die Mundöffnung hinein, zum Teil durch die Kiemenspalten, zum Teil durch den After heraus.

bildet die Chorda dorsalis, ein von einer Zellenscheide umschlossener Gallertstrang, der den Muskeln zur Stütze dient und eine kurze Strecke weit in den Rumpf eindringt. Dieses Eindringen sowie der Umstand, daß die Reihe der Schwanzganglien wie das Rückenmark der Wirbeltiere dorsal von der Chorda lagert, muß jetzt schon besonders betont werden. *Oicopleura cophocerca* Ggbr.

II. Ordnung. Tethyodeen, Ascidiaeformes.

Mit Ausnahme der im Wasser frei flottierenden *Pyrosomen* sind alle *Ascidien* an Felsen, Pfählen, Hafenbauten oder am Grund des Meeres festgewachsen. Das mit der sitzenden Lebensweise zusammenhängende erhöhte Schutzbedürfnis hat zu einer enormen Entwicklung der Zellulosehülle geführt, welche, alle inneren Organe verdeckend, den *Ascidien* ein plumpes und unförmliches Aussehen verleiht (Fig. 268 A). Zwei meist auf erhabenen Stellen angebrachte Öffnungen, die Egestions- und Ingestionsöffnung, führen in das Innere des Körpers und spritzen Wasserstrahlen aus, wenn man die Tiere aus dem Wasser nimmt.

Nach Entfernung des Zellulosemantels findet man einen vollkommen an die Würmer erinnernden Hautmuskelschlauch von longitudinalen und zirkulär zu den beiden Öffnungen angeordneten Muskelfasern. Eingeschlossen in den Muskelschlauch liegen die Eingeweide, unter denen der Anfangs- oder Kiemendarm den ansehnlichsten Teil ausmacht. Der Kiemendarm, in den man durch die von kleinen Tentakeln umstellte Mundöffnung oder Ingestionsöffnung hineingelangt, ist ein weiter Sack, der einen ansehnlichen Hohlraum, die innere Kiemenhöhle, umschließt und selbst wieder in einem ihn allseitig umhüllenden Raum, dem Peribranchial- oder Perithoracalraum (äußere Kiemenhöhle) längs einer die Bauchseite bezeichnenden Linie aufgehängt ist (in der Figur A auf der linken Seite). Die Wand des Kiemendarms ist netzförmig durchbrochen von feinen, flimmernden Kiemenspalten, die in Längs- und Querreihen gestellt sind (Fig. 268 C); durch sie fließt das durch den Mund aufgenommene Atemwasser in den Perithoracalraum und von diesem durch die Egestionsöffnung nach außen ab.

Fig. 268. *Ascidia (Cione) intestinalis*. A von der linken Seite gesehen, linke Seite des Zellulosemantels und des Hautmuskelschlauches entfernt. B von der rechten Seite gesehen, Zellulosemantel ganz entfernt, Kiemendarm von der Ingestionsöffnung aus geöffnet. *i* Ingestionsöffnung, *t* Tentakelkranz, *e* Egestionsöffnung, *h* Mündung der „Hypophysis“, *g* Ganglion, *cl* Kloake (Perithoracal-

raum), *od* Oviduct (die schwarze Linie daneben das Vas deferens), *a* After, *d* Enddarm, *m* Hautmuskelschlauch, *k* Kiemensack, *s* Scheidewand zwischen Kloake und Leibeshöhle, *oe* Ösophagus, *st* Magen, *ho* verästelte Hodenschläuche am Magen und Darm, *ov* Ovar, *hd* Herz mit Pericard, *en* Endostyl, oben an dem Flimmerbogen endend, *c* Zellulosemantel, am unteren Ende mit Haftfäden. C ein Stück des Kiemennetzes, stärker vergrößert, um die Kiemenspalten zu zeigen.

Die durch den Schleim des Endostyls im Kiemendarm zurückgehaltenen Nahrungsbestandteile gelangen in den am Grund des Kiemensacks beginnenden Ösophagus, von da in den Magen, welcher meist mit einer Leber versehen ist, und endlich in ein gewundenes Darmrohr, welches durch den After in den Perithoracalraum mündet. Da in letzteren auch die Geschlechtsprodukte entleert werden, so heißt der unter der Egestionsöffnung gelegene Teil desselben Kloake. Wie die Kieme im Perithoracalraum, so kann der übrige Darm in einer be-

sonderen Leibeshöhle (Epicardialraum der Autoren) eingeschlossen sein, welche durch eine zarte Scheidewand von dem Perithoracalraum getrennt wird, mit dem Kiemendarm aber durch paarige Öffnungen zusammenhängt (Fig. 268 A s).

In der Leibeshöhle, welche bei Ascidien mit verkürzter, gedrungener Körperform fehlt, finden sich ferner noch die Geschlechtsorgane und das Herz, letzteres als ein oft S-förmig gekrümmter Schlauch zwischen Magen und Endostyl ausgespannt. Dem Endostyl gegenüber in der dorsalen Wand des Kiemendarms liegt das Ganglion zwischen Ingestions- und Egestionsöffnung; unter, selten über ihm liegt eine verästelte Drüse, welche in den an die Ingestionsöffnung grenzenden

Fig. 269. Ascidienentwicklung (nach Kupffer und Kowalewski). 1 eben ausgeschlüpfte Larve, 2 Querschnitt durch den Schwanz einer etwas jüngeren Larve, 3 ein erheblich früheres Entwicklungsstadium: Bildung der Chorda und des Nervensystems, 4 vorderes Ende einer Larve kurz vor dem Festsetzen. (1 *Phallusia mentula*, 2—4 *Phallusia mammillata*). *c* Chorda, *cl* Zellulosemantel, *n* Neuralrohr, *h* Anschwellung desselben: Hirn mit Auge (*au*) und Statocyste (*o*), *ne* Canalis neurentericus, *d* Darm (*d'* nutritorischer, *d''* respiratorischer Teil), *i* MundEinstülpung (Ingestionsöffnung), *e* Kloakenbläschen (Egestionsöffnung), *m* Muskeln des Schwanzes, *p* Haftpapillen, *ek* Ectoderm, *en* Entoderm.

Darmabschnitt mittelst der bei *Appendicularien* schon erwähnten Flimmergrube mündet und, weil sie dadurch an einen rasch vorübergehenden Entwicklungszustand der Hypophysis der *Wirbeltiere* erinnert, mit zweifelhaftem Recht Hypophysis genannt wird. Bei manchen *Ascidien* existieren besondere Exkretionsorgane, zahlreiche geschlossene, mit Exkreten gefüllte Bläschen.

Aus den Eiern der *Ascidien* gehen kleine, lebhaft bewegliche Larven hervor (Fig. 269), welche wie *Appendicularien* aussehen und dementsprechend aus Rumpf und Ruderschwanz bestehen; sie haben ferner eine überraschende Ähnlichkeit mit Embryonal- und Larvenstadien niederer *Wirbeltiere*, vor allem des *Amphioxus*. Dorsal von dem auf den Rumpf beschränkten Darm liegt das röhrlige Nervensystem, an dem man drei Abschnitte unterscheiden kann; zuvorderst das bläschenförmige Hirn (Archencephalon), in dessen

Wandungen ein primitives Auge und eine Statocyste eingebettet sind, weiterhin eine verjüngte Partie (Metencephalon), schließlich ein in den Schwanz eintretendes Rückenmarksröhr. In der Achse des Schwanzes liegt ein festes Stützorgan, die *Chorda dorsalis*, welche sich eine kurze Strecke weit in den Rumpf zwischen Darm und Nervenröhr einschiebt.

Die besprochenen Wirbeltiercharaktere der Ascidienlarve (Anwesenheit der *Chorda dorsalis* und ihre Einfügung zwischen Darm und Nervensystem, die röhrige Beschaffenheit des letzteren, seine Zusammensetzung aus Hirn und Rückenmark, seine rein dorsale Lage) gewinnen noch weiter an Bedeutung durch den Nachweis, daß die *Chorda dorsalis* und das Nervensystem der *Ascidien* sich embryonal in einer Weise anlegen, wie es nur bei den Wirbeltieren beobachtet wird, die *Chorda* durch Abschnürung vom Entoderm aus der dorsalen Wand des Urdarms, das Nervensystem dagegen aus dem Ectoderm durch Einfaltung. In beiden Gruppen kommuniziert vorübergehend das hintere Ende des Rückenmarksröhres durch den *Canalis neurentericus* mit dem Darm. Auf Grund dieser entwicklungsgeschichtlichen Befunde kann man mit Recht den Satz aufstellen, daß unter allen Wirbellosen die *Ascidien* den *Vertebraten* am nächsten stehen. Man kann diesen Satz noch weiter damit stützen, daß auch die ausgebildete *Ascidie* durch die Anwesenheit des Kiemendarms, die ventrale Lage des Herzens, wahrscheinlich auch durch die Anwesenheit des der Schilddrüse vergleichbaren Endostyls den *Wirbeltieren* trotz abweichender Körpergestalt ähnlich ist.

Bei der Metamorphose der beweglichen Larve in die festsitzende *Ascidie* spielen 4 Prozesse eine wichtige Rolle: 1. Die Larve befestigt sich mittelst dreier am vorderen Ende befindlicher ventraler Papillen. 2. Der Ruderschwanz wird eingezogen und nach vorhergegangener fettiger Degeneration resorbiert. 3. Die Gestalt wird unförmlich durch Ausscheidung des Zellulosemantels. 4. Vom Rücken her bilden sich 2 Hauteinstülpungen, die Perithoracalbläschen; dieselben umwachsen den Vorderdarm und verschmelzen zu dem einheitlichen Perithoracalraum. — Außer der geschlechtlichen Fortpflanzung besitzen viele *Ascidien* noch die Fähigkeit zu ungeschlechtlicher Vermehrung durch Knospung. Wo letztere besteht, führt sie zur Koloniebildung.

I. Unterordnung. *Monascidien*. Einzelascidien von meist ansehnlicher Größe, bald mit durchsichtigem Mantel: *Ascidia (Cione) intestinalis* L., *Phallusia mammillata* Cuv., bald mit lederartig trübem Mantel (*Cynthia microcosmus* Cuv.). Die Gattung *Clavellina* (*Cl. lepadiformis* Sav.) treibt an der Basis Wurzeläusläufer, an denen neue Tiere zu einer locker verbundenen Kolonie hervorsprossen; sie leitet so zur nächsten Gruppe über.

II. Unterordnung. *Synascidien*. Die zusammengesetzten *Ascidien* bestehen aus sehr kleinen Einzeltieren, welche, zu Hunderten in einen gemeinsamen Zellulosemantel eingebettet, ansehnliche Krusten auf Steinen,

Fig. 270. *Botryllus violaceus* (nach Carpenter). Links eine kleine, aus 19 Individuengruppen bestehende Kolonie. Rechts zwei Individuengruppen, stärker vergrößert.

Pflanzen und Tieren erzeugen. Meist sind die Tiere einer Kolonie auf viele kleine Gruppen verteilt, von denen eine jede ihre gemeinsame Kloake besitzt, um welche herum die Ingestionsöffnungen der 6–20 der Gruppe zugehörigen Tiere eine Rosette bilden. *Botryllus violaceus* Edw. (Fig. 270).

III. Unterordnung. *Pyrosomen* sind freischwimmende, pelagische *Syn-ascidien*. Die walzenförmige Kolonie umschließt eine nach abwärts mündende Zentralkloake; die einzelnen Tiere stehen zur Längsachse derselben senkrecht, und zwar so, daß die Ingestionsöffnung nach außen schaut, die genau opponierte Egestionsöffnung in die Kloake mündet. *Pyrosoma giganteum* Les., Feuerzapfen, durch intensives Leuchtvermögen ausgezeichnet.

III. Ordnung. Thaliaceen, Salpaeformes.

Wie die *Pyrosomen*, so gehören auch die salpenartigen *Tunicaten*, die echten *Salpen* und die *Doliolen*, der pelagischen Tierwelt an; in derselben spielen sie sogar eine hervorragende Rolle, einige trotz ihrer geringen Körpergröße durch ihr massenhaftes Auftreten, andere, namentlich die koloniebildenden Formen, durch ihre ansehnlichen Dimensionen. Ihrer Körpergestalt nach kann man eine Einzel-*Salpe* mit einer an

Fig. 271. *Salpa democratica* mit Knospenzapfen (*S. mucronata*). A in ventraler, B in seitlicher Ansicht. (Figurenerklärung siehe Fig. 273.)

beiden Enden geöffneten Tonne vergleichen, deren Wandung nach außen vom Zellulosemantel, nach innen vom Hautmuskelschlauch gebildet wird (Fig. 271). Die Muskeln sind sämtlich zirkulär und bilden 6–8 nicht immer vollkommen geschlossene Ringe, die wie Reifen den Innenraum umgürten. Indem ihre Kontraktionen das durch die Ingestionsöffnung einströmende Wasser durch die Egestionsöffnung austreiben, schwimmen die Tiere durch Rückstoß mit der Ingestionsöffnung voran.

Der Hohlraum der Tonne entspricht sowohl dem Kiemendarm wie dem Perithoracalraum der *Ascidien*. Bei den *Doliolen* sind beide Räume noch durch

eine von zwei Reihen Kiemenspalten durchbrochene Scheidewand getrennt (Fig. 273); bei den gewöhnlichen *Salpen* ist die Scheidewand zu einem schmalen, mit queren Wimperstreifen besetzten Balken rückgebildet, so daß Kiemenhöhle und Perithoracalraum in einen einheitlichen Raum zusammenfließen. Als weitere Reste des Kiemendarmes der *Ascidien* erhalten sich außerdem noch konstant der ventrale Endostyl und die den Kiemeneingang umfassenden Flimmerbögen. Die Eingeweide des Tieres liegen im Hautmuskelschlauch, da, wo Kiemenspalten und Endostyl sich nähern, meist zusammengedrängt zu einem

Knäuel, dem „Nucleus“ (Darm, Leber, Geschlechtsorgane, Herz). Nur das Ganglion erhält sich gesondert und liegt dem Endostyl gegenüber dorsal kurz vor dem Anfang des Kiemenbalkens; es steht im Zusammenhang mit einem hufeisenförmigen Ocellus.

Schon seit langem kennt man zweierlei *Salpen*; die einen leben als Einzeltiere isoliert für sich; bei den anderen sind viele Individuen hintereinander zu einer Kette oder nebeneinander zu einer Rosette vereinigt. Am Anfang vorigen Jahrhunderts entdeckte Chamisso, daß die Kettensalpen von den solitären erzeugt werden, und daß diese umgekehrt wieder von jenen abstammen, eine eigentümliche Entwicklungsweise, für welche Steenstrup später den Namen Generationswechsel eingeführt hat. Die solitäre Salpe (Fig. 271) ist die Amme, sie hat keine Geschlechtsorgane, wohl aber nahe dem hinteren Ende einen Knospenzapfen oder *Stolo prolifer*, welcher an seinem Ende mehrere Salpenkolonien hintereinander hervorsprossen läßt. Während die erste sich ablöst, reift eine zweite heran und beginnt eine dritte sich aus dem Knospenzapfen heraus zu differenzieren. Die kolonialen Salpen (Fig. 272) werden geschlechtsreif; jedes Tier einer Kolonie produziert nur ein Ei, die Anlage der solitären Salpe.

Fig. 272. *Salpa mucronata*, Teil einer jungen, noch nicht lange abgelösten Kette.

Fig. 273. *Doliolum denticulatum*. *i* Ingestionsöffnung, *f* Flimmerbögen, *g* Ganglion mit hufeisenförmigem Auge und davor gelegener Tentakel und Hypophysengrube, *k* Kieme, *en* Endostyl, *d* Darm, *st* Stolo prolifer, *e* Egestionsöffnung, *a* After, *h* Hoden, *m* Muskelreifen, *c* Zellulosemantel. Die Pfeile deuten die Richtung der Wasserströmung beim Schwimmen an; die Richtung des schwimmenden Tieres ist entgegengesetzt.

Fig. 272.

Fig. 273.

Da nun sowohl die Kettensalpen, wie die aus ihnen hervorgehenden Einzelsalpen schon besondere Namen erhalten hatten, ist man in der Neuzeit gezwungen worden, Doppelnamen anzuwenden. So bedeutet der Ausdruck *Salpa democratica-mucronata* Forsk., daß die *S. democratica* die Amme, die *S. mucronata* das geschlechtliche Kettentier ist; in derselben Weise sind die Namen *S. africana-maxima* Forsk., *S. runcinata-fusiformis* Cuv. gebildet. Von den eigentlichen Salpen unterscheiden sich die Tönnchen oder *Doliolen* durch die besser ausgebildete Kieme und einen noch mehr komplizierten Generationswechsel. *Doliolum denticulatum* Quoy u. Gaim. (Fig. 273).

Zusammenfassung der Resultate über Würmer.

1. Die **Würmer** sind bilaterale Tiere mit einem Hautmuskelschlauch und einem meist aus Ganglienknötchen bestehenden Zentralnervensystem.

2. Die Fortpflanzung ist vorwiegend geschlechtlich, doch kommt auch Pädogenese und Knospung und demgemäß Heterogonie und Generationswechsel vor.

3. Je nach Anwesenheit oder Mangel einer Leibeshöhle unterscheidet man parenchymatöse Würmer, **Scoleciden**, und Leibeshöhlenwürmer, **Cölhelminthen**.

4. Die typischen Vertreter der **Scoleciden** sind die **Plattwürmer**, Tiere von dorsoventral abgeplatteter Gestalt, deren Nervensystem aus den oberen Schlundganglien und den Seitensträngen, deren Nierensystem aus den verästelten Wassergefäßen (Protonephridien) besteht.

5. Die ursprünglichen Plattwürmer sind die *Turbellarien*, aus denen sich einerseits die *Trematoden* und *Cestoden*, andererseits die *Nemertinen* ableiten lassen.

6. Die *Turbellarien* sind durch ihr flimmerndes Körperepithel (Strudelkleid) charakterisiert; sie haben keinen After und keine Blutgefäße, ihr Darm besteht aus dem ectodermalen Schlundkopf und dem entodermalen Magen, welcher bei *Rhabdocoelen* ein stabförmiger Blindsack, bei *Dendrocoelen* reich verästelt ist.

7. Bei den parasitischen *Trematoden* ist das Flimmerkleid verloren gegangen oder auf das Larvenleben beschränkt, dafür finden sich Haftapparate zum Festhalten am Wirt, Haken und Saugnäpfe, bei den ectoparasitischen *Polystomeen* zahlreiche, bei den entoparasitischen *Distomeen* 1—2 Saugnäpfe.

8. Bei den *Distomeen* kommt es zum Wirtswechsel und zur Heterogonie. Aus den Eiern eines Distomum entsteht eine stets in Mollusken (1. Wohntier) schmarotzende Sporocyste; aus deren sich parthenogenetisch entwickelnden Eiern entsteht zumeist eine Cercarie, welche sich zum eingekapselten Distomum (im 2. Wohntier) und endlich zum geschlechtsreifen Distomum (im 3. Wohntier) umwandelt.

9. Die bekanntesten Distomeen sind *D. hepaticum* und *D. lanceolatum* (selten im Menschen, häufig im Schaf), *Bilharzia haematobia* in der Pfortader des Menschen, aber nur in wärmeren Klimaten.

10. Von den Trematoden sind die *Cestoden* unterschieden vor allem durch den Verlust des Darms, wozu meistens noch die Sonderung des Körpers in Scolex und Proglottiden kommt.

11. Der **Scolex** ist das Haftorgan der Bandwürmer und als solches mit Saugnäpfen und öfters auch mit Haken versehen; er hat ferner die Aufgabe, die Proglottiden durch terminale Knospung zu erzeugen.

12. Die **Proglottiden** enthalten den hermaphroditen Geschlechtsapparat.

13. Die in den Eiern sich bildenden sechshakigen Embryonen müssen in einen Zwischenwirt gelangen; zu dem Zweck müssen die Eier entweder passiv mit der Nahrung in dessen Darm verschleppt werden oder in das Wasser gelangen, wo die Embryonen als Flimmerlarven herumschwimmen, bis sie Fische infizieren.

14. Im Zwischenwirt kapseln sie sich im Bindegewebe von Muskeln oder anderen Organen ein und verwandeln sich direkt in den Scolex (Plerocercoid) oder in eine Blase (**Finne**, *Cysticercus*), die in ihrem Innern einen bis viele Scolices erzeugt.

15. Der Scolex wird aus der Cyste befreit, wenn er durch Verfütterung in den Darm eines geeigneten Wohntiers gelangt, und erhält dadurch die Fähigkeit, einen Bandwurm zu bilden.

16. Im Menschen kommen besonders vor: als Finnen die *Taenia echinococcus* (Bandwurm im Hund) und *Taenia solium*, als geschlechtsreife Tiere *T. saginata* (Finne im Rind), *T. solium* (Finne im Schwein), *T. nana*, *Dibothriocephalus latus* (Plerocercoid in Hecht, Barsch, Quappe, einigen Salmoniden).

17. Die *Nemertinen* unterscheiden sich von den Turbellarien durch die Anwesenheit eines Afterdarms, eines besonderen über dem Darm liegenden Rüssels und der Blutgefäße.

18. Von den Plattwürmern entfernen sich wesentlich in ihrer Gestalt die **Rotatorien**; sie gleichen ihnen in der Beschaffenheit des Wassergefäßsystems; durch ihre Radscheibe erinnern sie an die bei Würmern weit verbreitete Trochophoralarve.

19. Die Merkmale der **Cölhelminthen**, sowohl die anatomischen wie die Entwicklungsgeschichtlichen, sind am schönsten bei den **Chätognathen** ausgeprägt; dieselben sind hermaphrodite Würmer mit dreigeteilter Leibeshöhle, mit Flossen und zum Kauen dienenden Borsten.

20. Die **Nematoden** sind meist getrenntgeschlechtliche, meist parasitische, fadenförmige Würmer mit drehrundem, ungegliedertem Körper, mit Nervenring (keine Ganglien), paarigen Exkretionsgefäßen, deutlichen Seitenlinien, röhrigem Geschlechtsapparat.

21. Die wichtigsten Arten sind die im Dünndarm, resp. Dickdarm des Menschen lebenden *Ascaris lumbricoides* und *Oxyuris vermicularis*, das im Dünndarm blutsaugende *Ankylostoma duodenale*, der im Coecum unschädlich angesiedelte *Trichocephalus dispar*, die berüchtigte *Trichinella spiralis*; heißen Klimaten gehören an: *Strongyloides intestinalis*, *Filaria sanguinis hominis* (F. Bancrofti) und *Filaria (Dracunculus) medinensis*.

22. Wichtige Pflanzenparasiten sind *Heterodera schachtii* und *Tylenchus tritici*, welche die als Rüben- resp. Weizenmüdigkeit bekannten Erscheinungen veranlassen.

23. Von den Nematoden unterscheiden sich die ebenfalls parasitischen ascarisartigen **Acanthocephalen** (Echinorhynchen) durch den Mangel des Darms, durch die Anwesenheit eines bestachelten Rüssels und eines sehr komplizierten Geschlechtsapparates.

24. Die **chätopoden Anneliden** haben mit den Nematoden die rundliche Gestalt gemeinsam; sie unterscheiden sich von ihnen durch die Gliederung: durch die Ringelung des Körpers, durch die segmentale Wiederholung der Septen (Dissepimente), Segmentalorgane und Blutgefäßanastomosen, durch das Strickleiternnervensystem.

25. Das wichtigste Merkmal der **Chätopoden** sind die in besonderen Follikeln entstehenden Borstenbüschel (meist vier in einem Segment); die Borsten sind spärlich bei den hermaphroditen *Oligochäten*, zahlreich und von besonderen Parapodien getragen bei den meist gonochoristischen *Polychäten*.

26. Den chätopoden Anneliden sind nahe verwandt die **Gephyreen**; dieselben sind Schläuche mit Tentakelkrone oder spatelförmigem Kopflappen; sie haben die Gliederung und die Borstenbewaffnung mehr oder minder vollständig eingebüßt. Andeutungen der Gliederung

treten während der Entwicklungsgeschichte auf und sind auch anatomisch in der Anwesenheit eines Bauchmarks und von Segmentalorganen nachweisbar.

27. Zu den Anneliden gehören endlich noch die **Hirudineen**, hermaphrodite Würmer, welche anstatt der Borsten mit Saugnapfen ausgerüstet sind. Ihre abgeplattete Gestalt, parenchymatöse Beschaffenheit, der rudimentäre Zustand ihrer Leibeshöhle verleihen den Tieren Ähnlichkeit mit den Plattwürmern.

28. Die Hirudineen haben zum Verwunden entweder einen Rüssel (*Rhynchobdelleae*) oder 3 längsgestellte, gezähnte Kiefer (*Gnathobdelleae*); zu den Kieferegeln gehört der medizinische Blutegel, *Hirudo medicinalis*.

29. Die **Enteropneusten** (*Balanoglossus*) sind äußerlich gekennzeichnet durch die Anwesenheit des in einem Kragen steckenden Rüssels, anatomisch durch die Umbildung des Vorderdarms zur Kieme.

30. Die **Bryozoen** sind ähnlich den Hydrozoen stockbildende Tiere mit einer Tentakelkrone; sie unterscheiden sich von ihnen durch das gangliöse Nervensystem und den hufeisenförmigen Darm, zum größten Teil auch durch die Anwesenheit einer Leibeshöhle.

31. Nach der Lage des Afters innerhalb oder außerhalb der Tentakelkrone unterscheidet man *Entoprocten* und *Ectoprocten*.

32. Die **Brachiopoden** haben eine zweiklappige Kalkschale, welche Analogien zu den Schalen der Muscheln bietet, nur daß an Stelle linker und rechter Schalenklappen dorsale und ventrale vorhanden sind.

33. Die geräumige Leibeshöhle wird durch 2 unvollkommene Scheidewände (Ligamente) in 3 Kammern zerlegt, von denen stets eine, seltener zwei mit Segmentalorganen versehen sind.

34. Die Brachiopoden sitzen meist mittelst eines Stieles fest; nach dem Vorhandensein oder dem Mangel eines Schalenschlosses zerfallen sie in die afterlosen Testicardines und die mit After versehenen Ecardines.

35. Die **Tunicaten** besitzen zwar noch den Hautmuskelschlauch der Würmer, unterscheiden sich aber im übrigen Bau erheblich von ihnen. Ihr wichtigstes Merkmal ist die aus Zellulose bestehende Tunica; weiter ist konstant, daß der Vorderdarm zum Kiemensack geworden ist, daß derselbe den Endostyl enthält, daß sich ein ventrales Herz mit wechselnder Kontraktionsrichtung vorfindet.

36. Die Tunicaten sind durch zwei andere Merkmale besonders interessant: 1. Die *Salpen* haben einen typischen Generationswechsel zwischen den ungeschlechtlichen solitären Salpen und den geschlechtlichen Kettensalpen. 2. Die **Tunicaten** sind **Nächstverwandte der Wirbeltiere**, indem die *Ascidien* als Larven die Chorda dorsalis besitzen, welche bei den *Appendicularien* dauernd vorhanden ist. Entwicklungsgeschichtlich bildet sich das Nervensystem wie bei den Wirbeltieren als ein Rohr, das durch den Canalis neur-entericus mit dem Darm zusammenhängt, rein dorsal liegt und aus Hirn und Rückenmark besteht.

IV. Stamm.

Echinodermen, Stachelhäuter.

Durch ihre radialsymmetrische Gestalt entfernen sich die *Echinodermen* von den meisten übrigen Tierstämmen, erinnern dagegen an die *Cölenteraten*; sie wurden daher auch mit letzteren seit Cuviers epochemachender Typentheorie unter dem Namen „*Radiaten*“ vereint, bis Leuckart eine Trennung auf Grund ihres abweichenden Baues, namentlich wegen der Anwesenheit einer Leibeshöhle, herbeiführte. In der Tat hat auch die radiale Symmetrie der *Echinodermen* einen ganz verschiedenen Wert. Während bei den *Cölenteraten* die Zahl 4 oder (wahrscheinlich von 4 abgeleitet) die Zahl 6 zugrunde liegt, sind die *Echinodermen* mit wenigen Ausnahmen fünfstrahlig. Während ferner die radiale Symmetrie bei den *Cölenteraten* als ein ursprünglicher, niederer Zustand der Körperform angesehen werden muß, ist sie bei den *Echinodermen* aus der bilateralen Symmetrie abzuleiten; die *Echinodermen* sind aus bilateral-symmetrischen, wahrscheinlich wurmartigen Stammformen durch Rückkehr zu einer niederen Grundform hervorgegangen; darauf weisen ihre bilateral-symmetrischen Larven hin und viele Anklänge an bilaterale Symmetrie im Bau besonders der primitiven Formen (*Crinoideen*). Von dieser primitiven Bilateralität ist scharf die bilaterale Umformung zu unterscheiden, welche radial-symmetrische Organe, wie das Ambulacralsystem, der Geschlechtsapparat etc., bei hochdifferenzierten *Echinodermen* erfahren (vgl. Bivium der *Seeigel* und Trivium der *Seewalzen*). Die Hauptachse des radial-symmetrischen Körpers wird an dem einen bei *Seeigeln*, *Schlangensterne* und *Seesterne* nach abwärts gewandten, ventralen Pol durch die Mundöffnung, an dem andern Ende häufig durch den After charakterisiert.

Den Tieren verleiht die Beschaffenheit ihrer Haut ein charakteristisches Äußere. Unter dem häufig flimmernden Epithel bilden sich im mesodermalen Bindegewebe Kalkplatten, welche wie Knochenplatten den Körper panzern und, da sie sich meist in Spitzen und Stacheln erheben, den Namen „Echinodermen“, „Stachelhäuter“ veranlaßt haben. Das mesodermale Hautskelett kann zwar einer Rückbildung unterliegen, wie bei *Holothuriern*, schwindet aber auch dann nur selten ganz (*Pelagothuriern*), gewöhnlich erhält es sich in Resten, den Kalkankern und Kalkrädchen. Eigentümliche Anhänge der Haut, welche bei vielen Seesternen und Seeigeln vorkommen, sind die Sphäridien und Pedicellarien (Fig. 298). Erstere sind Sinnesorgane, letztere von einem Kalkskelett gestützte Greifapparate, die im Bau an Zangen erinnern und gewöhnlich von besonderen Stielen getragen werden; sie sind im Leben äußerst beweglich und scheinen zur Reinigung der Haut oder zur Verteidigung zu dienen; zu letzterem Zwecke sind manche *Pedicellarien* mit Giftorganen ausgerüstet.

Gewisse Kalkplatten haben ein besonderes vergleichend-anatomisches Interesse, weil sie bei vielen Larven frühzeitig auftreten und auch beim ausgebildeten Tier in verschiedenen Klassen in gleicher Lagerung nachgewiesen werden können. Im Umkreis des Afters liegen zunächst 5 interradiale „Basalia“, weiterhin 5 Radialia („apicales Skelett“), im Umkreis des Mundes 5 interradianale „Oralia“.

Ambulacral-
gefäße.

Nicht minder charakteristisch als das Skelett ist das zur Fortbewegung dienende Ambulacralgefäßsystem, auch Wassergefäßsystem genannt (Fig. 274). Dasselbe ist ein mit Wimperepithel ausgekleidetes Röhrensystem; es beginnt zumeist auf der Oberfläche der Haut, und zwar dann gewöhnlich mit der Madreporenplatte, einer Kalkplatte, welche von feinen Öffnungen siebartig durchbrochen wird und zur Aufnahme von Seewasser dient. Das Wasser gelangt in einen Kanal, welcher wegen der bei *Seesternen* vorhandenen starken Verkalkung seiner Wandungen der Steinkanal heißt und abwärts zu einem den Mund umgebenden Ringkanal leitet. An letzterem sitzen gewöhnlich mehrere (bis zu 5 Paar) Polische Blasen, welche man neuerdings ebenso wie die Tiedemannschen Körperchen der *Seesterne* als Anhänge deutet, die nach Art der Lymphdrüsen Leukocyten liefern. Vom Ringkanal strahlen ferner 5 Ambulacralgefäße aus, um links und rechts

Fig. 274. Schema des Ambulacralgefäßsystems eines Seesterns, *ma* Madreporenplatte, *st* Steinkanal, *k* Ringkanal, *p* Polische Blasen, *r* Ambulacralgefäße, *s* Füßchen, *ap* Ambulacralampullen. ☐

Seitenäste abzugeben, welche über die Körperoberfläche hervortreten und die Ambulacralfüßchen darstellen, die höchst merkwürdigen Fortbewegungsorgane der *Echinodermen*. Jedes Füßchen ist ein Schlauch mit muskulösen Wandungen, welcher durch Einpumpen von Wasser prall gefüllt und in die Länge gedehnt, andererseits durch Kontraktion seiner Muskeln verkürzt werden kann; meist trägt es am Ende zum Festhalten eine Saugscheibe; an seiner Basis ist es mit einem kleinen Reservoir versehen, der in der Leibeshöhle liegenden Ambulacralampulle. Will ein *Echinoderm* sich in einer bestimmten Richtung bewegen, so schickt es in derselben seine Füßchen aus, verankert sich mit den Saugscheiben und zieht den Körper durch Verkürzung der Füßchen nach. Bei den festsitzenden *Crinoideen* und den sich schlängelnden *Ophiuroideen* sind die Ambulacralanhänge nicht als Füßchen, sondern als Taster entwickelt, dienen nicht zur Fortbewegung und haben keine Saugscheiben

und keine Ampullen. Auch bei *Seeigeln* und *Holothuriern* sind mancherorts die Füßchen ohne Saugscheibe und zu Tentakeln oder Kiemen umgebildet. Gewöhnlich endigt jedes Ambulacralgefäß mit einem unpaaren Tentakel, welcher als Geruchsorgan funktionieren soll.

Die Anordnung des Ambulacralgefäßsystems bestimmt die Anordnung der übrigen Organe. Neben dem Steinkanal kann ein früher mit Unrecht „Herz“ genanntes strangförmiges Organ verlaufen, welches jetzt als lymphoide Drüse oder auch als eine Anhäufung exkretorisch wirkender Lymphkörperchen („glande ovoide“, Paraxondrüse, Septalorgan) gedeutet wird. Den Ringkanal begleitet ein Blutgefäßring, die Ambulacralgefäße begleiten 5 radiale Blutgefäße, zu denen sich oft noch 2 am Darm hinziehende Gefäße gesellen. Umhüllt ist das Blutgefäßsystem von den perihämalen Räumen. „Herz“ und Steinkanal vom Axialsinus, welcher bei Seesternen und Seeigeln dicht unter der Madre-

Ambulacrale
und inter-
ambulacrale
Organe.

porenplatte in eine Ampulle übergeht, die sowohl mit dem Lumen des Steinkanals als auch durch die Öffnungen der Madreporenplatte nach außen kommuniziert (vergl. Fig. 276a). Fehlt der Axialsinus, wie z. B. bei *Crinoideen* und *Holothuriern*, so kann der Steinkanal direkt in die Leibeshöhle münden, in welche bei den *Crinoideen* Wasser von außen durch die Kelchporen hineingelangt. Auch das Nervensystem beginnt mit einem perioralen, häufig noch im Ectoderm lagernden Nervenring und setzt sich in 5 Ambulacralnerven fort. Außer diesem ambulacralen kann noch ein „apicales“ Nervensystem vorhanden sein. Die 5 vom Zentrum gemeinsam ausstrahlenden Ambulacralgefäße, Blutgefäße und Nerven markieren im Körper gewisse Hauptlinien, die Radien erster Ordnung oder Ambulacralradien; zwischen denselben in einem Radius zweiter Ordnung, interambulacral oder interrarial mündet dagegen der Steinkanal mit der Madreporenplatte und liegt das Septalorgan („Herz“). Ebenfalls interambulacral sind die nur bei wenigen Arten hermaphroditen Geschlechtsorgane angebracht, in der Regel 5 einzelne oder 5 Paar traubige Drüsen- resp. Drüsengruppen; sie sind in der geräumigen Leibeshöhle an besonderen Aufhängebändern befestigt. In der Leibeshöhle, welche für die Resorption und Verteilung der Nahrung eine ganz hervorragende Rolle spielt, findet sich ferner der durch ein Mesenterium an der Körperwand aufgehängte Darm.

Die 5 Geschlechtsdrüsen entwickeln sich aus einer einheitlichen Anlage, welche mit dem Septalorgan genetisch in Verbindung steht; diese Anlage wandelt sich mit Ausnahme von *Crinoideen* und *Holothuriern* in einen perianalen Ring (Rhachis) um, von dem die Geschlechtsdrüsen hervorsprossen. — Die sogenannten Blutgefäße sind faserige, von lakunären Spalten durchsetzte Stränge und verdienen somit kaum ihren Namen; die perihämalen Räume stammen vom Cölom ab, desgleichen der Axialsinus und ein Hohlraum, welcher die Geschlechtsdrüsen und deren Rhachis umscheidet. — Zur Atmung dienen bei den *Echinodermen* die verschiedenartigsten Einrichtungen: dünnwandige Ausstülpungen der Leibeshöhle über die Körperoberfläche hinaus, Kiemen im engeren Sinne, wie sie im Umkreis des Peristoms der Seeigel und auf dem Rücken der Seesterne vorkommen, ferner die mannigfachen Anhänge des Ambulacralsystems, die Bursae der *Ophiuren*, die Wasserlungen der *Holothuriern* etc.

Die *Echinodermen* sind ausschließlich Bewohner des Meeres, welches sie in ganz außergewöhnlicher Individuenzahl bis in die größten Tiefen hinein bevölkern. Manche Gruppen, wie die meisten *Haarsterne*, sind vorwiegend Tiefseebewohner, andere bevorzugen die felsigen Küsten. Namentlich zur Fortpflanzungszeit sammeln sich am Meeresufer *Seeigel*, *Seesterne* und *Holothuriern*, um die Geschlechtsprodukte in das Wasser zu entleeren, wo ihre Vereinigung (Befruchtung) erfolgt. Nicht wenige Arten — man kennt im ganzen 58 Fälle aus den 5 Klassen der *Echinodermen* — tragen die junge Brut in besonderen Behältern der Körperoberfläche längere Zeit mit sich herum.

Wo keine Brutpflege vorhanden ist, schlüpfen aus den Eiern Larven aus, welche freischwimmend an der Oberfläche des Wassers pelagisch leben und sich von den ausgebildeten Tieren ganz wesentlich unterscheiden, einmal durch ihre weiche, gallertige und durchsichtige Beschaffenheit, zweitens durch ihre bilaterale Symmetrie (Fig. 275). Durch

Entwicklung von lappigen Fortsätzen und dünnen, von Kalkstäben gestützten Armen gewinnen sie ein höchst abenteuerliches und verschiedenartiges Aussehen (*Plutei* der Seeigel und Ophiuren, *Brachiolarien* und *Bipinnarien* der Seesterne, *Auricularien* der Holothurien); sie lassen sich aber alle auf eine gemeinsame Ausgangsform zurückführen, welche durch die Anwesenheit eines dreiteiligen Darmes und einer den Mund umgebenden Flimmerschnur an manche Wurmlarven, besonders an die *Tornaria* des *Balanoglossus*, erinnert. Die Unterschiede im Aussehen der Larve sind einerseits bedingt durch die Art der Ausbuchtungen der Wimperschnur, andererseits dadurch, daß dieselbe in zwei oder mehrere sich von neuem schließende Stücke zerlegt werden kann (Fig. 275 V).

Fig. 275. Echinodermenlarven (nach Johannes Müller). *m* Mund, *a* After. I gemeinsame Ausgangsform aller Larven. II, III Entwicklungsstadien der Holothurien-Auricularia. IV, V Entwicklungsstadien der Asteriden-Bipinnaria. VI Pluteus eines Spatangiden. Die schwarze Linie bezeichnet den Verlauf der Wimperschnur.

Die Umwandlung der bilateralen Larve in das radial gebaute Echinoderm ist sehr kompliziert; sie wird frühzeitig vorbereitet durch Ausstülpungen des Darmes, welche die Anlagen der Leibeshöhle und des Ambulacralgefäßsystems liefern. Von ihrer Entwicklungsweise eine zusammenfassende kurze Darstellung zu geben stößt auf Schwierigkeiten, weil der Prozeß in den einzelnen Abteilungen verschieden zu verlaufen scheint, außerdem aber auch erhebliche Widersprüche zwischen den

Angaben und Deutungen der verschiedenen Autoren bestehen. Am verbreitetsten scheint folgende Entwicklungsweise zu sein (Fig. 276). Vom Grund des Urdarms schnürt sich eine einheitliche Vasoperitonealblase ab (*he*), welche sich in ein linkes und rechtes Bläschen teilt. Das linke Bläschen entwickelt eine Mündung nach außen, die Madreporenöffnung. Jedes Bläschen sondert sich in eine vordere (*h*) und hintere (*c*) Anlage, jene die Anlage des Wassergefäßsystems oder Hydrocöls, diese die Anlage des Cöloms. Die Cölomsäckchen entwickeln sich beide weiter und liefern die geräumige Leibeshöhle des Echinoderms; die sie trennende Membran wird zum Mesenterium. Die rechte Hydrocölanlage dagegen wird rudimentär, wird vielleicht in manchen Fällen sogar überhaupt nicht mehr gebildet. Das linke Hydrocölbläschen dagegen, welchem die Ausmündung auf der Haut zufällt, sondert sich 1) in einen vorderen kleineren Abschnitt, die Anlage der Ampulle und des Axialsinus (daher auch vorderes Cölomsäckchen genannt), 2) einen Verbindungsgang, den Steinkanal, 3) eine hintere Anschwellung, das Hydrocöl im engeren Sinne. Letzteres gibt den Anstoß zur Umwandlung der streng bilateralen Larve in das radial-symmetrische *Echinoderm*; es dehnt

sich zu einem den Ösophagus umschließenden Ring aus, welcher 5 radiale Ausstülpungen, die Anlagen der Ambulacralgefäße, bildet. Indem diese die Körperoberfläche vor sich herreiben, entstehen bei den *See-* und *Schlangensternen*, welche die Verhältnisse am klarsten erläutern, die Arme als Auswüchse, welche an Knospen erinnern (Fig. 277). — Systematik. Schon bei einer oberflächlichen Betrachtung kommt man dazu, die Echinodermen in 4 Klassen zu teilen, die *Asteroideen*, *Crinoideen* (*Pelmatozoen*), *Echinoideen*

Fig. 276.

Fig. 277.

Fig. 276. Drei Stadien der Bildung der Leibeshöhle und des Wassergefäßsystems einer *Echinuslarve* (Schema nach Bury und Mac Bride). Bezeichnungen: *d* Enddarm mit After, *m* Magen, *s* Stomodaeum mit Mund; *hc* einheitliche Anlage des Ambulacralsystems und Cöloms, *h*¹, *h*² linkes und rechtes (rudimentäres) Hydrocölmsäckchen, *b* Steinkanal, *a* dessen Ampulle, *c*¹, *c*² linkes und rechtes Cölomsäckchen.

Fig. 277. Bildung der *Ophiure* von der Pluteuslarve aus (nach Joh. Müller aus Heider-Korschelt).

und *Holothurien*. Von den *Asteroideen* trennt man neuerdings allgemein die *Ophiuroideen*; dagegen kann man geteilter Meinung sein, ob man die *Crinoideen* oder die *Asteroideen* als die ursprünglichsten Formen an die Spitze stellen soll. Die schwerwiegenderen Gründe sprechen zugunsten der *Crinoideen*; dagegen sind die *Asteroideen* unzweifelhaft geeigneter, um in das Studium der *Echinodermen* einzuführen.

I. Klasse.

Asteroideen, Seesterne.

Am Körper eines *Seesterns* kann man zwei Bestandteile unterscheiden, die zentrale Körperscheibe und die von ihr in der Regel in Fünzfahl ausstrahlenden Arme (Fig. 278, 284). Das Verhältnis, in dem beide Teile zueinander stehen, schwankt zwischen zwei Extremen: bei manchen *Seesternen* spielen die Arme die Hauptrolle, und die Körperscheibe sieht nur wie die Verwachsungsstelle ihrer proximalen Enden aus (Fig. 278, 279); auf der anderen Seite kann die Körperscheibe an Bedeutung gewinnen, sich auf Kosten der Arme vergrößern und diese gleichsam in sich aufsaugen, so daß die Arme nur als die 5 Ecken der pentagonalen Scheibe zur Geltung kommen (Fig. 280, 282).

Ferner unterscheiden wir am *Seestern*, und zwar sowohl an den Armen, wie an der Körperscheibe, eine dorsale und eine ventrale Seite,

welche mit schmalen Randpartien ineinander übergehen. Die ventrale Seite ruht bei normaler Stellung des Tieres auf dem Boden; sie trägt die im Zentrum angebrachte Mundöffnung und die von dieser beginnenden, bis in die Armspitzen reichenden 5 Ambulacralfurchen; dorsal dagegen lagert nahezu im Zentrum der After (sofern er nicht rückgebildet ist), exzentrisch in einem der Interambulacra die Madreporenplatte (Fig. 280a). (Bei vielarmigen Seesternen können 2–16 Interradien mit Madreporenplatten ausgerüstet sein.)

Fig. 278.

Fig. 279.

Fig. 280.

Fig. 278. Kometenform von *Linckia multifora* (aus Heider-Korschelt). Einer der 5 Arme erzeugt durch Knospung einen neuen Seestern.

Fig. 279. *Ophidiaster Ehrenbergi*, Kometenform (der ursprüngliche Arm nur zum kleinsten Teil dargestellt (nach Haeckel).

Fig. 280. *Culcita pentangularis*, vom Rücken gesehen. *b* aufgebogene Enden der Ambulacralfurchen, *a* Madreporenplatte (aus Ludwig).

Die Haut eines *Seesterns* ist überall von großen und kleinen aneinander gefügten Kalkplatten geschützt; dieselben machen den Körper eines toten *Seesterns* hart und starr; während des Lebens aber sind sie so sehr verschiebbar, daß der *Seestern* in ganz überraschender Weise seine Arme einrollen und umbiegen und seinen Körper durch enge Öffnungen und Spalten hindurchschieben kann. Unter den Skelettstücken verdienen besondere Beachtung die Ambulacralia, welche das Dach der Ambulacralfurche bilden und, wie man am besten auf Querschnitten

Fig. 281. Links Querschnitt durch den Arm von *Astropecten aurantiacus*, in der Mitte drei aus je zwei Ambulacralien bestehende Wirbel desselben Tieres, von oben gesehen, rechts Querschnitt durch den Arm von *Ophiothrix fragilis*. *m* (*m*¹ *m*²) Marginalia, *a* Ambulacralia (bei *Astropecten* auf der linken Seite zum Teil durch den Füßchenkanal verdeckt), *ad* Adambulacralia, *b* Bauchplatten, *r* Rückenplatten der Ophiuren; *n* Ambulacrallnerv, *g* Blutgefäß, *w* Wassergefäß, *b* Ampulle, *c* Leibeshöhle, *d* Darmblindsäcke.

durch einen Arm sieht, diese Furche gegen die Leibeshöhle der Arme abschließen (Fig. 281). In jedem Arm sind zwei Reihen von Ambulacralia vorhanden, welche wie Dachsparren in der Mittellinie zusammenstoßen. Ein in dieser Weise zusammengefügt Paar nennt man einen Ambulacralwirbel, weil die Paare in der Längsrichtung des Armes wie Wirbel aufeinander folgen. An die seitlichen Enden eines „Wirbels“ fügen sich die Adambulacralia und an diese wieder die minder konstanten Marginalia, welche die Seitenwände der Arme panzern (Fig. 281 *ad*, m^1 , m^2). An der Spitze der Arme enden die Ambulacralreihen mit einem unpaaren Terminalstück.

Die Organe eines Seesterns liegen zum Teil in der Leibeshöhle, zum Teil in der Ambulacralfurche. Der Leibeshöhle gehört der zu einem umfangreichen Magen ausgeweitete Darm an, welcher geraden Wegs vom Mund zum Rücken emporsteigt, um dort auszumünden oder blind geschlossen zu endigen (Fig. 282, 283); vom Afterdarm entspringen oft kleine Blindschläuche, vom Magen 5 Kanäle, die sich in 5 Paar Blindsäcke gabeln, die reich mit Ausbuchtungen besetzten, weit in die Arme vordringenden Leberschläuche. Neben den Leberschläuchen liegen die traubigen Geschlechtsdrüsen, welche im Winkel zwischen zwei Armen münden (Fig. 282, 283). In der Leibeshöhle findet man schließlich noch den Steinkanal, der, begleitet von dem Septalorgan, dem „Herzen“ (Fig. 283), und mit ihm in den Axialsinus eingeschlossen, in einem der Interambulacra von der Madreporenplatte zu dem die Mundöffnung umgebenden Ringkanal herabsteigt.

Am Grund der Ambulacralfurche zwischen den Füßchen findet man die von ihren perioralen Zentralorganen ausstrahlenden

Fig. 282. *Asteriscus verruculatus*, vom Rücken aus geöffnet (nach Gegenbaur), *h* Leberblindschläuche, *i* rosettenförmiger Magen (mit After (*a*), *g* Geschlechtsdrüsen).

Fig. 283. Ein durch ein Ambulacrum und das entgegengesetzte Interambulacrum von *Solaster endeca* geführter Radialschnitt. *s* Steinkanal mit Madreporenplatte, daneben das Septalorgan („Herz“), *o* Mund, *v* Magen, *c* Leberschlauch, *g* Geschlechtsdrüsen, *p* Füßchen.

ambulacralen Nerven, „Blutgefäße“ und Wassergefäße. Die im Ectoderm liegenden Ambulacralnerven enden an der Spitze der Arme mit einem Pigmentfleck, der den Bau eines sehr vereinfachten Facettenauges hat.

Außer ihnen werden noch tiefer gelegene Nervenstränge beschrieben, einer neben dem Blutgefäß, ein zweiter im Epithel des Armcöloms. Von den ambulacralen Wassergefäßen (Fig. 281) treten Seitenäste ab und versorgen die Füßchenkanäle, welche in der Leibeshöhle mit den Ampullen beginnen und durch den Zwischenraum zwischen zwei Ambulacralwirbeln in die Furche übertreten, um hier die Füßchen zu bilden. Wie die Ambulacralampullen, so liegen auch die Anhänge des Ringkanals, die Polischen Blasen (5 oder mehr) und die 5 Paar Tiedemannschen Körperchen in der Leibeshöhle, letztere lymphoide Organe, in welche der Wassergefäßring mit verästelten Kanälen eindringt.

Fig. 284.

Fig. 285.

Fig. 284. *Pythonaster Murrayi* (nach Sladen), in ventraler Ansicht. Mundöffnung und die von ihr ausstrahlenden Ambulacralfurchen mit den Füßchenreihen. (Die Arme sind nur zum Teil dargestellt.)

Fig. 285. *Ophioglypha bullata*, vom Rücken gesehen (nach Wyville Thomson).

Da die Arme eines Seesterns fast alle wichtigen Organe enthalten, erklärt sich ihre große physiologische Selbständigkeit; abgelöste Arme leben nicht nur weiter, sondern regenerieren sogar das ganze Tier, indem sie zuerst die Körperscheibe bilden, an welcher dann die neuen Arme als kleine Knospen herauswachsen (Kometenform [Fig. 278, 279]); die Ablösung kann entweder durch Verletzung herbeigeführt oder, was nicht selten vorkommt, spontan eingetreten sein.

Ansehnliche Arme und kleine Mundscheibe besitzen die *Asteriaden*, *Asterias glacialis* J. Müll., einer der verbreitetsten Seesterne. Mittleren Ausbildungsgrad der Arme zeigen die afterlosen *Astropectiniden*: *Astropecten aurantiacus* Gray. Reduktion der Arme zugunsten der pentagonalen Mundscheibe findet sich bei *Pentacerontiden*: *Culeita coriacea* M. Tr. (Fig. 280).

II. Klasse.

Ophiuroideen, Schlangensterne.

Wie bei den *Asteroideen*, besteht der Körper der *Schlangensterne* aus der Körperscheibe und fünf davon ausgehenden (Fig. 285), ab und

zu dichotom verästelten Armen (Fig. 286). Doch ist der Bau von beiden Teilen ein wesentlich anderer. In den von der Mundscheibe scharf abgesetzten Armen sind die linken und rechten Ambulacralia eines Paares enorm vergrößert und zu einem einheitlichen Wirbel verwachsen (Fig. 281 rechts). Da infolgedessen die Armleibeshöhle bis auf einen engen Spalt verkleinert ist, fehlen die Leberschläuche, und ist der des Afters entbehrende Darm auf die Mundscheibe beschränkt. Die Ambulacralfurchen sind durch ventrale Platten geschlossen. Die ampullenlosen Füßchen haben keine Saugscheiben und dienen nur zum Tasten, da die Fortbewegung durch schlängelnde Bewegungen der ganzen Arme ermöglicht wird. Die Madreporenplatte liegt auf der ventralen Seite. Ebenfalls ventral öffnen sich mit schlitzförmigen Spalten fünf Paar Bursae, dünnwandige, zum Atmen dienende Säcke, in welche zahlreiche Geschlechtsdrüsen münden, letztere aufgereiht an einer Genitalrhachis, welche in vielen auf- und absteigenden Windungen die Mundscheibe umkreist.

Fig. 286. *Astrophyton arborescens*
(nach Ludwig).

Bei manchen Schlangensterne der Gattungen *Ophiocnida*, *Ophiothela*, *Ophiocoma*, namentlich aber bei jungen Exemplaren von *Ophiactis virens* kommt es zu einer Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung (Schizogonie), indem der Seestern sich quer durch die Mundscheibe hindurch in 2 Tiere teilt, welche die fehlenden Teile regenerieren. Bei den meisten Ophiuroideen sind die Arme unverästelt (*Ophioglypha bullata* Wyv. Thom. [Fig. 285]; *Ophiothrix fragilis* Düb.). Bei den meisten Euryaliden sind die Arme dichotom verästelt (*Astrophyton arborescens* Ag. [Fig. 286]).

III. Klasse.

Crinoideen oder Haarsterne, Pelmatozoen.

Die Crinoideen oder Haarsterne bilden einen Zweig der Echinodermen, welcher im Aussterben begriffen ist. In früheren Erdperioden, namentlich im paläozoischen Zeitalter, waren sie massenhaft vertreten; jetzt lebt eine ziemlich beschränkte Zahl von Gattungen und Arten in sehr großen Meerestiefen weiter, und nur die kleine Familie der Comatuliden gehört der oberflächlichen Küstenfauna an. Auf dem Meeresboden sind die Crinoideen mittelst eines langen, von einem Zentralkanal durchsetzten Stieles festgewachsen (Fig. 287); derselbe besteht aus rundlichen, scheibenförmigen Stücken, welche übereinandergeschichtet sind und oft seitlich entspringende, in fünf Reihen angeordnete, rankenartige Ausläufer, die Cirren, tragen. Die Befestigung mittelst eines Stieles fehlt den Comatuliden (Fig. 288), welche entweder mit ihren später zu besprechenden Armen im Wasser schwimmen oder sich mit ihnen an Tangen anranken. Indessen haben diese Tiere während ihrer Entwicklung das sogenannte *Pentacrinus*-Stadium zu passieren, während dessen sie mit einem Stiel angewachsen sind, ein sicherer Beweis, daß die festsitzende Lebensweise für die Crinoideen der ursprüngliche Zustand war (Fig. 289). Bei den Comatuliden erhält sich, wenn sie sich

später ablösen, wenigstens ein Rest des Stiels, das oberste Glied mit seinen Cirren, das „Centrodorsale“; es verwächst mit den untersten Kelchplatten, den Infrabasalien.

Auf dem obersten Stielglied balanciert ein kelchförmiger Körper, dessen Rand 5—10 meist verästelte Arme trägt. Die Seitenwandungen des Kelches sind von polygonalen Kalkplatten fest gepanzert. Zunächst folgt gewöhnlich auf den Stiel ein Kranz von fünf Platten,

Fig. 287.

Fig. 288.

Fig. 289.

Fig. 287. *Pentacrinus maclearanus* (nach Wyville Thomson). *p* Pinnulae, *br* Arme, *d* Kelch, *r* Radialia, *c* Cirren.

Fig. 288. Ausgebildetes Tier von *Antedon macro-nema* (nach Carpenter).

Fig. 289. *a*, *b*, *c* verschieden alte *Pentacrinus*-stadien von *Antedon rosacea*. 1 Arme, 2 Cirren, 3 Stiel.

die Basalien (Fig. 290*b*); mit ihnen alterniert ein zweiter Kranz von Platten, die Radialien (*r*); dazu kann noch ein Kranz von Infrabasalien kommen, die unterhalb der Basalien mit den Radialien auf gleicher Linie stehen.

An die Radialien schließen sich vielfach direkt die Stücke des Armskeletts, die Brachialien, an (Fig. 290*A*). Sehr häufig kommt es aber vor, daß die Arme sich ein- oder mehrmal dichotom verästeln,

daß ferner die Basis der Arme und ihre erste Gabelung in den Kelch hinein bezogen wird, was dann zur Folge hat, daß 10 Arme von der Kelchperipherie zu entspringen scheinen. Im letzteren Falle rechnet man die untersten Brachialien zum Kelch und nennt sie ebenfalls Radialia, und die nach der Gabelung entstehenden Doppelreihen Radialia distichalia (Fig. 287). Von den Armen entspringen in einer linken und rechten Reihe die Pinnulae, lanzettförmige, von Kalkstücken gestützte Blättchen, in denen die Geschlechtsorgane reifen, bis sie durch Plätzen frei werden.

In der Mitte der Mundscheibe, welche den Kelch nach oben abschließt, findet sich die Mundöffnung häufig umstellt von 5 interradian angebrachten Skelettstücken, den Oralien (Fig. 290 B). Der Mund ist, im Gegensatz zu den meisten Echinodermen, welche mit der Mundöffnung nach abwärts kriechen, vom Boden abgewandt; er führt in einen spiral gewundenen Darm, an dem man Ösophagus, Magen und Enddarm unterscheiden kann; letzterer mündet interambulacral nahe

Fig. 290. *Hyocrinus Bethleyanus*. A oberes Ende des Stiels mit dem Kelch und der Basis der 5 Arme, *br* Brachialia, *r* Radialia, *b* Basalia. B Kelch von der oralen Seite gesehen, mit der Basis der Arme, Mundöffnung, 5 Oralien und ambulacralen Furchen. In einem Interradius der After. C zum Vergleich der Kelch einer *Antedon macronema* mit 5 verästelten Ambulacralfurchen und 10 nur im basalen Abschnitt dargestellten Armen.

der zentralen Mundöffnung. Vom Mund aus beginnen 5 Ambulacralfurchen, welche sich auf die Arme fortsetzen und bis an das äußerste Ende der feinen Pinnulae reichen; bei den zehnamigen Formen erfahren die Furchen noch im Bereich der Mundscheibe ihre erste Gabelung (Fig. 290 C). Im Umkreis des Mundes beginnen ferner Ambulacralgefäßsystem, Blutgefäßsystem und Nervensystem mit je einem Ring; sie verlaufen dann ähnlich wie bei den *Asteroideen* am Grund der Ambulacralfurchen und treten sogar auf die Pinnulae über. Unterschiede zu den Seesternen sind darin gegeben, daß die Füßchen, welche bei der sitzenden Lebensweise wertlos sein würden, zum Tasten dienen, daher keine Saugscheiben und keine Ampullen haben und die Form zarter Schläuche oder Tentakeln besitzen. Ferner fehlt ein typischer Steinkanal; an Stelle desselben gehen vom Ringkanal 5 oder viele Hundert Röhrchen aus, welche in die Leibeshöhle münden; ihren Mündungen gegenüber liegen feine Öffnungen in der Mundscheibe, die Kelchporen, durch welche

das Wasser in die den Steinkanal ersetzenden Röhrrchen eingeleitet wird. Endlich ist auch das ambulacrale Nervensystem schwach entwickelt; es wird sogar von manchen Forschern ganz in Abrede gestellt. Dagegen ist das apicale Nervensystem auffallend stark; es bildet ein antiambulacrales Zentralorgan, Faserstränge, die in der Achse der Radialia und Brachialia verlaufen und sich im Centrodorsale zu einem komplizierten Geflecht vereinigen. Im Centrodorsale beginnt auch das in der Kelchachse nach der Mundscheibe zu aufsteigende „Dorsalorgan“, welches wahrscheinlich dem „Herzen“ (Axialorgan) der übrigen *Echinodermen* entspricht; seinem oberen Ende ist ein Zellkomplex angelagert, von dem ein Netz von Geschlechtssträngen ausgeht, welche sich in die Arme hinein erstrecken und in den Pinnulae zu den Geschlechtsorganen anschwellen; das Dorsalorgan wird im Centrodorsale von dem gekammerten Organ umhüllt, einer Verlängerung der Leibeshöhle, deren Hohlräume sich in den Stiel und die Cirren fortsetzen.

Die *Crinoideen* — vielfach im Gegensatz zu den *Blastoideen* und *Cystoideen* auch *Eucrinoideen* genannt — zerfallen in zwei Gruppen: Die *Paläocrinoideen* (*Tesselaten*) haben einen Kelch, dessen Seitenwandungen aus unbeweglich aneinander gefügten dünnen Platten bestehen, dessen Ambulacralfurchen durch Kalkplättchen meist vollkommen gedeckt sind; sie lebten ausschließlich im paläozoischen Zeitalter. *Cupressocrinus crassus* Gldf. — Die *Neocrinoideen* (*Articulaten*), ausgezeichnet durch offene Ambulacralfurchen und derbe, zum Teil gelenkig verbundene Kelchplatten, lösten die *Paläocrinoideen* im mesozoischen Zeitalter ab; einige Familien haben sich bis auf die Neuzeit erhalten. In der Tiefsee leben die gestielten *Rhizocriniden* (Fig. 290) (*R. lofotensis* G. O. Sars) und *Pentacriniden* (*P. caput medusae* Lam.). Der Küstenfauna gehören die *Comatuliden* (Fig. 288) an, in der Jugend festsitzend, später unter Rückbildung des Stieles frei beweglich: *Antedon rosacea* Norm.

Fig. 291. *Echinospaerites aurantium* (aus Zittel).

in der Jugend festsitzend, später unter Rückbildung des Stieles frei beweglich: *Antedon rosacea* Norm.

Anhang. In Kürze seien hier die von den echten Crinoideen sehr abweichenden *Cystoideen* und *Blastoideen* erwähnt. Die ausschließlich paläozoischen, besonders im Silur vertretenen *Cystoideen* gehören zu den ältesten Versteinerungen. Ihr kugeliges Körper wird von zahlreichen Platten gebildet, welche häufig durch die Porenrauten ausgezeichnet sind. Stiel- und Armapparat sind rudimentär und können ganz fehlen. *Echinospaerites aurantium* His (Fig. 291). — Die *Blastoideen* treten am Ende der Silurzeit auf, um schon zum Schluß der Steinkohlenperiode zu verschwinden. Arme fehlen vollkommen, dagegen ist die Mundöffnung von 5 blumenblattartigen Ambulacra umgeben. *Pentremites florealis* Say. (Fig. 292).

IV. Klasse.

Echinoideen, Seeigel.

Um den Bau der *Seeigel* zu verstehen, gehen wir von den regulären Formen aus, welche eine annähernd kugelige Gestalt besitzen (Fig. 293). Bei ihnen liegen Mund und After einander gegenüber an

den Enden der Hauptachse, jede Öffnung inmitten eines bei den einzelnen Familien in verschiedener Weise von Kalkplatten getäfeltes, seltener weichhäutigen Feldes, der After innerhalb des Periprocts, der Mund innerhalb des Peristoms; der zwischen Peristom und Periproct gelegene Hauptteil der Körperwand (Corona) besteht aus polygonalen Kalkplatten, welche meist fest zu einer unnachgiebigen Kapsel zusammengefügt und nur ausnahmsweise (*Echinothuriden*) gegeneinander verschiebbar sind. Die Platten sind — wenn wir von den ausgestorbenen *Perischoëchiniden* absehen — in 20 meridionalen Reihen angeordnet oder, genauer ausgedrückt, in 10 Doppelreihen, da immer zwei Reihen in einem engeren Zusammenhang stehen. Fünf Doppelreihen heißen nach ihrer Lage in den Radien erster Ordnung die Ambulacra, die dazwischen gelegenen fünf übrigen die Interambulacra. Beiderlei Platten, die ambulacralen, wie die interambulacralen, tragen kleine, halbkugelige Gelenkhöcker, auf denen nadelartig zugespitzte oder kolbig verdickte Stacheln äußerst beweglich durch Gelenkbänder und Muskeln befestigt sind, wodurch sie nicht nur wirksame Schutzorgane, sondern auch einen zur Fortbewegung dienenden Hebelapparat bilden. Von den Interambulacralia unterscheiden sich die Ambulacralia vor allem durch ihre Beziehungen zu den Füßchen; sie werden, da die Ambulacralgefäße und -ampullen auf der Innenwand der Kapsel in der Leibeshöhle liegen, von den Füßchenkanälen durchbohrt und tragen

Fig. 292. *Pentremites florealis* (aus Zittel). a in seitlicher, b in oraler, c in aboraler Ansicht.

Fig. 293.

Fig. 294.

Fig. 293. *Coelopleurus floridanus* (nach Agassiz), seiner Stacheln beraubt, vom aboralen Pol betrachtet. a Ambulacra mit den Ocellarplatten, b Interambulacra mit den Genitalplatten endend, im Zentrum das aus 4 Platten bestehende Periproct.

Fig. 294. *Clypeaster subdepressus* vom Rücken gesehen, um die petaloiden Enden der Ambulacra zu zeigen (nach Agassiz).

je nach der Zahl der auf sie entfallenden Füßchen entweder ein oder mehrere Paare von Ambulacralporen. Diese für die meisten Seeigel charakteristische paarige Gruppierung der Poren hängt damit zu-

sammen, daß die Verbindung mit den Ampullen durch doppelte Kanäle hergestellt wird (Fig. 295). Wenn man einen Seeigel in Bewegung von einem seiner Pole betrachtet, so sieht man aus dem Wald von Stacheln die zarten Füßchen tastend hervortreten, welche durch ihre Anordnung in fünf meridionalen Streifen die Ambulacra bezeichnen.

In der Beschaffenheit der Ambulacra unterscheidet man zwei systematisch wichtige Modifikationen, die Bandform und die petaloide (blumenblattartige) Form. Bei ersterer (*Regularia*) reichen die Füßchen in gleicher Ausbildung vom Periproct bis zum Peristom (Fig. 293); bei letzterer (*Irregularia*) kann man einen dorsalen oder periproctalen und einen ventralen oder peristomialen Abschnitt unterscheiden (Fig. 294). Nur im ventralen Bereich sind stets lokomotorische Füßchen vorhanden, aber so unregelmäßig gestellt, daß keine auffällige Figur entsteht. Auf dem Rücken sind die Füßchen gewöhnlich zu Tentakeln oder Kiemen modifiziert. Die Ursprünge derselben sind äußerst regelmäßig verteilt und begrenzen 5 blumenblattartige Figuren (Peta) um das Periproct herum, welche nach Entfernung der Stacheln besonders deutlich werden. — Im Umkreis des Peristoms zeigen die interambulacralen Platten bei allen regulären Seeigeln, mit Ausnahme der *Cidariden*, 5 Paar Ausschnitte; sie sind durch die Kiemen bedingt, 5 Paar dünnwandige, verästelte Ausstülpungen der Leibeshöhle.

Fig. 295.

ed

d

Fig. 296.

nd d

Fig. 295. Schema eines Längsschnittes durch einen Seeigel.

Fig. 296. Seeigel, im Äquator aufgeschnitten. A Ambulacrum, I Interambulacrum, L Laterale der Aristoteles, o Mundöffnung, oe Ösophagus, d Darm, nd Nebendarm, ed Enddarm, begleitet von 2 Blutgefäßen (bl), st Steinkanal mit daneben verlaufendem „Herzen“ (a), m Madreporenplatte, p Wassergefäß mit Ausstülpungen, p'' Ausstülpungen der Lateralmembran (beide werden als Polische Blasen bezeichnet), r radiales Ambulacralgefäß, f Füßchen, n Radialnerv, oc dessen Ende (Ocellus), au Aurikel der Schale, g Geschlechtsorgane.

Die 5 Ambulacra und die 5 Interambulacra enden am Periproct mit jedesmal einer unpaaren Platte; die 5 ambulacralen Platten (die Terminalia der Asteridenarme) heißen Ocellarplatten, weil sie oft kleine, früher als Augen gedeutete Pigmentflecke besitzen. Sie sind von den Enden des Ambulacralgefäßes und des Ambulacralnerven durchbohrt, welcher letzterer hier mit dem Hautepithel verschmilzt. Die 5 Interambulacralplatten (die „Basalia“) heißen Genitalplatten, weil sie meist die Mündungen der Geschlechtsorgane tragen. Eine der

Genitalplatten ist gewöhnlich zugleich auch Madreporenplatte (Fig. 293). Das Innere des kapselartigen Körpers wird von einem geräumigen Hohlraum, der Leibeshöhle (Fig. 296), eingenommen. An den Wandungen derselben ist der sehr dünnwandige Darm mittelst eines Mesenteriums befestigt. Der Darm bildet bei den *Clypeastriden* eine einfache Spirale, sonst bildet er eine Doppelspirale; er steigt in der unteren Hälfte der Schale in einer Spiralwindung auf, kehrt dann um und gelangt mittelst einer rückläufig gewundenen Spirale in der oberen Hälfte zum After. Meist wird die erste Hälfte des Darms von dem Nebendarm begleitet, einer Röhre, die vom Anfangsdarm abzweigt und kurz vor dem Ende der ersten Spiraltour in den Darm wieder mündet. Mit Ausnahme der *Spatangiden* wird die Mundöffnung von 5 scharf zugespitzten Kalkplatten umstellt, den Zähnen, welche durch ein äußerst kompliziertes System hebelartiger Kalkstäbchen und daran sich inserierender Muskeln bewegt werden. Man nennt den Apparat in seiner Gesamtheit die „Laterne des Aristoteles“, da er in die Leibeshöhle hinein einen Aufbau erzeugt, der einige Ähnlichkeit mit einer Laterne besitzt (Fig. 297).

Fig. 297. Kauapparat (Laterne des Aristoteles) von *Strongylocentrotus lividus*. *b* Bügelstücke, *k* Kiefer, *z* Zähne, *m* Insertion der Muskeln (nach Schmarda).

Auf der Laterne des Aristoteles liegen der Blutgefäß- und Ambulacralring; von ihnen steigen in der Achse des Schalenraumes zum Periproct das Septalorgan („Herz“) und der Steinkanal empor (Fig. 295). Der Blutgefäßring gibt zwei den Darm begleitende Gefäße ab, der Ambulacralring die 5 Ambulacralgefäße. Letztere verlaufen auf der Innenseite der Ambulacra gemeinsam mit den in einen ectodermalen Kanal eingeschlossenen Radialnerven, welche im Umkreis der Mundöffnung untereinander durch den Nervenring verbunden sind. In der dorsalen Hälfte der Schalen liegen die 5 — selten nur 4 oder 2 — Geschlechtsdrüsen, welche auf den Genitalplatten interradial wie bei *Seesternen* münden (Fig. 296).

Bei der Systematik müssen wir zunächst die ausschließlich fossilen, dem Silur, Devon und der Steinkohle angehörigen *Perischoëchiniden* ausscheiden, bei denen zwar 5 Paar ambulacraler Plattenreihen vorhanden waren, die einzelnen Interambulacra dagegen von mehr als 2 Plattenreihen gebildet wurden. Die übrigbleibenden, teils fossilen, teils recenten Seeigel zerfallen dann in die beiden Gruppen der *Regulares* und *Irregulares*.

I. Ordnung. Regulares.

Die regulären Seeigel haben bandförmige Ambulacra, eine nahezu kugelige Körpergestalt und polar gelegene Mund- und Afteröffnung. An den europäischen Küsten weit verbreitet sind die *Echiniden*: *Echinus esculentus* L., *E. microtuberculatus* Blainv., ferner die *Echinometriden*: *Sphaerechinus granularis* A. Ag., der zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen so viel benutzte *Strongylocentrotus lividus* Brdt.

II. Ordnung. Irregulares.

Bei den irregulären Seeigeln ist der Körper abgeplattet, entweder schwach bei den *Spatangiden*, oder stark scheibenförmig bei den *Clype-*

astriden. Von den Ambulacren sondern sich fast stets die dorsalen Hälften und nehmen die petaloide Gestalt an. Aus dem Periproct, welches dauernd inmitten der petaloiden Rosette liegt, rückt der After in ein Interambulacrum, welches nach der Bewegungsrichtung der Tiere als das hintere bezeichnet werden kann; bei manchen Tieren ist die Verlagerung so bedeutend, daß der After auf dem Rand der Körperscheibe, ja sogar auf der ventralen Seite liegen kann (Fig. 299). Umgekehrt kann die Mundöffnung auf der ventralen Seite nach vorn rücken; da sie bei dieser Verschiebung nach wie vor das Ausstrahlungszentrum der Ambulacralorgane und daher auch der zum Kriechen dienenden Füßchenreihen bleibt, so müssen 3 von diesen, die nach vorn gewandt sind, immer kleiner werden, die 2 nach rückwärts gewandten, welche das After-Interambulacrum be-

grenzen, müssen sich dagegen verlängern; diese dienen hauptsächlich zur Fortbewegung; man sagt daher, daß die irregulären Seeigel auf dem Bivium kriechen.

Fig. 298.

Fig. 299.

Fig. 298. Pedicellarien. a geschlossen, b geöffnet.

Fig. 299. Junger *Spatangus purpureus*, nach Entfernung der Stacheln von der Bauchseite gesehen; vorn die Mundöffnung in Form eines Querspalts, am hinteren Ende der After; zwischen beiden das Bivium, welches keine Stachelhöcker hat (nach Agassiz).

Bei den *Clypeastriden* (Fig. 294) unterbleibt die Lageveränderung des Mundes; dieser behält daher die Gestalt einer runden Öffnung und zugleich auch den Kauapparat bei: *Clypeaster subdepressus* A. Ag., *Echinocyamus pusillus* Gray, *Encope emarginata* L. Ag. Bei den *Spatangiden* (Fig. 299) dagegen rückt die Mundöffnung nach vorn, wird eine quere Spalte und besitzt keine Zähne mehr: *Spatangus purpureus* Leske, *Echinocardium cordatum* Gray, *Brissus unicolor* Klein. Bei den *Spatangiden* ist daher die ursprünglich radial symmetrische Grundform der Echinodermen vollkommen zu einer bilateralen geworden.

V. Klasse.

Holothurien, Seewalzen.

Die *Holothurien* entfernen sich von dem typischen Habitus des Echinodermenstammes am meisten. Auf den ersten Blick scheinen sie vollkommen nackt zu sein und des sonst so auffallenden Hautskeletts zu entbehren; nur bei genauer Untersuchung findet man in der Haut noch Reste von Verkalkungen in Form kleiner Platten, Rädchen oder Anker. Dafür besitzen sie einen stark entwickelten, mit der Haut fest verwachsenen Muskelschlauch, gebildet von longitudinalen und zirkulären Faserzügen, welche den Tieren etwas Derbes, Lederartiges verleihen.

Gewinnen die Tiere schon durch den Hautmuskelschlauch eine Ähnlichkeit mit den *Würmern*, so wird dieselbe noch weiter dadurch gesteigert, daß die After und Mund verbindende Hauptachse des Körpers stark verlängert ist und bei der Fortbewegung nicht wie bei allen

übrigen Echinodermen senkrecht, sondern parallel zum Boden gestellt ist. Damit hängt eine hochgradige Störung der radialen Symmetrie zusammen. Der auf dem Boden aufliegende Teil der Körperwand wird zur Bauchfläche; er unterscheidet sich vom Rücken meist durch lichtere Färbung und eine mehr oder minder ausgesprochene Abplattung. Von den fünf Ambulacren, welche vom oralen zum aboralen Pol ziehen, sind die drei ventralen (Trivium) mit lokomotorischen Füßchen ausgestattet (Fig. 300), die zwei dorsalen besitzen vorwiegend zu Papillen umgewandelte Anhänge.

In der Leibeshöhle (Fig. 301) ist der eine starke Windung beschreibende Darm mittelst eines Mesenteriums am Hautmuskelschlauch befestigt. In seinen Endabschnitt, in die durch radiale Muskeln ausdehnbare Kloake, münden 1—2 Wasserlungen, prall mit Flüssigkeit gefüllte Säcke, welche mit kleinen verästelten blinden Ausläufern bedeckt sind; sie dienen zur Atmung und füllen sich zu dem Zweck von Zeit zu Zeit mit frischem Wasser. Häufig münden in den Ausführungsgang der Lungen oder direkt in die Kloake die Cuvierschen Organe, welche morphologisch als besonders differenzierte Teile der Wasserlungen, physiologisch von manchen Zoologen als Verteidigungsorgane aufgefaßt werden, teils wegen ihrer klebrigen Beschaffenheit, teils weil sie durch den After ausgestoßen werden können.

Der Anfangsdarm wird meist von 5 radialen und 5 interradianalen Kalkplatten gestützt, welche als Angriffspunkte für die longitudinalen Muskelstränge dienen. In ihrer Nachbarschaft liegen Wassergefäß-, Blutgefäß- und Nervenring, von welchen ein jeder die 5 für die *Echinodermen* charakteristischen, hier auf der Innenseite des Muskelschlauchs verlaufenden Radialstämme abgibt. Von den Anfängen der Radialkanäle — wenn dieselben rückgebildet sind, von dem Ambulacralring selbst (*Synapta*) — gehen Ausstülpungen aus, welche im Umkreis des Mundes über die Körperoberfläche als äußerst sensible, zurückziehbare Fühler hervortreten und bald wie krausenartig gefaltete Blätter (*Aspidochiroten*) (Fig. 301), bald wie zierlich verästelte Bäumchen (*Dendrochiroten*) (Fig. 300) aussehen. Endlich sind als Anhänge des Ambulacralrings noch die meist unpaare Polische Blase und der Steinkanal zu nennen; letzterer mündet in die Leibeshöhle und nur ausnahmsweise auf der Körperoberfläche; er ist häufig verästelt. Vom Blutgefäßring ausgehende dorsale und ventrale Stämme bilden reichliche Verästelungen am Darm. — Vom Geschlechtsapparat existiert nur

Fig. 300. *Cucumaria Planci* (aus Ludwig) von der Bauchseite gesehen. *b* Füßchen des Triviums, *a* verästelte Tentakeln.

Der Anfangsdarm wird meist von 5 radialen und 5 interradianalen Kalkplatten gestützt, welche als Angriffspunkte für die longitudinalen Muskelstränge dienen. In ihrer Nachbarschaft liegen Wassergefäß-, Blutgefäß- und Nervenring, von welchen ein jeder die 5 für die *Echinodermen* charakteristischen, hier auf der Innenseite des Muskelschlauchs verlaufenden Radialstämme abgibt. Von den Anfängen der Radialkanäle — wenn dieselben rückgebildet sind, von dem Ambulacralring selbst (*Synapta*) — gehen Ausstülpungen aus, welche im Umkreis des Mundes über die Körperoberfläche als äußerst sensible, zurückziehbare Fühler hervortreten und bald wie krausenartig gefaltete Blätter (*Aspidochiroten*) (Fig. 301), bald wie zierlich verästelte Bäumchen (*Dendrochiroten*) (Fig. 300) aussehen. Endlich sind als Anhänge des Ambulacralrings noch die meist unpaare Polische Blase und der Steinkanal zu nennen; letzterer mündet in die Leibeshöhle und nur ausnahmsweise auf der Körperoberfläche; er ist häufig verästelt. Vom Blutgefäßring ausgehende dorsale und ventrale Stämme bilden reichliche Verästelungen am Darm. — Vom Geschlechtsapparat existiert nur

eine einzige asymmetrische oder aus einer linken und rechten Hälfte zusammengesetzte, aus vielen Schläuchen bestehende Drüse, welche sich dorsal und interambulacral meist in der Nähe des Mundes nach außen öffnet.

Von besonderem Interesse ist die große Regenerationsfähigkeit der *Holothuri*. Unter ungünstigen Verhältnissen oder auf starke Reize hin (daher auch bei Konservierung in Spiritus ohne vorausgegangene Betäubung durch Chloral) spucken die Tiere fast sämtliche Eingeweide, namentlich den Darm, aus; trotzdem bleiben sie am Leben und können sogar unter günstigen Verhältnissen das Verlorene wieder ersetzen. — Im Innern gewisser Arten leben einige Parasiten; in die Kloake und Wasserungen von *Stichopus regalis* Cuv. schlüpft, Schutz suchend, ein kleiner Fisch, *Fierasfer acus*; in den Eingeweiden von *Synapta digitata* lebt die *Entoconcha mirabilis*, lange Zeit über die einzige bekannte parasitische Schnecke, in anderen *Holothuri* *Entocolax* und *Enteroxenus*. Eine parasitische Muschel, *Entovalva mirabilis* Völtzk., lebt im Ösophagus einer *Synapta*.

Fig. 301. Anatomie und Querschnitt von *Holothuria tubulosa* (halbschematisch nach Ludwig). *T* Tentakeln, *rm* Ringmuskeln, *lm* Längsmuskeln, bei * eine Strecke weit entfernt, um die Wassergefäße zu zeigen, *k* Kalkring, *wr* Wassergefäßring, *p* Polische Blase, *st* Steinkanal, *g* Geschlechtsorgan, *m* Mesenterien, *d* Darm, *vb*, *db* ventrales und dorsales Blutgefäß, *rv*, *lw* rechte und linke Wasserlunge, *cl* Kloake, *m* Muskeln, *a* After, *cu* Cuviersche Organe, *ag* Ambulacralgefäße, *f* Füßchenkanäle, *h* Haut, *r*¹—*r*⁵ die 5 Komplexe von Ambulacralorganen (Ambulacralgefäße, Ambulacralnerven).

I. Ordnung. Pedaten.

Die *Pedaten* sind die typischen *Holothuri*, indem sie mindestens im Bereiche des Triviums die Saugfüßchen bewahren. Ihre Tentakeln sind verästelt: *Dendrochiroten* (*Cucumaria Planci* v. Marenz [Fig. 300]) oder schildförmig: *Aspidochiroten* (*Holothuria tubulosa* Gm. [Fig. 301]) und *H. edulis*, letztere im getrockneten Zustand bekannt als „Trepang“, der von den Chinesen gegessen wird und ein wichtiger Handelsartikel des indomalaiischen Archipels ist. Eine besondere Gruppe bilden die Tiefseeholothuri, die mit Statocysten und mit eigentümlichen dorsalen Ambulacralfortsätzen versehenen *Elasipoden* (*Deima validum* Theel).

II. Ordnung. Apodes.

Am fremdartigsten nehmen sich unter den *Echinodermen* die fußlosen *Holothurien* aus. Viele derselben kriechen im Schlamm wie Würmer, haben von den Anhängen des Ambulacralgefäßsystems nur die Tentakeln bewahrt und sind meist hermaphrodit. Die *Molpadiden* besitzen noch Wasserlungen (*Molpadia australis* Semp.), die *Synaptiden* (*Synapta digitata* J. Muell.) haben auch diese verloren; sie besitzen Statocysten. Pelagisch leben die *Pelagothuriden*, bei denen das vordere Ende zu einer in tentakelartige Fortsätze ausgezogenen Scheibe verbreitert ist, welche wie der Schirm einer Meduse zum Schwimmen dient. *Pelagothuria natatrix* Ludw.

Zusammenfassung der Resultate über Echinodermen.

1. Die **Echinodermen** teilen mit den Cölenteraten den radial symmetrischen Bau, unterscheiden sich aber von ihnen

- a) durch den Numerus der Radialsymmetrie (5),
- b) dadurch, daß sie, wie die Larvenformen lehren, aus bilateral-symmetrischen Formen abgeleitet werden müssen.

2. Weitere Unterschiede sind a) die Anwesenheit der Leibeshöhle, b) das Ambulacralgefäßsystem, c) das mesodermale stachelige Hautskelett, welches den Namen Echinodermen veranlaßt hat.

3. Das Ambulacralgefäßsystem ist eine Einrichtung, welche hauptsächlich zur Fortbewegung dient und in gleicher Form nirgends mehr vorkommt: man unterscheidet an ihm die siebartig durchbrochene, zur Wasseraufnahme dienende, jedoch nicht immer vorhandene Madreporenplatte, den das Wasser weiter leitenden Steinkanal, von dem aus der Ringkanal und die fünf Ambulacralgefäße mit ihren Ampullen sich füllen; Seitenäste der Ambulacralgefäße versorgen die Tentakeln und Füßchen und ermöglichen deren Ausstülpung.

4. Ambulacral, d. h. auf gleichen Radien mit den Ambulacralgefäßen, liegen die Blutgefäße und die Nervenstränge, interambulacral die Madreporenplatte, der Steinkanal, das „Herz“ (Septalorgan) und die Mündung der Geschlechtsorgane.

5. Die Echinodermen zerfallen in fünf Klassen: 1. **Asteroideen**, 2. **Ophiuroideen**, 3. **Crinoideen**, 4. **Echinoideen**, 5. **Holothurien**.

6. Die **Asteroideen** bestehen aus der Körperscheibe und den fünf von Ambulacralwirbeln gestützten Armen, in welche der Darm mit fünf Paar Leberblindschläuchen eindringt. Ambulacralia getrennt, Ambulacralfurchen offen.

7. Die **Ophiuroideen** haben ebenfalls eine Körperscheibe und fünf Arme; die Leberschläuche fehlen, die Ambulacralia sind paarweise verschmolzen, die Ambulacralfurchen geschlossen.

8. Die **Crinoideen** bestehen aus einem kelchförmigen Körper, davon ausgehenden meist verästelten, Pinnulae tragenden Armen und einem meist Cirren tragenden Stiel; mit Hilfe des Stieles sind sie entweder dauernd festgewachsen oder während der Entwicklung. Im letzteren Falle bewahrt das freibewegliche Tier nur einen Rest des Stiels (Centrodorsale). Man unterscheidet 1. echte Crinoideen, 2. Blastoideen, 3. Cystideen.

9. Die **Echinoideen** haben einen meist kugeligen oder ovalen Körper, der von Kalkplatten gepanzert ist, welche meridionale, vom Peristom zum Periproct reichende Reihen bilden, fünf Paar ambulacrale Plattenreihen und fünf Paar interambulacrale.

10. Am Periproct enden die ambulacralen Plattenreihen mit den unpaaren Ocellarplatten, die interambulacralen mit den ebenfalls unpaaren Genitalplatten; eine der letzteren ist zugleich Madreporenplatte.

11. **Reguläre Seeigel** zeigen den After im Zentrum des Periprocts und die Mundöffnung im Zentrum des Peristoms; sie haben bandförmige Ambulacra.

12. Bei den **irregulären Seeigeln** rückt stets die Afteröffnung in einem Interradius nach rückwärts (Clypeastriden), häufig auch die Mundöffnung nach vorn (Spatangiden); die Ambulacra sind petaloid.

14. Die **Holothurien** sind wurmförmig verlängerte Echinodermen mit einer bis auf kleine Reste rückgebildeten Verkalkung; sie sind bilateral symmetrisch geworden, indem sie zur Fortbewegung nur drei Füßchenreihen benutzen, indem sie ferner nur eine Geschlechtsdrüse und ein bis zwei Wasserlungen besitzen.

15. Man unterscheidet *Pedata*; welche außer Mundtentakeln noch zum Kriechen dienende Füßchen haben und *Apodes*, bei denen nur noch die Mundtentakeln vorhanden sind.

V. Stamm.

Mollusken, Weichtiere.

Wenn wir die Gesamtheit ihrer Organisation überblicken, so machen die Mollusken — ähnlich wie die *Plathelminthen* und *Hirudineen* unter den *Würmern* — auf den Beobachter den Eindruck parenchymatöser Tiere. Eine geräumige Leibeshöhle fehlt; was früher als Leibeshöhle gedeutet wurde, ist ein System sinuöser, die Eingeweide umgebender Hohlräume, welche mit dem Blutgefäßsystem zusammenhängen und besonders deutlich bei den Schnecken entwickelt sind. Gleichwohl gewinnt in der Neuzeit die Auffassung mehr und mehr an Boden, daß die *Mollusken* von Leibeshöhlentieren abgeleitet werden müssen, und zwar von Formen, bei denen das Cölom durch starke Wucherung eines bindegewebig-muskulösen Parenchyms bis auf unbedeutende Reste, die Lumina des Herzbeutels und der Geschlechtsdrüsen, eingeengt worden ist.

Wo die Molluskenorganisation in allen Teilen wohlentwickelt ist, wie bei den meisten *Schnecken*, unterscheidet man am Körper vier Abschnitte (Fig. 302, 303, 304). Die Hauptmasse des Körpers bildet der Eingeweidesack, in welchem die Muskulatur weniger reichlich ist, weil sie von der Leber, dem Darm, der Niere und dem Geschlechtsapparat auf eine dünne periphere Lage verdrängt wird. Nach vorn verlängert sich der Eingeweidesack in den Kopf, welcher je nach den Arten mehr oder minder scharf durch eine halsförmige Einschnürung abgesondert ist und außer dem Mund auch die Fühler und Augen, somit die wichtigsten Sinnesorgane, trägt. Nach abwärts schließt sich eine unpaare, eine lokale Verdickung des Hautmuskelschlauches darstellende Muskelmasse an, der gewöhnlich zur Fortbewegung dienende

Kopf,
Mantel, Fuß,
Schale,
Kieme.

Fuß. Vom Rücken endlich erhebt sich der Mantel, eine Hautfalte, welche einen großen Teil des Körpers umhüllt. Die *Muscheln* (Fig. 304) haben eine doppelte Mantelfalte, eine rechte und linke, welche beide von der dorsalen Mittellinie entspringen und sich nach rechts und links über Eingeweidessack und Fuß ausbreiten; die *Tintenfische* (Fig. 302) und *Schnecken* (Fig. 303) dagegen haben eine unpaare Falte, welche von einer nahezu zentral gelegenen Region des Rückens ihren Ursprung nimmt und von hier aus nach allen Richtungen dachartig vorspringt (*Patella*, *Chiton*) oder sich wie eine Kapuze einseitig nach vorn (meiste *Gastropoden*) oder nach hinten über den Körper herüberlegt (*Pteropoden*, *Cephalopoden*). Der Mantel der *Mollusken* ist nach zwei Richtungen hin von Bedeutung; seine Außenfläche ist mit einem Epithel bedeckt, welches im Zusammenhang mit dem Epithel der angrenzenden Körperoberfläche die Fähigkeit hat, eine Schale zu bilden, indem es cuticulaartige dicke Lagen einer reichlich mit kohlensaurem Kalk imprägnierten organischen Substanz (Conchiolin) ausscheidet. Die Innenfläche der Mantelfalte dagegen begrenzt mit der Körperoberfläche gemeinsam einen Raum, die Mantelhöhle, welche nach ihrer wichtigsten Funktion auch die Atemhöhle heißt. Da die meisten *Mollusken* Wasserbewohner sind, liegen in ihr besondere blutgefäßreiche Erhebungen der Haut, die Kiemen, während bei den Landbewohnern die blutgefäßreiche dorsale Wand der sich mit Luft füllenden Atemhöhle oder einer Aussackung derselben (Lunge) zur Respiration dient. Unter den erörterten Verhältnissen ist es begreiflich, daß die Beschaffenheit der Mantelfalten sowohl auf die Beschaffenheit der Schalen wie auch der Atmungsorgane einen Einfluß ausüben muß. Paarige Mantelduplikaturen haben zur Folge, daß auch die Schale eine doppelte ist und aus einer linken und rechten Hälfte besteht, daß man eine linke und rechte Atemhöhle und demgemäß eine linke und rechte Kieme unterscheiden kann. Bei unpaarer Mantelfalte ist auch die Schale unpaar und die Mantelhöhle einheitlich, während die Kiemen sehr häufig auch dann noch ihre paarige Anordnung beibehalten.

Fig. 302.

Fig. 303.

Fig. 304.

Fig. 302—304. Schemata der drei wichtigsten Molluskenklassen. Fig. 302 eines *Cephalopoden* (*Sepia*), Fig. 303 einer *Schnecke* (*Helix*), Fig. 304 einer *Muschel* (*Anodonta*), letztere in seitlicher Ansicht und auf dem Durchschnitt. Eingeweideknäuel punktiert, Mantel schraffiert, Schale schwarz, *c* Cerebralganglion, *p* Pedalganglion, *v* Visceralganglion, *a* After, *fu* Fuß, *m* Mantelhöhle, *sch* Schale, *t* Trichter.

Die Mantelhöhlenkiemen der Mollusken nennt man Kammkiemen oder Ctenidien, weil sie in ihrem Bau an einen Kamm mit zwei Reihen von Zinken erinnern. Jede Kieme besteht nämlich aus einem bindegewebigen, die Hauptblutgefäße enthaltenden Achsenstrang und zwei Reihen von Kiemenblättchen; mit dem Achsenstrang ist sie an die Wand der Atemhöhle festgewachsen (Fig. 344). Bei manchen wasseratmenden Mollusken fehlen die Ctenidien. Dann wird dem Atembedürfnis anderweitig genügt, entweder durch diffuse Hautatmung oder durch akzessorische Kiemen, welche sich von den Ctenidien durch abweichende Struktur und Lage (meist außerhalb der Mantelhöhle) unterscheiden.

An den Stellen, an welchen der Körper der *Mollusken* nicht von der Schale bedeckt ist, besitzt er ein Zylinderepithel, das häufig Flimmern trägt und von riesigen einzelligen Schleimdrüsen (Fig. 28, S. 68) durchsetzt sein kann. Diese bedingen die weiche, schlüpfrige Beschaffenheit der Haut, die den Namen „Mollusca“, Weichtiere, veranlaßt hat; sie sind am Mantelrand besonders reichlich.

So wichtig nun auch für die Charakteristik der *Mollusken* die Anwesenheit von Kopf, Fuß und Mantel sein mag, so sind die genannten Körperanhänge doch keineswegs überall vorhanden. Bei keiner *Muschel* ist ein besonderer Abschnitt als Kopf vom übrigen Körper unterscheidbar: bei vielen *Schnecken* vermißt man die Mantelfalte und damit auch die Mantelhöhle und die Schale. Bei den *Cephalopoden* fehlt der Fuß oder er ist vielmehr zu anderweitigen Anhängen (Trichter und Armen) umgewandelt. Wenn man nun auch in allen diesen Fällen mit Sicherheit behaupten kann, daß der Mangel der wichtigen Molluskenorgane durch Rück- und Umbildung zu erklären ist, so bleibt die Tatsache, daß sie beim ausgebildeten Tiere fehlen, gleichwohl bestehen. Daher ist es von ganz außerordentlicher Wichtigkeit, daß gewisse Grundzüge im Bau des Nervensystems bei allen Mollusken wiederkehren. Im allgemeinen kann man sagen, daß das Nervensystem aus 3 Paar Ganglien (resp. Nervensträngen) besteht, von denen ein jedes zu wichtigen Sinnesorganen in Beziehung steht. Ein Paar liegt dorsal vom Schlundkopf und entspricht den oberen Schlundganglien der Würmer; es sind die Hirn- oder Cerebralganglien, welche die Fühler und die Augen versorgen. Unterhalb des Darmes liegen vorn auf der Muskelmasse des Fußes die Pedalganglien und auf ihnen oder in ihrer Nähe die dem Gleichgewichtssinn dienenden „Hörbläschen“ oder Statocysten. Weiter rückwärts finden sich, ebenfalls ventral, die Visceralganglien und in ihrem Umkreis ein drittes, bei den Mollusken weitverbreitetes Sinnesorgan, welches im Epithel der Mantelhöhle eine mit Flimmern bedeckte Verdickung darstellt und nach Lage und Bau als Geruchsorgan (Osphradium) gedeutet wird. Die Pedalganglien und Visceralganglien hängen mit den Cerebralganglien mittels der Cerebropedal- und Cerebrovisceralkommissuren (in der Neuzeit meist Konnektive genannt) zusammen. Je nachdem diese Kommissuren lang ausgezogen oder stark verkürzt sind, sind die Ganglienknoten in dem Molluskenkörper weit zerstreut oder zu einer gedrungenen Nervenmasse im Umkreis des Schlundrohrs vereint.

Primitive Mollusken (*Amphineuren*) besitzen noch ein strangförmiges Nervensystem (Fig. 308). Die Cerebralganglien sind hier durch einen bügelförmigen, über dem Schlund gelegenen, ventral durch eine Kommissur

Nervensystem.
Sinnesorgane.

zu einem Ring geschlossenen Strang vertreten. Von ihm gehen nach rückwärts 2 Paar Längsstränge aus, die ventralen Pedalstränge und die lateralen Pleurovisceralstränge, letztere durch eine Kommissur über dem After untereinander verbunden. Durch Konzentration der Ganglienzellen nach dem einen Ende differenzieren sich die Pedalstränge zu den Pedalganglien und den Cerebropedalkonnektiven. Die Pleurovisceralstränge liefern dagegen zunächst 3 Ganglienpaare, außer dem terminalen, unter dem Darm gelegenen Visceralganglion im engeren Sinne noch die in das Cerebrovisceral-Konnektiv eingefügten Pleural- und Parietalganglien (Fig. 305 A). Das Pleuralganglion ist mit dem Pedalganglion durch ein Konnektiv verbunden; das Parietalganglion innerviert das Osphradium. Wenn nun eine weitere Konzentration des Pleurovisceralsystems eintritt, so ergeben sich zwei Möglichkeiten: das Pleuralganglion rückt an das Cerebral-, das Parietalganglion an das Visceralganglion (B), oder beide Ganglien verschmelzen mit dem Visceralganglion. Im letzteren Fall (*Pulmonaten*, *Cephalopoden*) ist das vergrößerte Visceralganglion mit dem Pedalganglion durch ein Konnektiv (Pleuro-Pedalkonnektiv) verbunden, das im ersten Falle (*Lamellibranchier*, *Scaphopoden*) zu fehlen scheint, weil es mit dem Cerebro-Pedalkonnektiv verschmolzen ist. — Obwohl die Statocyste ihre Nerven vom Pedalganglion zu empfangen scheint, so ist das Zentrum der Innervation doch im Cerebralganglion gegeben; ihre Verbindung mit der

Fig. 305. Verschiedene Formen des Nervensystems bei Mollusken. A Mehrzahl der *Cephalophoren*, B *Lamellibranchier*, C *Cephalopoden* und *Pulmonaten*; c Hirnganglion, pl Pleural-, pa Parietal-, v Visceral-, pe Pedalganglion.

Haut durch einen Kanal bei *Nuculiden* (Lamellibranchiern) erklärt sich aus ihrer ectodermalen Entstehung. Der Kanal ist auch bei *Cephalopoden* vorhanden, aber blind geschlossen. — Die Augen, im Gegensatz zu akzessorischen, nur in manchen Familien vorkommenden Augen, Kopfaugen genannt, sind ähnlich den Augen der *Anneliden* (Fig. 80, 81) grubenförmige Einsenkungen der Haut, deren Grund zu einer Retina differenziert ist. Meist schließen sie sich zu einem Augenbläschen, erreichen aber nur bei den *Cephalopoden* eine hohe Entwicklungsstufe (Fig. 342, 343).

Nächst dem Nervensystem ist für die *Mollusken* die Beschaffenheit des Herzens am meisten charakteristisch; dasselbe ist ein dorsales arterielles Herz mit Kammer und Vorkammer. Die Kammer ist fast stets unpaar, die Vorkammer dagegen paarig, so lange die Kiemen, von denen aus das Blut dem Herzen zuströmt, paarig sind, während bei unpaariger Beschaffenheit der Kiemen (resp. Lungen) nur eine einzige Vorkammer vorhanden zu sein pflegt. Stets finden sich besondere Arterien und Venen; Capillaren kommen dagegen nur den *Cephalopoden* zu, während bei den niederen *Mollusken*, namentlich den *Muscheln*, die feineren Arterien sich in lakunäre Bahnen öffnen, deren Gesamtheit früher Leibeshöhle genannt wurde. Ein vollkommen geschlossenes Blutgefäßsystem scheint nicht einmal bei den *Cephalopoden* vorhanden zu sein.

Blutgefäßsystem.

Niere,
Leibeshöhle,
Geschlechts-
organe.

Das Molluskenherz ist in einem geräumigen Herzbeutel eingeschlossen, welcher fast ausnahmslos durch einen flimmernden Kanal, die Nierenspritze (Nierentrichter), mit der Niere in Verbindung steht und bei manchen *Mollusken* (*Cephalopoden* und einigen *Solenogastres*) außerdem auch mit der Geschlechtsdrüse zusammenhängt. Auf diese Tatsachen gründet sich die oben schon erwähnte Ansicht, daß bei den *Mollusken* Reste einer Leibeshöhle im Herzbeutel und im Lumen der

Fig. 306.

Fig. 307.

Fig. 306. Veligerlarve (Trochophora) von *Teredo navalis* (aus Hatschek) mit schon gebildeter zweiklappiger Schale (S). Schl Schloßrand der Schale, SMv vorderer, SMh hinterer Schließmuskel, Mes Mesoderm, MP Urzellen des Mesoderms, L Leber, Wkr, WR, wkr Wimperkränze, Sp Scheitelplatte mit Wimpersehpf *ws*, O Mund, A After, Oe Ösophagus, J Magen, J¹ Darm, R Enddarm, Neph Niere, LMa und LMc Längsmuskeln.

Fig. 307. Veligerstadien: A einer Schnecke, B eines Pteropoden (aus Gegenbaur). c Schale, p Fuß mit Operculum (op), v Velum, t Tentakeln.

Geschlechtsdrüse enthalten sind. Man erklärt nämlich die Beziehungen, welche zwischen Pericard einerseits, Geschlechtsorganen und Nieren andererseits bestehen, aus den Verhältnissen der *Cölhelminthen*, besonders aus denen der *Anneliden*, bei denen die Nephridien durch Flimmertrichter in die Leibeshöhle münden und die Geschlechtsprodukte aus dem Epithel der Leibeshöhle oder abgeschnürter

Teile derselben entstehen. — Nieren und Geschlechtsorgane sind bei einem Teil der *Mollusken* noch paarig, bei der Mehrzahl sind sie durch einseitige Rückbildung unpaar geworden. Die Geschlechtsorgane sind bald hermaphrodit, bald gonochoristisch, stets aber außerordentlich umfangreich. Noch mehr Raum beansprucht im Eingeweideknäuel der Verdauungstractus, welcher Pharynx, Ösophagus, Magen, einen gewundenen Enddarm und eine gewaltige Leber, meist auch Speicheldrüsen erkennen läßt. Unter Leber versteht man hierbei eine meist paarige, in den Magen

mündende tubulöse Drüse, welche nicht nur Fette verdaut und Glykogen aufstapelt, sondern auch ein Zellulose in Zucker überführendes Enzym (Cytase) bildet und die Resorption vermittelt. Als ein charakteristisches Molluskenorgan ist noch die Radula zu nennen,

eine zum Zerreiben der Nahrung dienende, mit Zähnen besetzte Platte, die im Pharynx einen ventralen Wulst (Zunge) überzieht. Ihr Mangel bei den Muscheln ist aus Rückbildung zu erklären.

Die Fortpflanzung der Mollusken ist eine ausschließlich geschlechtliche: weder Knospung, noch Teilung, noch Parthenogenese sind je beobachtet worden. Die Eier werden gewöhnlich in größeren Mengen vereinigt, in Gallerten abgelegt und sind entweder selbst dotterreich oder mit nährenden Eiweißhüllen umgeben. Wenige *Mollusken* (z. B. *Paludina vivipara*) sind lebendig gebärend. Sehr verbreitet ist die Metamorphose; bei derselben schlüpft aus dem Ei die „Veligerlarve“ (Fig. 306), an welcher man Kopf, Fuß und Mantel auch dann unterscheiden kann, wenn das zugehörige Tier im ausgebildeten Zustand den einen oder den anderen Abschnitt vermissen läßt. Diese Beobachtung verdient besondere Beachtung, da sie lehrt, daß der Mangel des Kopfes oder des Mantels oder der Schale, welchen wir bei großen Gruppen der Mollusken feststellen können, kein ursprünglicher Zustand ist, sondern nur durch Rückbildung dieser Teile erklärt werden kann. Der Name Veliger bezieht sich auf das Velum, einen kräftigen Kranz von Wimpern, welcher ein vor der Mundöffnung gelegenes Feld, das Stirn- oder Velarfeld, umgrenzt, der Larve zur Fortbewegung dient und bei starker Entwicklung nicht selten ähnlich der Radscheibe eines Rädertieres gelappt ist (Fig. 307). Die Veligerlarve erinnert sehr an die Trochophora der Würmer und besitzt auch wie diese ein nur im Larvenleben funktionierendes Protonephridium (Kopfniere); sie dient zur Verbreitung der *Mollusken* und ist dadurch für festsetzende oder wenig bewegliche Formen wie *Muscheln* von großer Bedeutung. Wenn die Metamorphose durch direkte Entwicklung ersetzt wird (*Cephalopoden*, *Pulmonaten* etc.), ist das Veligerstadium häufig noch während der Embryonalentwicklung an einem rudimentären, ein präorales Feld umgrenzenden Zellenwulst zu erkennen.

Entwick-
lung.

Systematisch teilte man die Mollusken lange Zeit über in 3 Klassen, 1. die *Muscheln*, *Lamellibranchier* oder *Acephalen*, 2. die *Schnecken*, *Gastropoden* oder *Cephalophoren*, 3. die *Tintenfische* oder *Cephalopoden*. Von den Schnecken hat man in der Neuzeit die Käferschnecken oder *Chiton* abgetrennt und mit einigen höchst eigentümlichen, wurmartigen Formen (*Chaetoderma*, *Neomenia*) unter dem Namen *Amphineuren* (Urmollusken) vereint. Da die Tiere in vieler Hinsicht die ursprünglichsten Verhältnisse unter den Mollusken bewahrt haben, mögen sie an erster Stelle besprochen werden.

I. Klasse.

Amphineuren, Urmollusken.

Die typischen Repräsentanten der *Amphineuren*, die ausschließlich marinen *Polyplacophoren* oder *Chitoniden*, stimmen zwar mit den *Gastropoden* im Besitz des Kriechfußes und der Radula überein; allein diese gemeinsamen Merkmale kommen für die systematische Beurteilung nicht in Betracht, da sie zu den allgemeinen Charakteren der Molluskenorganisation gehören. Wichtiger sind die Unterschiede: die rudimentäre Beschaffenheit des vom Mantelrand überdachten, der Tentakeln und Augen entbehrenden Kopfes, die regelmäßige bilaterale Symmetrie des Körpers und der merkwürdige Bau der Schale. Letztere besteht aus 8 dach-

ziegelförmig sich deckenden Kalkplatten, die aus zwei Schichten bestehen, einer inneren dickeren, dem stark verkalkten *Articulamentum*, und einer äußeren oder oberen, dem unvollkommen verkalkten, pigmentierten *Tegmentum*; sie gestatten vermöge ihrer Beweglichkeit den Tieren, sich igelartig einzurollen und sind Ursache des deutschen Namens „*Käferschnecken*“, indem sie über dem Rücken quere Schienen bilden und dadurch an die Gliederung der Insekten erinnern. Sie lassen einen von Kalkstacheln bedeckten Randbezirk des Mantels frei, welcher links und rechts über den jederseits in einer Reihe angeordneten Kiemen ein vorspringendes Dach bildet. In die Schalenstücke dringen viele nervenreiche Gewebsstränge ein, welche an der Oberfläche mit merkwürdigen Sinnesorganen (Ästheteten, manchmal auch Augen) endigen. Statocysten fehlen.

Die Symmetrie des Körpers drückt sich auch in der Anordnung der Eingeweide aus. Der After mündet genau terminal, links und rechts von ihm die paarigen verästelten Nieren und die paarigen Geschlechtswege, die von einer medianen unpaaren gonochoristischen Geschlechtsdrüse kommen. Entsprechend den paarigen Kiemenreihen sind auch die Herzvorkammern paarig. Zu diesen Merkmalen ursprünglicher Organisation gesellt sich die primitive Beschaffenheit

des strangförmigen Nervensystems, das an Stelle der Ganglien Cerebral-, Pedal- und Pleural-Stränge aufweist (Fig. 308). *Chiton sicularius* L. *Cryptochiton Stelleri* Midd. Schale vom Mantel überwachsen.

Fig. 308. *Chiton squamosus*, vom Rücken gesehen, links ganzes Tier, rechts ein Tier nach Entfernung der Schale und der Eingeweide. C Hirn, P Pedalstrang, Pl Pleurovisceralstrang des Nervensystems, K Kiemen, o Mund, a After (nach Haller).

Von den *Polyplocophoren* unterscheiden sich erheblich die nach der Beschaffenheit ihres Nervensystems ebenfalls zu den *Amphineuren* gehörigen *Aplacophoren* oder *Solenogastres*; sie leben im Meer, vielfach im Sand vergraben oder parasitisch, sehen wie Würmer aus, haben keine Schale (bei Larven von *Dondersia* angelegt), wohl aber eine mit Stacheln besetzte Cuticula. Anstatt des Fußes ist die Bauchseite oft mit einer flimmernden Längsfurche versehen. Die Radula (bei *Chaetoderma* nur durch einen Zahn markiert) kann fehlen. Auch Mantel, Kiemenhöhle und Kiemen können rudimentär sein. Die meist hermaphroditen Geschlechtsorgane münden in den Herzbeutel, von wo paarige Nephridien (?) in die Kloake überleiten. — *Chaetoderma nitidulum* Lovén. *Neomenia carinata* Tullberg u. a.

II. Klasse.

Lamellibranchier. Acephalen, Pelecypoden, Muscheln.

Unter sämtlichen *Mollusken* haben die *Muscheln* das geringste Maß von Ortsbewegung; viele sind ganz festgewachsen; die meisten be-

wegen sich langsam in Schlamm und Sand; äußerst wenige vermögen sich springend mit Hilfe ihres Fußes oder schwimmend durch Zusammenschlagen der Schalen fortzubewegen. Diese Lebensweise und der Mangel von Verteidigungswaffen bedingen ein erhöhtes Schutzbedürfnis, welches die Ausbildung kräftiger Schalen zur Folge hat, in die der Körper meist vollkommen geborgen werden kann.

Die Schalen der Muscheln sind paarig, wie die der *Brachiopoden*,^{Mantel und Schale.} sind aber im Gegensatz zu diesen symmetrisch zur Sagittalebene des Körpers links und rechts angeordnet und besitzen daher für gewöhnlich auch einen im wesentlichen symmetrischen Bau. Nur wenn das Tier mit der rechten oder linken Schale auf felsigem Grunde dauernd anwächst, entwickelt sich die betreffende Schale kräftiger und führt zu einer bei den fossilen *Rudisten* hochgradigen Asymmetrie, an welcher auch der Weichkörper Anteil hat.

Für das Verständnis des Baues der Schalen sind ihre Beziehungen zum Weichkörper, vor allem zu den Mantellappen und den Muskeln, von entscheidender Bedeutung, so daß man alle drei Teile nur im Zusammenhang besprechen kann. Die beiden Mantellappen, welche

Fig. 309.

Fig. 310.

Fig. 309. Linke Schale von *Crassatella plumbea* von innen und außen (aus Zittel), letztere Ansicht mit Anwachsstreifen (Mantellinie ohne Ausbuchtung).

Fig. 310. Rechte Schale von *Mactra stultorum* (aus Leunis-Ludwig) von innen (Mantellinie mit Ausbuchtung).

Für beide Figuren gelten folgende Bezeichnungen: *a'* vorderer, *a''* hinterer Adductoreneindruck, *m* Mantellinie, *s* sinuöse Ausbuchtung derselben, *c* Schloß, *l* innere Bandgrube.

auf ihrer Oberfläche die Schalen ausscheiden und nur ausnahmsweise (*Ephippodonta*, *Chlamydoconcha*) sie allseitig umwachsen, nehmen ihren Ausgangspunkt vom Rücken der Muschel (Fig. 316) und erstrecken sich von da abwärts nach vorn und hinten, so daß sie das Tier vollkommen umhüllen. In der Nachbarschaft des Rückens findet sich daher der älteste Teil der Schale, zugleich aber auch der am stärksten gewölbte, der Schalennabel oder Umbo (Fig. 309); um denselben herum ordnen sich annähernd konzentrisch die Anwachsstreifen, Linien, welche zeigen, wie beim Wachstum der Mantellappen auch die Schale eine Vergrößerung erfahren hat. Am Rücken sind die beiden Schalen einander am meisten genähert und bei der Mehrzahl der Muscheln durch das „Schloß“ beweglich verbunden. Ein Schloß entsteht, indem Vorragungen der einen Schale, die Schloßzähne, scharnierartig in Vertiefungen der anderen Schale eingreifen. Während bei den *Brachiopoden* Öffnen und Schließen der Schale ein aktiver, durch Muskeln vermittelter Vorgang ist, wird bei den *Lamellibranchiern* das Öffnen der Schale passiv durch ein dorsales, meist hinter dem Schloß angebrachtes elastisches Band besorgt; der Verschluß der Schalen

wird dagegen durch Muskeln, die Adductoren, bewirkt, welche quer durch den Muschelkörper von Schale zu Schale ziehen und durch ihre Insertionen auf diesen deutliche Eindrücke hervorrufen (Fig. 309). Gewöhnlich findet man einen gleich starken vorderen dorsalen und hinteren ventralen Adductor (*Dimyariar*), seltener ist der vordere rudimentär (*Heteromyariar*) oder ganz geschwunden (*Monomyariar*). Wenn die Adductoren erschlaffen, klaffen die Schalen unter dem Einfluß des elastischen Bandes, was demgemäß bei toten Tieren stets zutrifft.

Die typische Form des Muschelschlusses ist das *heterodonte* Schloß (Fig. 310); jede Schalenhälfte besitzt in der Gegend des Umbo eine Gruppe von Schloßzähnen, wobei die Zähne der linken Schale mit denen der rechten alternieren. Außer diesen „Kardinalzähnen“ findet man noch vordere und hintere, oft zu Leisten ausgezogene „Lateralzähne“. Das Ligament liegt hinter dem Schloß (opisthodete M.), gewöhnlich äußerlich sichtbar (äußeres L.), selten, offenbar durch Einfaltung, in das Innere verlagert (inneres L.) (Fig. 309). Modifikationen des heterodonten Schlusses sind das *schizodonte* und *desmodonte* Schloß. — Außer „heterodonten“ Muscheln gibt es nun aber noch Muscheln von offenbar primitivem Bau, bei denen entweder jegliches Schloß noch fehlt oder rückgebildet ist (*dysodont*) oder das Schloß durch zahlreiche, in einer Reihe symmetrisch zum Umbo gestellter Höckerchen (*tarodont*) oder durch zwei kräftige, ebenfalls symmetrisch zum Umbo angeordnete Vorsprünge ersetzt ist (*isodont*). In diesen Fällen ist das Ligament gewöhnlich auch symmetrisch zum Umbo (*amphidet*) ausgebildet, so daß ein Teil vor, ein Teil hinter dem Umbo äußerlich sichtbar lagert, wenn es nicht durch Einfaltung zu einem inneren Ligament geworden ist.

Eine besondere Zeichnung auf der Innenseite der Schale wird noch durch die Beziehungen zur Manteloberfläche herbeigeführt. Da am Mantelrand die Ausscheidung der Schale am lebhaftesten vor sich geht, und außerdem kleine Muskelchen hier den Mantel an die Schale befestigen, entsteht ein Randbezirk, welcher ein anderes Aussehen als der Rest der Schale hat und gegen ihn durch eine dem Schalenrand im allgemeinen parallele Linie, die Mantellinie, abgegrenzt ist (Fig. 309). Bei vielen Muscheln, den *Sinupalliaten*, zeigt die Mantellinie eine Einbuchtung am hinteren Ende (Fig. 310 s), indem der Randbezirk sich auf Kosten des übrigen Teils der Schalenoberfläche erheblich vergrößert. Auch dazu geben gewisse Strukturen des Mantels Veranlassung, die wir zunächst betrachten müssen. Ihrer Entstehung gemäß sind die beiden Mantelfalten Membranen mit freien Rändern, welche bei geschlossener Schale gegeneinander gepreßt werden. Damit nun das Wasser auch dann noch aus- und einströmen kann, besitzt jede Mantelhälfte am hinteren Ende zwei Ausbuchtungen, eine obere und eine untere, welche den Ausbuchtungen der anderen Seite genau entsprechen, so daß bei locker geschlossener Schale zwei Öffnungen entstehen (Fig. 311). Die obere Öffnung ist die Kloakenöffnung, da sie zur Entleerung der Fäkalien und des gebrauchten Atemwassers dient; die untere, welche das Einfließen des frischen Atemwassers vermittelt, ist die Branchialöffnung. Bei vielen Muscheln verwachsen die freien Ränder der beiden Mantellappen untereinander bis auf drei Öffnungen, welche ausgespart bleiben: einen Schlitz für den Durchtritt des Fußes und die beiden schon erwähnten Öffnungen, welche man nunmehr

Branchial- und After- (Kloakal-)Sipho nennt (Fig. 312). Eine weitere Vervollkommnung dieser Einrichtung wird dadurch herbeigeführt, daß die Umrandung beider Siphonen sich zu langen Röhren, den Siphonalröhren, verlängert, welche durch Muskeln zurückgezogen und wieder in die Länge gestreckt werden können (Fig. 313). Als Rückziehmuskeln fungieren die oben erwähnten Mantelmuskelchen, welche an Masse zunehmen, ihre Ursprünge vermehren und so die Einbuchtung der Mantellinie verursachen.

Fig. 311—313. *Siphonier* und *Asiphonier* von rückwärts gesehen. Fig. 311. *Anodonta cygnea*. Fig. 312. *Iso-cardia cor*. Fig. 313. *Lutraria elliptica*. *a* Aftersipho, *b* Branchialsipho, *k'* äußeres, *k''* inneres Kiemenblatt, *m* Mantel, *s* Schale, *f* Fuß.

Fig. 313. Fig. 312. Fig. 311.

Dünnschliffe durch die Schale (Fig. 314) lassen an derselben meist 3 Lagen erkennen, zu äußerst die Cuticula, eine nur aus organischer Masse bestehende Schicht, darunter zwei weitere Lagen, die vorwiegend aus kohlensaurem Kalk bestehen. Bei vielen Muscheln werden die beiden Schichten als Prismenschicht und Perlmutter-schicht unterschieden. Die Prismenschicht hat ihren Namen von kleinen, zur Oberfläche senkrecht gestellten Prismen, die wie die Pflastersteine dicht zusammengefügt sind; die Perlmutter-schicht dagegen zeigt dünne Lamellen, welche im großen und ganzen der Oberfläche parallel geschichtet sind und um so schöner irisieren, je feiner sie beschaffen sind. Namentlich bei den technisch verwertbaren Perlmutter-schalen, welche im Meer von den verschiedenen Arten der Gattung *Meleagrina*, im Süßwasser von der *Margaritana margaritifera* geliefert werden, sind die einzelnen Lagen von außerordentlicher Feinheit. Wenn zwischen die Schale und die mit der Schalenbildung betraute Oberfläche des Mantels Fremdkörper geraten, so reizen sie das Epithel zu stärkerer Ausscheidung von Perlmutter-substanz und werden von zahlreichen Schichten derselben umhüllt und abgekapselt. Derartige abnorme Produktion von Perlmutter-substanz führt zur Bildung von freien Perlen, wenn von der gereizten Hautstelle aus eine Epithelinsel in das Mantelgewebe hineinwuchert und sich abschnürt. Das so gebildete Epithelsäckchen scheidet dann eine organische, allmählich verkalkende Masse aus. Bei *Meleagrina* soll die Perlbildung durch Entwicklungsstadien bestimmter, in Fischen schmarotzender Bandwürmer (*Tetrarhynchus unionifactor*, *Tylocephalum margaritiferae*) verursacht werden.

Fig. 314. Schliff durch die Schale von *Anodonta*. *l* Perlmutter-schicht, *p* Prismenschicht, *c* Cuticula.

Zwischen dem Mantellappen und der Körperoberfläche liegen die Kiemen, deren lamellöse Gestalt den Namen *Lamellibranchier* veranlaßt hat (Fig. 315, 316). Auf jeder Seite des Körpers sind zwei Kiemenblätter vorhanden, von denen selten das äußere, noch seltener beide durch Rückbildung verloren gehen können. Indem häufig die inneren Kiemen der linken und rechten Seite hinter dem Körper der Muschel verwachsen, erzeugen sie eine Scheidewand, welche den Mantelraum in eine kleine obere und eine geräumige untere Etage teilt (Fig. 315). Erstere ist die Kloake, da in sie der After mündet und aus ihr der Aftersiphon ableitet; letztere ist die Atemhöhle, sie erhält durch den Branchialsiphon das Atemwasser und mit ihm die Nahrung zugeführt. Einwärts und nach vorn von den Kiemen liegen zwei Paar Lappen, die Mundsegel, welche ebenfalls stark mit Flimmerepithel bedeckt sind und die Mundöffnung zwischen sich fassen.

Fig. 315. Bau der *Teichmuschel*. Mantel und Kiemen der rechten Seite abgetragen, Pericard geöffnet, Leber der rechten Seite entfernt gedacht; Eingeweide und Nervensystem etwas schematisch eingezeichnet, 1 vorderer, 2 hinterer Adductor, I Cerebral-, II Pedal-, III Visceralganglion, a Aftersiphon, br Branchialsiphon, dm dorsaler Mantelschlitz, b¹ oberer, b² unterer Schenkel des Bojanussehen Organs, e Mündung desselben nach außen, daneben Mündung des Geschlechtsapparats, sp Nierenspritze (Kommunikation der Niere mit dem Pericard), d Darm, das Herz durchbohrend, h¹ Kammer, h² rechte Vorkammer des Herzens, g Geschlechtsdrüse, l linke Leber, m Mündung der rechten Leber in den Magen, fu Fuß, ml Mantellinie, r¹ vorderer, r² hinterer Retraktor, K¹ Insertionen der beiden Lamellen des inneren rechten Kiemenblattes, K³ innere linke, K⁴ äußere linke Kieme.

Die Kiemen der Lamellibranchier besitzen verschiedene Grade der Ausbildung. Die *Nuculiden* — unter den lebenden Formen die primitivsten — haben noch echte Ctenidien wie die meisten Mollusken, und zwar jederseits des Fußes eine *Kammkieme*, an der man eine dem Körper angewachsene Achse und eine äußere und innere Reihe von Kiemenblättern unterscheiden kann. Aus der Kammkieme läßt sich ohne Schwierigkeit die Fadenkieme ableiten. Indem jedes Kiemenblättchen in einen langen Faden auswächst, entstehen sowohl in der linken wie rechten Mantelhöhle 2 Reihen von Fädchen, eine innere und eine äußere; die Fädchen einer Reihe sind durch ineinander greifende Flimmerbüschel so fest zusammengefügt, daß sie den Eindruck eines einheitlichen Blattes hervorrufen. Eine

echte Blattkieme entsteht jedoch erst, wenn benachbarte Fädchen in Zwischenräumen miteinander verwachsen, wobei zwischen den Verwachsungsstellen Öffnungen oder Kiemenspalten übrig bleiben. Zum genaueren Verständnis der Faden- und Blattkiemien muß noch hervorgehoben werden, daß jedes Kiemenfädchen am freien Rand der Kieme umbiegt und nach der Basis zurückläuft, so daß man an ihm einen absteigenden und aufsteigenden Schenkel unterscheiden kann. So erklärt sich auch, daß bei den Blattkiemien jedes Kiemenblatt aus 2 einen Binnenraum umschließenden Lamellen besteht, von denen die eine Lamelle aus den absteigenden, die andere aus den aufsteigenden Schenkeln der Kiemenfäden durch Verwachsung entstanden ist. Der Binnenraum der Kieme dient öfters zur Aufnahme der jungen Brut.

Der vollkommene Einschluß des Körpers in Mantellappen und Fuß, Byssus-Schalen hat bei den Muscheln zu einer gänzlichen Rückbildung des Fuß, Byssusdrüse.

Fig. 316.

Fig. 317.

Fig. 316. Die Figur gibt in schematischer Weise 2 auf eine Ebene projizierte Querschnitte durch eine Muschel wieder, der erste Schnitt ist durch die Nierenspritze und den Ureter, der zweite durch die Mitte des Herzens geführt. *l* Schalenband, *sch* Schale, *m* Mantel, *b¹* oberer, *b²* unterer Schenkel des Bojanusschen Organs, *sp* Nierenspritze, *e* Mündung der Niere nach außen, daneben die Geschlechtsöffnung, *g* Geschlechtsorgane, *h¹* Herzkammer, der Enddarm umschließend, *h²* Vorkammer, *d* Darm, *k¹* innere, *k²* äußere Kieme, *n* Cerebrovisceralkommissur, *v* Venensinus, *fu* Fuß.

Fig. 317. *Mytilus edulis* (aus Blanchard). *a* Mantelrand, *b* Spinnfinger des Fußes, *c* Byssus, *d, e* Retraktoren des Fußes, *f* Mund, *g* Mundlappen, *h* Mantel, *i* innere, *j* äußere Kieme.

Kopfes und seiner Organe (der Tentakeln, fast stets auch der Kopfaugen, des Schlundkopfes, der Radula und der Speicheldrüsen) geführt (*Acephalen*). Man kann daher am Körper nur 2 Abschnitte unterscheiden, dorsal den Eingeweideknäuel, ventral den Fuß. Der Fuß (bei manchen Arten [*Austern*] rückgebildet) hat bei den *Nuculiden* und *Pectunculus* eine breite Kriechsohle; gewöhnlich ist er beilförmig, d. h. seine linke und rechte Fläche stoßen ventral in einer abgerundeten Kante zusammen (*Beilfüßer*, *Pelecypoden*). Er kann enorm anschwellen und dann wieder zusammenschrumpfen. Früher erklärte man das Anschwellen

des Fußes durch Aufnahme von Wasser in das Blut; jetzt durch die Annahme, daß Blut aus anderen Körperprovinzen in den Fuß hineingepreßt wird. Das Zurückziehen wird durch Kontraktion der Fußmuskulatur sowie durch besondere, von der Schale entspringende Retraktoren bewirkt (Fig. 315 r^1 , r^2). Kann der Fuß durch seine verschiedene Anfüllung mit Blut zur Fortbewegung dienen, so gewinnt er bei manchen Arten die Bedeutung eines Haftorgans durch den Besitz der „Byssusdrüse“. Dieselbe ist eine tiefe, nach vorn sich in eine Rinne verlängernde Grube (Fig. 317) mit lamellös gefalteten Wandungen, an denen reichliche einzellige Drüsen münden. Das von den Drüsen gelieferte Sekret erstarrt zu dem Byssus, seidenartigen Fäden, deren eines Ende zwischen den Lamellen der Byssusdrüse eingeklemmt bleibt, während das andere Ende von dem fingerartig ausgezogenen vorderen Fußende an Steinen, Pfählen usw. angeklebt wird und so zur Befestigung der Muschel dient.

Im Eingeweideknäuel liegt gewöhnlich am meisten dorsal das ansehnliche, vom Pericard umhüllte Herz: eine Kammer mit einer linken und rechten flügel förmigen Vorkammer (Fig. 315 u. 316 h^1 u. h^2). Die Vorkammern empfangen das Blut direkt von den Kiemen; die Kammer leitet es an die Körperprovinz weiter durch eine vordere und hintere Aorta (Fig. 315); letztere fehlt bei manchen Arten.

Bojanussche
Organe.

Dicht unter dem Herzbeutel stößt man bei der Präparation auf die Nieren oder die Bojanusschen Organe. Die Organe der linken und rechten Seite treffen in der Mittellinie zusammen und können mit ihren Ausführungswegen sogar eine Strecke weit verwachsen sein. Jede Niere besteht bei unseren Süßwassermuscheln aus einem oberen, glattwandigen und einem unteren, von Balkenwerk durchzogenen Hohlraum, welche beide am hinteren Ende ineinander übergehen, sonst aber durch eine dünne Scheidewand voneinander getrennt bleiben. Der untere Hohlraum (die Bojanussche Höhle im engeren Sinne) hängt an seinem vorderen, blinden Ende durch einen flimmernden Kanal, die Nierenspritze, mit dem Herzbeutel zusammen; der obere Hohlraum dagegen, die „Vorhöhle“, mündet durch einen kurzen Kanal, den Ureter, an der Seitenwand des Körpers im Bereich des Binnenraums der inneren Kieme nach außen. Eine Kommunikation führt somit — und zwar bei allen Muscheln — vom Herzbeutel durch die Niere in die Mantelhöhle. Diesen Weg benutzen bei primitiven Arten die Geschlechtsprodukte, indem Hoden und Ovarien, sei es in den Anfang (*Solemya*) oder das Ende (*Nucula*) der Nephridien, münden. Viel häufiger ist es jedoch, daß eine selbständige Geschlechtsöffnung neben dem Nierenporus lagert. Hoden und Ovarien der meist gonochoristischen Tiere sind acinöse Drüsen mit einfachem Ausführungsweg, ohne weitere Hilfsorgane. — Der Darm beginnt mit einem kurzen Ösophagus, erweitert sich zu einem ansehnlichen Magen und behält dann nach abermaliger Verengung bis zum After den gleichen Durchmesser bei; er bildet viele ineinander geschlungene Windungen. Der Endabschnitt liegt selten unter oder über dem Herzen, meist tritt er merkwürdigerweise von vorn und unten in den Herzbeutel ein, durchbohrt die Herzkammer und mündet dorsal vom hinteren Adductor in die Kloake. Eine paarige voluminöse Leber entleert ihr Sekret in den Magen, welcher meist noch einen Blindsack besitzt, in dem ein gallertiges Sekret, der Kristallstiel, gebildet wird.

Die 3 Paar Molluskenganglien sind ungewöhnlich weit voneinander entfernt. Die beiden Hirnganglien (Cerebro-Pleuralganglien) liegen beiderseits der Mundöffnung dicht unter dem vorderen Ende der Mundlappen und ventral von den vorderen Adductoren; sie sind durch eine lange Querkommissur, die dorsal die Mundhöhle umgreift, verbunden und auffallend klein, da die Kopfaugen und Tentakeln fehlen. In geringer Entfernung vom After, ventral vom hinteren Adductor, findet man die Visceralganglien (Parieto-Visceralganglien) zu einem einheitlichen Körper vereint. Auch die Pedalganglien der beiden Seiten sind dicht aneinander gefügt; sie ruhen ziemlich weit vorn auf der Muskelmasse des Fußes. Von höheren Sinnesorganen sind konstant nur die Statocysten, welche in der Nähe der Pedalganglien liegen; als Sinnesorgane sind dann ferner noch die nervenreichen Mundlappen anzusehen und öfters zwei kleine Epithelanschwellungen an der Basis der Kiemen (Geruchsorgane, Osphradien). Wenn Augen vorkommen, wie bei den Pectenarten, sind sie in großer Zahl wie Perlen am Mantelrand aufgereiht und somit vollkommen andere Bildungen als die Kopfaugen der übrigen Mollusken. Kleine Tentakelchen, welche außer den Augen am Mantelrand besonders in der Gegend der Siphonen vorkommen, zeigen, daß auch sonst der Mantelrand als Sinnesorgan verwandt wird.

Marine Muscheln und die offenbar vom Meer ins Süßwasser eingewanderte *Dreissena* besitzen das Veligerstadium (Fig. 306); aber auch bei manchen Süßwassermuscheln kommt es zur Metamorphose. Die junge Brut unserer Teich- und Flußmuscheln (*Unio* und *Anodonta*), die in den mütterlichen Kiemen heranwachsenden Glochidien, unterscheidet sich vom Muttertier durch die Anwesenheit von Byssusfäden; ferner ist anstatt zweier Adductoren nur einer vorhanden, endlich hat der freie Schalenrand jederseits einen Haken, mit dem sich die jungen Tiere in der Haut vorbeischwimmender Fische festhaken (Fig. 318). Hier erzeugen sie einen Entzündungsherd, in dessen Innerem sie heranwachsen und unter Umgestaltung der Schließmuskeln die definitive Gestalt annehmen. Nach beendigter Metamorphose fallen die jungen Muscheln ab, um im Schlamm halb vergraben weiterzuleben.

Für die Systematik der *Lamellibranchier* ist der Bau der Kiemen, des Mantelrandes und der Adductoren wichtig. Ein jeder dieser Apparate zeigt höhere und niedere Entwicklungsstufen. Bisher hat man meist einseitig das eine oder das andere Merkmal benutzt. Zu einem natürlichen System wird man jedoch nur gelangen, wenn man die verschiedenen Apparate möglichst gleichmäßig berücksichtigt. Im folgenden sollen die Muscheln, welche besonders in der Bildung der Kiemen und des Schlosses auf einer niederen Stufe verharren, als *Protoconchen* von den höher entwickelten *Heteroconchen* unterschieden werden.

Fig. 318. Glochidium von *Anodonta* (aus Balfour). by Byssus, s Sinneshaare, ad Adductor, sh Schale.]

I. Ordnung. Protoconchen.

Der primitive Charakter der Protoconchen gibt sich vor allem im Bau der Kiemen zu erkennen, welche entweder Kammkiemen (*Proto-*

branchier) oder Fadenkiemen (*Filibranchier*) sind. Doch wird hier und da schon die Verwachsung der Kiemenfäden zu Blättern angebahnt (*Pseudo-Lamellibranchier*: *Pectiniden*, *Ostreiden*). Schloß und Ligament sind symmetrisch zum Umbo entwickelt oder weichen wenig von der Symmetrie ab. Ersteres kann fehlen, letzteres ist öfters ganz oder zum Teil ins Innere verlagert. Die Mantelränder sind frei, selten finden sich die ersten Spuren von Verwachsung.

I. Unterordnung. *Dinmyarier* oder *Homomyarier*. Mit zwei gleich starken Adductoren sind ausgerüstet: die *taxodonten Nuculiden* (*Nucula rostrata* Lam.) und *Arciden* (*Arca Noae* L.). Die *Nuculiden* (auch *Protobranchier* genannt) sind unter den lebenden Muscheln am ursprünglichsten gebaut, indem sie Kammkiemen und einen sohlenförmigen Fuß besitzen. Auch sind Pleural- und Cerebralganglien noch voneinander getrennt. Die Geschlechtsdrüsen münden in die Nieren.

II. Unterordnung. *Anisomyarier*. Vorderer Adductor rudimentär (*Heteromyarier*) oder gar nicht vorhanden (*Monomyarier*). Mit Ausnahme der *isodonten Spondyliiden* (*Sp. gaederopus* L.) sind alle hierher gehörigen Familien ohne Schloß (dysodont). Zu den *Heteromyariern* gehören die *Mytiliden*, Muscheln mit starkem Byssus und herzförmiger, nach dem vorderen Ende zu in eine Spitze ausgezogener Schale: *Pinna nobilis* L., über 1 Fuß groß, Byssus lang und seidenartig, zu Gespinsten verwendbar. *Mytilus edulis* L., Miesmuschel (Fig. 317), eine etwa 3–5 cm lange, schwarzblaue Muschel, die sich in Massen im Meer an Pfählen und Mauerwerk der Hafenbauten ansiedelt; wegen ihres Wohlgeschmacks vielerorts (besonders in Tarent) kultiviert; zeitweilig wie die Auster giftig. *Dreysena polymorpha* Pall. (von *Mytilus* im Bau der Kiemen, des Blutgefäß- und des Nervensystems wesentlich unterschieden), lebt im Brackwasser und dringt in das Süßwasser vor; aus ihrer Heimat (Kaspisches Meer, Schwarzes Meer) in die Flüsse Rußlands verschleppt, hat sie sich seit längerer Zeit vom Norden aus auch in Deutschland verbreitet. *Lithodomus dactylus* L., eßbar, bohrt Steine an; am bekanntesten sind die Bohrlöcher am Serapistempel (in der Neuzeit als Fischbehälter gedeutet) von Pozzuoli. — Eine zweite Familie, die *Aviculiden*, hat ihren Namen von den flügelartigen Fortsätzen, welche den Schloßrand einnehmen. Am bekanntesten ist *Meleagrina margaritifera* L., die echte Perlmuschel des Indischen und Stillen Ozeans, auch in Westindien heimisch; die Perlmutterschicht vielfach zu Schmuckgegenständen verwandt, liefert allein die feinen teuren Perlen. — *Monomyarier* sind die *Ostreiden* oder Austern, Muscheln, welche mit der linken, seltener mit der rechten Schalenklappe am Meeresgrund festgewachsen sind (Austernbänke), *Ostrea edulis* L., zuweilen giftig. Ferner gehören hierher die *Pectiniden*, deren kammförmig geriefte Schalen vielfach an Stelle von Tellern benutzt werden, deren Mantelrand reichlich mit Tentakeln und smaragdgrünen Augen besetzt ist. *Pecten Jacobaeus* L.

II. Ordnung. Heteroconchen.

Die *Heteroconchen* haben stets lamellöse Kiemen, deren Oberfläche häufig eingefaltet ist (Riffkiemen). Das Schloß — in seltenen Fällen (*Anodonta*) durch Rückbildung verloren gegangen — ist heterodont oder durch Umbildung aus dem heterodonten Schloß entstanden. Nur selten sind die Mantelränder in ganzer Ausdehnung voneinander getrennt, meist sind Siphonen vorhanden, bei einem Teil der Arten klein, so daß

sie keinen Einfluß auf die Mantellinie gewinnen — *Integripallia* — in anderen Fällen gewaltig, so daß eine deutliche Mantelbucht vorhanden ist — *Sinupallia*. Vorderer und hinterer Adductor sind gleich stark.

I. Unterordnung. *Integripalliaten*. Die Siphonen fehlen meist gänzlich bei den *Najaden*, welche in Hunderten von Arten im Süßwasser verbreitet sind. Die europäischen Formen verteilen sich auf die Gattungen *Anodonta* und *Unio*. Die *Anodonten* oder Teichmuscheln haben dünne Schalen ohne Schloßzähne; die *Unionen* dagegen besitzen eine dicke Perlmutterlage und ansehnlich entwickelte Schloßzähne. Am schönsten ist die Perlmutterschicht bei *Unio (Margaritana) margaritifera* L., welche zur Perlmutterfabrikation verwandt wird und die minderwertigen deutschen Perlen liefert; das Tier lebt besonders häufig in Bächen des Fichtelgebirges, des bayerischen und Böhmerwaldes, findet sich aber auch in Sachsen, Hannover, Schottland etc. — Mit kleinen Siphonen sind ausgerüstet die *Tridacniden*, zu denen die größte Muschel, die *Tridacna gigas* Lam. gehört, deren Schalen über 4 Fuß groß und 3 Ztr. schwer werden können. Eine weitere marine Familie sind die *Cardiden*, Herzmuscheln: *Cardium edule* L. Im Süßwasser sind die *Cycladiden* verbreitet, kleine, erbsengroße Muscheln, die sich von jungen Najaden durch ihre dünnen Schalen und die daraus hervortretenden, zarten Siphonen unterscheiden. *Cyclas cornea* L. *Pisidium amnicum* Müll.

Fig. 319. *Teredo navalis*, Schiffsbohrwurm (nach Grobben); Mantelraum bis auf die hintere, die Siphonen abgebende Partie geöffnet. 1 Fuß, 2 Schale, 3 Leber, 4—5 Kammer und Vorkammer des Herzens, 6 Geschlechtsorgane, 7 Kiemen, 8 Kloake, 9 Kiemenraum, 10 Analsipho, 11 Branchialsipho, 12 Paletten an der Basis der Siphonen.

An die wahrscheinlich ebenfalls hierher gehörigen *Chamiden* reihen sich die ausgestorbenen, der Kreide angehörigen *Rudisten*, deren rechte Schale festgewachsen und zu einem turmartigen Kegel verdickt war, trotzdem aber nur einen sehr kleinen Binnenraum enthielt, welcher von der linken deckelartigen Schale geschlossen wurde.

II. Unterordnung. *Sinupalliaten*. Typische Repräsentanten sind die von der schönen Färbung ihrer Schalen den Namen führenden *Veneriden* und die *Telliniden* mit ovaler, flach gewölbter Schale: *Venus paphia* L. und *Tellina baltica* L. — Bei vielen *Sinupalliaten* werden die Siphonen so lang und kräftig, daß sie in die relativ kleinen, an beiden Enden stets klaffenden Schalen nicht zurückgezogen werden können: *Myiden*, Klaffmuscheln, und *Soleniden*, Messermuscheln (*Solen vagina* L.). — Das leitet über zu Muscheln, bei denen die hintere Mantelhöhle und die vereinigten Siphonen den übrigen Körper bei weitem an Ausdehnung übertreffen, so daß die Tiere die Gestalt eines Wurmes annehmen (Fig. 319). Da die beiden Schalenklappen nicht ausreichen, den Körper zu bedecken, so werden sie in verschiedenem Grade rudimentär und können durch akzessorische Stücke ergänzt werden, oder der wurmförmige Körper erzeugt eine Kalkröhre, ähnlich der Röhre eines Röhrenwurms, in welcher die Schalenrudimente noch eingeschlossen sind. *Pholadiden*, Bohrmuscheln, genannt, weil sie in Holz und Stein ihre Gänge bauen: *Pholas ductylus* L., mit ansehnlichen Resten der Muschel-

schale und großen akzessorischen Schalenstücken, vermag im härtesten Stein zu bohren, ausgezeichnet durch starkes Meerleuchten. *Teredo navalis* L., Schiffsbohrwurm (Fig. 319), sieht wie ein weichhäutiger Wurm aus, da sowohl die Muschelschale als auch die akzessorischen Stücke äußerst klein sind; er bohrt im Holz Gänge, die er mit Kalk auskleidet; dadurch wird er Schiffen, sofern sie nicht mit Kupferplatten bedeckt sind, und hölzernen Hafen- und Dammbauten gefährlich; er war Ursache der großen holländischen Dammbrüche, die sich im 18. und 19. Jahrhundert mehrfach wiederholt und große Opfer an Menschenleben gefordert haben. Bei den *Gastrophäniiden*, Gießkannenmuscheln, steckt der Weichkörper in einer am hinteren Ende verbreiterten Röhre, in welcher die beiden Schalenklappen noch deutlich zu erkennen sind; das schmale Ende der Röhre ist offen, das breitere durch eine durchlöchernte, an eine Gießkannenbrause erinnernde Platte geschlossen (Fig. 320). *Aspergillum vaginiferum* Lam.

Fig. 320.

Fig. 320. Röhre von *Aspergillum vaginiferum*, a Schale (aus Leunis-Ludwig).

Fig. 321.

Fig. 321. *Dentalium elephantinum*, links Tier, rechts Schale. f Fuß, l Lebergegend, o hintere Öffnung des Mantelsacks.

zahn eines Elefanten erinnernde röhrlige Schale, aus deren breiterer vorderer Mündung ein langer dreilappiger, im Sand bohrender Fuß heraustritt. *Dentalium elephantinum* L. (Fig. 321).

Im Anschluß an die Muscheln seien hier noch die **Scaphopoden** erwähnt, auch *Solenocoenen* genannt (Fig. 321), im ganzen primitive Formen, die viele Merkmale mit den Muscheln teilen: paarige Leber, paarige Niere, Bau des Nervensystems (mit der Besonderheit, daß Buccalganglien vorhanden und die Pleuralganglien von den Cerebralganglien getrennt sind). In mancher Hinsicht ursprünglicher (Persistenz von Kiefer und Radula), sind sie in anderen Punkten merkwürdig abgeändert: Mangel der Kiemen, unpaare Geschlechtsdrüse, rudimentäre Beschaffenheit des Herzens (keine Vorkammern), Entwicklung zweier Tentakelbüschel links und rechts von der Mundöffnung. Die in der Larve noch paarigen Mantellappen umwachsen ventral den Körper und vereinigen sich zu einem beiderseits offenen Sack; sie erzeugen demgemäß auch eine einheitliche, durch konische Form an den Stoß-

III. Klasse.

Cephalophoren, Gastropoden, Schnecken.

Obwohl höher organisiert als die *Muscheln*, sind die *Schnecken* in vieler Hinsicht ursprünglicher gebaut. Die typische Sonderung des Molluskenkörpers in den muskulösen Fuß, den Kopf, Eingeweidesack und den mit Bildung der Schale betrauten Mantel ist in allen Schneckenordnungen durchgeführt, wenn auch in jeder derselben einzelne Formen auftreten, in welcher das eine oder andere Organ rückgebildet ist.

Der Fuß ist in der Regel auf der ventralen Seite zu einer Kriech-^{Kopf, Fuß, Mantel.}sohle abgeplattet. Man unterscheidet an ihm als Propodium und Metapodium zwei nach vorn und hinten sich erstreckende Fortsätze, als Parapodium die scharfen seitlichen Ränder, als Epipodium einen dorsal von diesen Rändern verlaufenden, oft Tentakeln tragenden Wulst. Im Innern des Fußes ist gewöhnlich eine Fußdrüse eingeschlossen.

Der Kopf trägt 1. die Fühler, ein Paar muskulöse Lappen der Haut oder ein- und ausstülpbare Schläuche, 2. ein Paar primitive bläschenförmige Augen. Die Augen liegen meist an der Basis der Fühler, können aber an ihnen bis zu ihrer Spitze hinaufreichen. Bei vielen Schnecken sind sie auf besondere Augenträger erhoben, welche dann wie bei den stieläugigen *Pulmonaten* ein zweites hinteres Paar Fühler darstellen. Wenn die Fühler schlauchförmig sind, werden sie durch Einspritzen von Blut ausgestülpt, zurückgezogen dagegen durch Muskeln, die sich an der Spitze des Fühlers befestigen und bei ihrer Kontraktion denselben wie einen Handschuhfinger einstülpen.

Die Mantelfalte beginnt auf dem Rücken der Schnecke und schlägt sich von hier nach vorn über den Rumpf bis in die Gegend, wo der Kopf beginnt. Sie überdeckt die Mantel- oder Atemhöhle, einen ansehnlichen Raum, welcher bei den Wasser atmenden *Prosobranchiern* etc. die Kiemen beherbergt und mit einem weiten Spalt unter dem Mantelrand nach außen klappt. Zum Aus- und Einleiten des Atemwassers kann der Mantelrand in einen rinnenförmig ausgehöhlten, stark wimpernden, oft langen Fortsatz ausgezogen sein, den für die Beschaffenheit der Schale wichtigen Siphon.

Bei landbewohnenden Schnecken wird die Kiemenatmung durch Lungenatmung ersetzt (*Pulmonaten*, *Cyclostoma*), welche auch bei vielen offenbar sekundär zum Wasserleben zurückgekehrten Formen beibehalten wird (*Basommatophoren*). An Stelle der Mantelhöhle findet man dann einen von Luft gefüllten Sack, welcher bis auf eine rechtseitige Atemöffnung, das Spiraculum, geschlossen ist (Fig. 303) und dessen dorsale Wand ein reiches Blutgefäßnetz besitzt. Über die Umgrenzung der Lunge ragt der Mantelwulst hinaus und bildet eine Mantelfurche. Früher deutete man die Lunge als Mantelhöhle, in welcher die Kieme rückgebildet ist. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen lassen aber erkennen, daß sich die Lunge als eine besondere Einstülpung am Grund der Mantelfurche anlegt.

Der Eingeweidesack der Schnecken gewinnt infolge der starken Ausbildung der Geschlechtsorgane und der Leber eine bedeutende Ausdehnung. Da eine Vergrößerung nach abwärts durch die feste Muskelmasse des Fußes unmöglich gemacht wird, drängen die Organe gegen den Rücken und buchten die Ursprungsstelle der Mantelfalte, den Ort des geringsten Widerstandes, bruchsackartig aus; manche Organe können dabei sogar in die Decke der Mantelhöhle hineingeraten, wie Enddarm, Niere und Herz. Ist der Eingeweidesack, was zumeist zutrifft, enorm entwickelt, so bildet er keinen gerade aufsteigenden Höcker, sondern rollt sich spiralg ein, und zwar meist von links nach rechts. Je älter das Tier ist, um so mehr Spiralumgänge müssen gebildet werden, und um so ausgedehnter müssen die zuletzt entstandenen Umgänge sein. Der Eingeweideknäuel beginnt daher an der Spitze mit engen, nach abwärts ansehnlicher werdenden Windungen.

Schale.

Nach dem Vorstehenden ist die Beschaffenheit der Schnecken-
schale leicht verständlich; als ein Ausscheidungsprodukt des Epithels
des Mantels und des Eingeweideknäuels wird sie in ihrer Gestalt von
der Form, die der Eingeweideknäuel annimmt, vollkommen bestimmt.
Bei geringer Ausbildung des Eingeweideknäuels hat die Schale die Ge-
stalt eines chinesischen Hütchens (*Patella*, Fig. 322) oder einer nur an
der Spitze ein wenig spiralgig eingerollten, flachen Mütze (*Haliotis*, Fig.
323). Ist der Eingeweideknäuel langgestreckt, so wird auch die um-
hüllende Schale im allgemeinen eine lange, nach dem blinden Ende zu
verjüngte Röhre sein. Dieselbe ist selten unregelmäßig gewunden, wie
die an die Röhrenwürmer erinnernden *Vermetiden* zeigen (Fig. 324);
meist ist sie nach Art einer Uhrfeder in einer Ebene oder wendel-
treppenartig aufsteigend eingerollt. Im letzteren Falle nimmt die Schale
eine mehr oder minder ausgesprochene Kegelform an (Fig. 325), und

Fig. 322.

Fig. 323.

Fig. 326.

Fig. 324.

Fig. 325.

Fig. 322—326. Verschiedene Schalenformen. Fig. 322. *Patella longicosta*, Schale vom Rücken gesehen (aus Schmarda). Fig. 323. *Haliotis tuberculata*. Fig. 324. Schale von *Vermetus dentiferus* (aus Bronn). Fig. 325. *Lithoglyphus naticoides*, Schaleingang durch das Operculum geschlossen (aus Clessin). Fig. 326. Schale eines *Murex*, geöffnet durch Abschleifen der einen Seite. C Columella, S Siphon (nach Schmarda).

man kann nun an ihr eine Spitze (Apex) und eine Basis unterscheiden; inmitten der letzteren findet sich zumeist eine Vertiefung, der Nabel (Umbo). Wenn die einzelnen Windungen locker gefügt sind und in der Umbo und Apex verbindenden Spindelachse nicht zusammenstoßen, so ergibt sich hier (bei den Perspektivschnecken, *Scalarien*) ein Raum, durch den man hindurchsehen kann; meist schließen jedoch die Windungen fest zusammen und verschmelzen zur Bildung einer festen Kalkspindel, der Columella (Fig. 326 C), um welche die Umgänge herum verlaufen.

Die Vergrößerung der Schneckenschale erfolgt am Mantelrand; daher die deutlichen dem Mantelrand, meist auch der Schalenmündung parallelen Anwachsstreifen. Am Mantelrand werden auch die Pigmente bereitet, welche bei der Bildung der Schale in diese übergehen und ihre nicht selten prächtige Färbung bedingen. Ist der Mantelrand in eine lange Rinne, den Siphon, ausgezogen, so erhält auch die Schale einen entsprechenden Fortsatz: man unterscheidet daher holostome Schalen mit glattrandiger Mündung (Fig. 325) und siphonostome Schalen, bei denen der Mündungsrand in eine Siphonalrinne verlängert ist (Fig. 326 S).

Eine hütchenförmige Schale kann nicht ohne weiteres als ein Zeichen primitiven Baues gedeutet werden; sie kann sich aus einem spiral gewundenen Gehäuse entwickelt haben, weil der Eingeweideknäuel eine Verkleinerung erfuhr. In dieser Weise ist der Schalenbau von *Fissurella* und *Patella* zu erklären, deren Weichkörper noch die Merkmale der spiralen Eindrehung erkennen läßt. — Im allgemeinen ist der Kontakt zwischen Schale und Weichkörper leicht zu lösen und das Tier durch geeignetes Drehen aus der Schale herauszunehmen; nur in der Gegend der Mündung besteht ein innigerer Zusammenhalt, sowie weiter einwärts, etwa auf halber Höhe der Columella, wo sich ein besonderer Muskel, der *Musculus columellaris*, inseriert (Fig. 333 c). Derselbe zweigt unpaar oder mit einem linken und rechten Strang von der Fußmuskulatur ab und steigt in der Nachbarschaft der Schalenspindel auf. Solange seine Insertion nicht gelöst ist, kann man eine Schnecke nicht unverletzt aus ihrem Gehäuse herausnehmen. Er zieht während des Lebens die Schnecke in das Haus zurück, zunächst den vorderen Abschnitt mit dem Kopf, dem dann weiter das hintere Ende des Fußes, das Metapodium, folgt. Da dabei das Metapodium umgelegt wird, kommt die Sohle desselben einwärts, die Rückenseite nach der Mündung zu liegen. Auf dieser beim zurückgezogenen Tier allein noch nach außen schauenden Stelle erzeugen besonders die *Prosobranchier* eine aus organischer Substanz oder aus Kalk bestehende Platte, welche bei eingeschlagenem Metapodium den Schaleingang verschließt, das Operculum; dieses muß sich dem Wachstum der Schale konform vergrößern, was häufig in einer Spirallinie auf der Oberfläche zum Ausdruck kommt. Bei „hornigen“ Deckeln ist die Spiralzeichnung auf beiden Seiten (Fig. 235), bei Kalkdeckeln nur auf der dem Metapodium aufliegenden Seite zu erkennen. Landschnecken haben meist kein Operculum, wohl aber können sie, wenn sie sich zum Winterschlaf verkrochen haben, die Schalenmündung durch eine dicke Kalkschicht, das Epiphragma, absperren; im Frühling fällt das Epiphragma ab, indem seine Ränder wieder gelöst werden.

Die meisten Schnecken haben eine rechtsgewundene Schale, d. h. die Schale ist derart spiral gewunden, daß, wenn ein Körper sich in ihren Umgängen von der Spitze abwärts nach der Basis, also in der Richtung des Wachstums, bewegen würde, er die Richtung von links nach rechts, wie der Zeiger einer Uhr, einhalten würde; der Körper würde dabei die Spindelachse stets zu seiner Rechten haben. Linksgewundene Schalen (Fig. 327) sind bei wenigen Arten konstant vorhanden und finden sich als seltene Ausnahme auch bei Arten, welche sonst rechtsgewundene Schalen besitzen. Auf einem Schliff unterscheidet man an der Schale meist zwei Schichten, die nicht immer vorhandene innere lamellöse Schicht, die zuweilen schönen Perlmutterglanz hat, und eine äußere Lage, welche trüb

ist und auch die Pigmente enthält, die ab und zu von einer hornigen Schicht überzogene Porzellanschicht. In seltenen Fällen fehlt der Mantel und demgemäß auch die Schale gänzlich; oder der Mantel ist vorhanden, die Schale aber rudimentär und äußerlich nicht sichtbar, weil sie von Mantelfalten ganz umwachsen ist. In solchen Fällen sind die Eingeweide nicht zu einem Bruchsack ausgestülpt. Da die Larven schalenloser Arten einen Mantel und eine Schale besitzen, so ist wohl stets der Mangel der Schale und des Mantels durch Rückbildung zu erklären. Teilweise Umwachsung der Schale durch die Weichteile findet sich bei Porzellanschnecken und gibt ihnen das glänzende Aussehen.

Fig. 327. Linksge-wundene Schale von *Laniestes carinatus* (aus Lennis-Ludwig).

Asymmetrie
der
Eingeweide

Bei der inneren Anatomie der Schnecken muß man be-achten, daß nur wenige Formen nach Art der *Amphineuren* und *Lamellibranchier* annähernd bilateral symmetrisch sind; gewöhnlich hat eine der Drehung des Eingeweideknäuels konforme spirale Drehung der Organe von links hinten nach rechts vorn stattgefunden und zu einer verschiedengradigen Asymmetrie des Darmes, der Niere, der Kiemen, des Herzens und des Nervensystems geführt. Beim Darm rückt der After nach rechts und vorn in die Atemhöhle oder in die Nähe des Kopfes; Nieren, Herz, Kiemen und das mit den Kiemen verbundene Geruchsorgan (Osphradium), der sogenannte Pallialkomplex, wandern mit. Infolge der Drehung kommen die linken Teile rechts, die rechten links vom After zu liegen; sie zeigen eine Tendenz zur asymmetrischen Entwicklung, indem die Organe der einen Seite (zumeist die rechten, ursprünglich links gelegenen) vollkommen schwinden. Nimmt auch das Nervensystem an der Drehung teil, so entsteht eine merkwürdige, unter dem Namen „Chiastoneurie“ (Streptoneurie) bekannte Kreuzung der Cerebrovisceralkommissur.

Fig. 328.

Fig. 329.

Fig. 328 A und B. Schlundkopf von *Helix pomatia*. A in seitlicher Ansicht, B der Länge nach aufgeschnitten. oe Ösophagus, sp Speichelgang, rs Radulasack, r Radula, z Zungenknorpel, k Kiefer, m Muskeln, o Mundöffnung.

Fig. 329. Eine Querreihe der Radula von *Trochus cinerarius* (nach Schmarda).

Darm.

Der Darm beginnt mit einer muskulösen Schnauze, die bei manchen Arten zu einem gewaltigen, ausstülpbaren Rüssel umgewandelt ist. Der darauf folgende Schlundkopf enthält die Zunge, einen ventralen, oft von 1—4 Knorpelstücken gestützten Wulst, der von einem cuticularen Blatt, der Radula, überdeckt ist. Die Oberfläche der letzteren ist mit spitzen, nach rückwärts gekrümmten Zähnen bewaffnet (Fig. 328 B,

329), welche im allgemeinen in Quer- und Längsreihen gestellt sind, im übrigen aber eine so große Mannigfaltigkeit der Form, Größe und Anordnung erkennen lassen, daß sie mit Vorteil systematisch verwertet worden sind. Die Radula wird erzeugt vom Epithel des Radulasacks (*rs*), einer ventralen, hinter der Zunge liegenden Ausstülpung des Schlundkopfes; von hier aus schiebt sie sich samt den unter ihr liegenden Matrixzellen über die Zunge hinüber wie der Nagel über das Nagelbett, in gleichem Maße, als sie sich beim Gebrauch am vorderen Ende abnutzt. Beim Fressen dient ferner ein unpaarer, dorsaler oder ein Paar lateraler (den Fleischfressern fehlender) Oberkiefer. — Der auf den Schlundkopf folgende Darm bildet komplizierte Windungen, ehe er durch den After vorn meist rechts neben oder in der Mantelhöhle, selten nahe dem hinteren Ende, in der Mittellinie nach außen mündet (Fig. 331, 333). Magen, Ösophagus und Dünndarm sind wenig voneinander gesondert, da der Magen (*m*) sich ganz allmählich in die beiden angrenzenden Darmabschnitte verjüngt. Die Windungen des Darms sind umhüllt von der Leber (*l*), welche vermöge ihrer starken Ausbildung den Hauptbestandteil des Eingeweidetasches ausmacht. In den Schlundkopf mündet außerdem noch ein Paar Speicheldrüsen (*sp*), die bei den *Doliiden* die physiologische Merkwürdigkeit zeigen, daß sie ein freie Schwefelsäure (bis 5 Proz.) enthaltendes Sekret produzieren.

Fig. 330. I Chiastoneures Nervensystem von *Paludina* (nach Ihering aus Gegenbaur). II Orthoneures Nervensystem von *Limnaeus* (nach Lacaze-Duthiers). *C* Cerebralganglien, *P* Pedalganglien, *Pl* Pleuralganglien, *sb* Subintestinalganglien, *sp* Supraintestinalganglien (Parietalganglien), *A* Visceralganglien, *B* Buccalganglien, *o* Statocysten (Gehörbläschen), *n* Geruchsnerv.

Das Nervensystem der *Cephalophoren* unterscheidet sich gewöhnlich dadurch von dem der übrigen Mollusken, daß sich in der Visceralkommissur gewisse, sonst mit Visceral- oder Cerebralganglien verschmolzene Nervenknötchen, die Pleural- und Parietalganglien, gesondert erhalten. Sind die einzelnen Kommissuren kurz, die Ganglienknötchen infolgedessen im Umkreis des Pharynx vereinigt und dadurch dem Einfluß der Spiraldrehung entrückt, so erhält sich die symmetrische Verteilung der Ganglien, die Orthoneurie (Fig. 330 II). Sind dagegen die Cerebrovisceralkommissuren lang ausgezogen, so bildet sich fast stets die Chiastoneurie (Streptoneurie) heraus. Pleural- und Visceralganglien bewahren zwar ihren Ort, dagegen rückt das Parietalganglion der rechten Seite über den Darm herüber (daher auch G. supra-intestinale genannt) nach links, das linke unter dem Darm hindurch (G. subintestinale) nach rechts; die gesamte Cerebrovisceralkommissur erfährt hiermit eine Kreuzung und beschreibt eine Achtertour (Fig. 330 I). Das Vorkommen chiastoneurer Formen unter den sonst orthoneuren *Opisthobranchiern* (*Actaeon*) und *Pulmonaten* (*Chilina*) spricht dafür,

Nervensystem.

daß die Orthoneurie dieser Tiere sich sekundär aus der Chiastoneurie entwickelt hat. — Mit der starken Entwicklung des Schlundkopfes hängt die Anwesenheit besonderer Buccalganglien zusammen.

Kiemer, Niere und Herz werden am besten im Zusammenhang besprochen. Gewisse Schnecken (*Fissurella*, *Haliotis* etc.) erinnern noch sehr an die *Lamellibranchier*, indem das Herz vom Mastdarm durchbohrt wird, indem ferner linke und rechte Kiemer, linke und rechte Nieren und Nierenspritzen und 2 Vorhöfe des Herzens vorhanden sind. In der Regel ist jedoch die durch die Spiraldrehung bedingte Asymmetrie Ursache geworden, daß nur eine einzige kammförmige Kieme, und zwar die meist nach links verschobene rechte, und in entsprechender Weise auch nur 1 Niere, 1 Geruchsorgan und 1 Vorkammer sich erhalten haben. Wie in anderen Fällen, schwindet meist mit der einen Kieme auch die entsprechende Vorkammer des Herzens. Die hierin sich äußernde Korrelation beider Organe wird bei den Schnecken noch nach einer anderen Hinsicht bedeutungsvoll. Man unterscheidet

Fig. 331.

zogener Radula, *in* Magen, *r* Enddarm, *h* Leber, *re* Niere, *t* Hoden, *df* Vas deferens, *pe* Penis, *br* Kieme, *c* Herz (das neben der Kieme gelegene Organ ist das Geruchsorgan), *N* oberes Schlundganglion.

Fig. 332.

Fig. 332. Gefäßsystem von *Doris* (nach Keferstein). *a* Kammer, *b* Aorta, *c* Vorkammer, *d* Kiemenvene, *e* Kiemen, *f* Körpervenen, *t* Fühler.

Fig. 331. Anatomie von *Cypraea tigris* (nach Quoy et Gaimard). *oc*

Auge, *ph* Pharynx mit herausge-

Opisthobranchier und *Prosobranchier*, je nachdem die Kiemer der hinteren oder vorderen Körperhälfte angehören. Bei den *Opisthobranchiern* (Fig. 332) ist das Herz annähernd in die Körperachse eingestellt; da es von rückwärts die Kiemenvene aufnimmt, liegt die Vorkammer nach rückwärts und vor ihr die Herzkammer; diese gibt in der Richtung des Kopfes die Körperarterien ab. Bei der Verlagerung der Kieme nach vorn dagegen (Fig. 331) hat das Herz eine Drehung um mehr als 90° erfahren, so daß nun umgekehrt die Vorkammer am meisten nach vorn lagert, die Herzkammer und die Arterie aber nach rückwärts schauen. — Was die sonstige Beschaffenheit des Blutgefäßsystems anlangt, so ist dasselbe zwar höher als bei den *Lamellibranchiern* ent-

wickelt, gleichwohl kein geschlossenes, da die feineren Verästelungen der Arterien mit den sinuösen Räumen kommunizieren, welche die Eingeweide umgeben und mit Unrecht Leibeshöhle genannt werden. — Die mit dem Herzbeutel durch die Nierenspritze kommunizierende Niere ist selten eine verästelte Drüse, meistens ein Sack, in welchen ein mit Drüsenzellen und Kalkkonkretionen bedecktes Balkenwerk hineinragt; sie öffnet sich entweder am Grunde der Atemhöhle oder mittelst eines am Enddarm hinziehenden Ureters neben dem After.

Der stets unpaare Geschlechtsapparat mündet bei *Cyclobranchiern* und manchen *Zygobranchiern* in die Niere; vielleicht benutzt er auch bei den übrigen Schnecken das Rudiment der rechten Niere. Die Geschlechtsmündung liegt daher rechtsseitig, meist neben dem After, öfters auch vor ihm dicht am Kopfe. Bei Männchen und hermaphroditen Tieren kann die Stelle durch einen als Penis dienenden, rinnenförmig ausgehöhlten Hautlappen bezeichnet sein. Derselbe liegt sehr häufig von der Geschlechtsmündung eine Strecke weit abseits und ist mit ihr durch eine Flimmerrinne verbunden. Im übrigen herrscht im Bau des Geschlechtsapparates die größte Mannigfaltigkeit: er zeigt zwei Extreme, einerseits Gonochorismus (*Prosobranchier* nebst *Heteropoden*), andererseits den höchsten Grad von Hermaphroditismus derart, daß männliche und weibliche Organe fast der ganzen Länge nach zu zwittrigen Bildungen vereint sind (viele *Tectibranchier*, *Pteropoden*), dazwischen gibt es Übergänge. Einen mittleren Grad von Hermaphroditismus wollen wir im folgenden von unseren Lungenschnecken beschreiben (Fig. 333).

Fig. 333. Anatomie von *Helix pomatia*; die Decke der Atemhöhle ist auf der linken Seite abgetrennt und nach rechts hinübergeschlagen, darauf das Pericard und der Eingeweidesack geöffnet und die Eingeweide auseinander gelegt. Darm: *s* Schlundkopf, *m* Magen, *sp* Speicheldrüse, *l* Leber, *d* Dünndarm, *a* After; Geschlechtsapparat: *z* Zwitterdrüse mit Zwittergang (verläuft unter dem Darm durch), *u* Uterus, *ei* Eiweißdrüse, *r* Receptaculum seminis, *v* Vagina, *ps* Pfeilsack, *f* fingerförmige Drüse, *vd* Vas deferens, *p* Penis, *fl* Flagellum, *n* Niere, *n'* Nierenmündung, *lu* Lungengeflecht, *h* Herzvorkammer, rückwärts davon die Kammer, *g* Cerebralganglien, *c* Columellarmuskeln, *fu* Fuß.

Die *Heliciden* besitzen eine einzige Zwitterdrüse, die in einem der ersten Schalenumgänge mitten in das Lebergewebe eingelassen ist (*z*); auf

sie folgt ein geschlängelter Zwittergang. Derselbe erweitert sich zum sogenannten Uterus (*u*), einem dickwandigen Kanal, an welchem ein besonderer zweiter Kanal für den Samen herabzulaufen scheint. Tatsächlich ist im Innern aber nur ein einziges Lumen vorhanden und das verschiedene Aussehen nur dadurch bedingt, daß auf der einen Seite die Wandung des Kanals durch ansehnliche eingelagerte Drüsen verdickt ist. Eine Trennung der beiden Hauptkanäle in Vas deferens und Scheide findet erst am Ende des sogenannten Uterus statt. Das Vas deferens (*vd*) windet sich als dünner Kanal auf Umwegen zum Porus genitalis; hier schwillt es zum ausstülpbaren Penis (*p*) an, mit welchem ein Musculus retractor und das Flagellum (*fl*) verbunden sind; letzteres liefert das Material zur Bildung der Spermatophoren. Die Scheide (*v*) ist breiter und verläuft geradenwegs zum Porus genitalis, wo sie mit dem Penis wieder zusammentrifft. Dem weiblichen Geschlechtsapparat sind noch einige Anhänge zuzurechnen, zunächst die große Eiweißdrüse (*ei*), welche am Uterus aufsitzt, da wo dieser aus dem Zwittergang hervorgeht; ferner ein Receptaculum seminis (*r*), ein rundliches Bläschen, welches durch einen sehr langen Kanal mit der Scheide in Verbindung steht, schließlich zwei nicht bei allen *Pulmonaten* vorkommende „fingerförmige Drüsen“ (*f*). Ein merkwürdiger, dickwandiger Blindsack der Scheide ist endlich noch der Liebespfeilsack (*ps*), welcher in seinem Innern ein aus kohlen saurem Kalk bestehendes Stilett, den Liebespfeil, ausscheidet. Dasselbe wird bei der Begattung in die Körperwand als Reizmittel eingestoßen. Trotz des Hermaphroditismus findet nämlich bei den *Pulmonaten* eine durch ein langdauerndes Vorspiel eingeleitete gekreuzte Begattung statt. Bei vielen *Pulmonaten* macht Protandrie, öfters auch Protogynäie wechselseitige Befruchtung unmöglich. — Bei den Landschnecken werden die Eier als große, hartschalige Körper in feuchte Erde vergraben; bei Wasserbewohnern finden sich dagegen meist Laiche, Gallerten, in denen viele Einzeleier liegen, jedes Ei von einer Eiweißschicht und einer festen Hülle umschlossen. Selten findet eine Art Brutpflege statt, wie bei *Janthina nitens*, welche ihre Eierqualster, in Form eines Flosses am Fuß befestigt, mit sich herumträgt; wenige Schnecken (z. B. die Süßwasserschnecke *Paludina*) sind vivipar.

Entwick-
lung.

Entwicklungsgeschichtlich ist vor allem die große Konstanz, mit welcher das Veligerstadium auftritt, wichtig (Fig. 306, 307). Die meisten marinen Schneckenlarven schwimmen mit dem oft zweigeteilten Velum an der Wasseroberfläche, ehe sie auf dem Boden zu kriechen anfangen. Aber auch da, wo die Schnecke gleich in ihrer definitiven Gestalt die Eischale verläßt, ist das Velum während des Embryonallebens angedeutet. Dann rotiert der Embryo mit Hilfe der bewimperten Körperoberfläche in der umgebenden Eiweißschicht.

Bei der Systematik verwertet man in erster Linie Bau und Lage der Atmungsorgane, sowie die damit zusammenhängende Anordnung der einzelnen Herzabschnitte; zur weiteren Charakteristik der größeren Gruppen wird dann noch die hermaphrodite oder gonochoristische Beschaffenheit des Geschlechtsapparates und die Orthonerie oder Chiastoneurie des Nervensystems herangezogen. Auf diesem Wege kann man sehr gut 3 Gruppen charakterisieren: *Prosobranchier*, *Opisthobranchier* und *Pulmonaten*. Durch besondere Gestaltung des Fußes sind dann ferner noch die *Heteropoden* und *Pteropoden* ausgezeichnet, von denen die ersteren mit den *Prosobranchiern* sehr nahe verwandt sind, während letztere sich den *Opisthobranchiern* anschließen.

I. Ordnung. Opisthobranchier.

Von der bei den *Amphineuren* vorhandenen bilateralen Symmetrie weichen die *Opisthobranchier* nur wenig, jedenfalls nicht in so erheblicher Weise wie die *Prosobranchier*, *Pulmonaten* und *Heteropoden* ab. Der After bleibt in der Symmetrieebene des Körpers liegen oder wird nur unbedeutend nach rechts verschoben, wenn er auch vom hinteren Ende des Körpers weit nach vorn rücken kann; das Nervensystem ist bilateral symmetrisch, indem die Kreuzung der Visceralkommissur unterbleibt (orthoneure Mollusken). Auch das Herz, obwohl es nur eine Vorkammer hat, bewahrt ursprüngliche Verhältnisse, indem es von rückwärts das Blut empfängt und nach vorn durch die Aorta an den Körper abgibt (Fig. 332). Alles dies, namentlich der letzterwähnte Punkt, ist für die Charakteristik der *Opisthobranchier* viel wichtiger, als die äußerst variable und mannigfaltige Beschaffenheit und Lage der Kiemen, trotzdem letztere den Namen veranlaßt haben. Selten findet sich ein unpaares rechtsseitiges Ctenidium, ein schwach entwickelter Mantel und eine dünne, vom Mantel umwachsene Schale. Gewöhnlich sind die Tiere nackt, das Ctenidium ist dann durch akzessorische Kiemen ersetzt oder es herrscht Hautatmung. Von großem Interesse ist es, daß dann die Larven wenigstens vorübergehend Mantel und Schale besitzen. Für die systematische Charakteristik der *Opisthobranchier* ist noch wichtig, daß ihre auf der rechten Seite mündenden Geschlechtsorgane zwittrig sind. Da primitive *Opisthobranchier* (*Actaeon*) chistoneur sind, ist es wahrscheinlich, daß die Orthoneurie und die übrigen Anklänge an bilaterale Symmetrie aus Chistoneurie und Asymmetrie entstanden sind.

Fig. 334.

Fig. 335.

Fig. 334. *Doris Johnstoni* mit ausgestrecktem, perianalem Kiemenbüschel und 2 Tentakeln am vorderen Ende (aus Carpenter).

Fig. 335. *Aeolidia papillosa* (aus Leunis-Ludwig).

I. Unterordnung. *Abranchier*. Mantel, Schale und Kammkiemen fehlen; *Elysia viridis* Montg.

II. Unterordnung. *Nudibranchier*. Mantel und Schale fehlen, die Kammkiemen sind durch akzessorische Kiemen ersetzt. Dieselben bilden bei den *Dorididen* im Umkreise des Afters eine Rosette zurückziehbarer Bäumchen (Fig. 332, 334): *Doris tuberculata* Cuv.; bei den *Tritoniaden* stehen die akzessorischen Kiemen in einer linken und rechten Längsreihe auf dem Rücken: *Tethys fimbriata* L., bekannt durch merkwürdige Anhänge, die abgerissen lange Zeit weiter leben und wiederholt als besondere Tiere (*Vertumnus*) beschrieben wurden; bei den *Aeolididen* (*Phlebenteraten*) sind mehrere Reihen von Rückenanhängen vorhanden, in welche Darmblindsäcke eintreten, um mit kleinen nach außen mündenden, meist von Nesselkapseln erfüllten Säckchen zu enden. Da die Nesselkapseln als Ver-

teidigungswaffen gebraucht werden, hielt man sie für histologische Differenzierungen der *Aeolidier*, bis man sich durch Experimente und Beobachtungen überzeugte, daß sie von den Hydroiden stammen, von denen sich die Tiere ernähren. *Aeolidia papillosa* (Fig. 335). Hochgradig rückgebildet sind die *Hedyliden* und die Gattung *Pseudocermis*.

III. Unterordnung. *Tectibranchier*. Kammkieme, Mantel und Schale sind vorhanden; der Fuß zieht sich oft links und rechts in Fortsätze aus (Parapodiallappen). *Pleurobranchus Meckeli* Cuv.; *Aphysia depilans* L.; *Actaeon tornatilis* L.

Fig. 336. *Hyalaea complanata*, von oben gesehen. II Pedalganglion mit Hörbläschen, oe Ösophagus, v Magen, a After, h Leber, br Kieme, c Herz, re Niere, G Geschlechtsapparat, M Mantel (nach Gegenbaur).

II. Ordnung. Pteropoden, Flügelschnecken.

Den *tectibranchiaten Opisthobranchiern* schließen sich aufs engste die *Flügelschnecken* oder *Pteropoden* an; sie sind an die pelagische Lebensweise angepaßt, daher meist kristallklare *Tectibranchier*, wie diese hermaphrodit, orthoneur, opisthobranch. Die schon bei *Tectibranchiern* vorhandenen Parapodiallappen sind zu gewaltigen Rudern geworden, die beim Schwimmen wie Flügel auf und ab bewegt werden, während der Hauptteil des Fußes zu einem medianen flimmernden Anhang rückgebildet ist. Von allen übrigen Schnecken unterscheiden sich die Pteropoden durch die rudimentäre Beschaffenheit des Kopfes, meist auch der Fühler und Augen, ferner dadurch, daß die Mantelhöhle bei den meisten Arten wie bei den *Cephalopoden* auf die ventrale Seite verschoben ist. Selten ist noch ein echtes Ctenidium vorhanden (*Pteraclis*), meist ist dasselbe rückgebildet oder durch akzessorische Kiemen ersetzt.

Auch bei den *Pteropoden* zeigt die Schale die verschiedensten Grade der Rückbildung. Bei den *Thecosomen*, den beschalten Formen, haben die *Limaciniden* und *Hyaleiden* noch verkalkte Schalen, die ersteren spiral gewundene, die letzteren gerade gestreckte, pyramidenförmige: *Limacina arctica* Cuv., *Hyalaea complanata* Gegenb. (Fig. 336). Eine kristallklare, unter dem Integument gelegene „Pseudoconcha“ von knorpeliger Konsistenz findet sich bei den *Cymbuliden*; *Cymbulia Peroni* Cuv. — *Gymnosom*, schalenlos ist *Pneumodermion violaceum* d'Orb., mit Armen am vorderen Ende, welche wie bei den *Cephalopoden* mit Saugnäpfen bewaffnet sind.

III. Ordnung. Prosobranchier.

Bei den *Prosobranchiern* ist die für die meisten Schnecken charakteristische Drehung des Eingeweideknäuels von links hinten nach rechts vorn eingetreten und hat dazu geführt, daß der After rechts

in der Nähe des Kopfes, selten median in der Mantelhöhle mündet, die Visceralkommissur die achterförmige Kreuzung erfahren hat (Chiastoneurie) und die Organe der rechten Seite, Niere und Kieme, auf die linke übergewandert sind, wo sie weit nach vorn liegen. Dabei hat auch das Herz eine Drehung erfahren; es empfängt von vorn das Kiemenblut und gibt es nach rückwärts durch die Aorta ab. Weitere Unterschiede zu den *Opisthobranchiern* ergeben sich daraus, daß die Prosobranchier getrennt geschlechtlich, und daß ihre Mantelfalten und Schalen kräftig entwickelt sind. Je nachdem der Mantelrand in einen häufig äußerst langen Siphon ausgezogen ist oder nicht, sind die Schalen siphonostom oder holostom. Gewisse Prosobranchier schließen sich den *Amphineuren*, diesen Urmollusken, dadurch an, daß sie noch linke und rechte Kiemen, linke und rechte Vorkammern des Herzens und paarige, wenn auch oft asymmetrisch entwickelte Nieren besitzen. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Prosobranchier findet man aber nur 1 Kieme, und zwar die nach links verschobene rechte, dann ist gewöhnlich nur die entsprechende Vorkammer vorhanden, selten noch die der anderen Seite. Wo nur eine Niere vorkommt, ist die links gelegene ursprünglich rechte erhalten geblieben, nur bei primitiven Mollusken, bei denen beide Nieren erhalten sind, pflegt die rechte die ansehnlichere zu sein.

I. Unterordnung. *Cyclobranchier*. Ctenidium durch eine ringförmige akzessorische Mantelkieme ersetzt. 2 Nieren, 2 Vorkammern. Hierher gehört die artenreiche Familie der Napfschnecken, *Patelliden*, welche mit Vorliebe an der Ebbegrenze leben, festgesaugt an Fels, geschützt durch eine auf dem Larvenstadium noch spiral gewundene Schale von der Gestalt eines chinesischen Hütchens. *Patella vulgata* L. (Fig. 322).

II. Unterordnung. *Zygobranchier*. 2 Kiemen, 2 Vorkammern, Herzkammer vom Darm durchbohrt. Die *Fissurelliden* (Fig. 337) haben ähnlich den *Patelliden* eine napfförmige, bei Jugendformen noch spirale Schale, nur daß sie von einer Öffnung an der Spitze durchbohrt ist; eine zweite Niere ist entweder gut entwickelt (*Cemoria*) oder rudimentär (*Fissurella nodosa* L.); bei den *Haliotiden* oder Meerohren ist die Schale schwach spiral. *Haliotis tuberculata* L. (Fig. 323). *Pleurotomaria quoyana*.

III. Unterordnung. *Axygobranchier*. Die linke Kieme (die nach links verschobene rechte) ist allein vorhanden. Ein Teil der Tiere — *Diotocardier* — hat noch paarige Vorkammern und Nieren: die marinen *Trochiden* oder Kreisel-schnecken, *Trochus varius* L. Gewöhnlich ist aber nur eine Vorkammer vorhanden. Zu diesen „*Monotocardiern*“ gehört die bei weitem größte Zahl sämtlicher im Wasser lebender, namentlich mariner Schnecken; man unterscheidet Tausende von Arten, die sich auf einige hundert Gattungen verteilen; um die Bestimmung zu erleichtern, hat man ein auf die Zahnstruktur der Radula gestütztes System entworfen und die Gruppen der *Toxoglossen*, *Rhachiglossen*, *Tänioglossen*, *Hamioglossen*, *Odontoglossen* gebildet, oder man hat nach der Schalenmündung *holostome* und *siphonostome* Arten gegenübergestellt. Hier sollen nur wenige besonders interessante Familien Erwähnung finden.

Fig. 337. *Fissurella patagonica*, von unten gesehen. *br* die paarigen Kiemen, *p* der Fuß (aus Bronn).

Siphonostome Formen sind die einander nahe verwandten *Muriciden* und *Purpuriden*, deren Arten durch die im Altertum geübte Purpurfärberei berühmt geworden sind: sie besitzen die Purpurdrüse, eine im Mantelraum eingebettete Drüse, welche ein zunächst farbloses, an der Luft aber purpurn werdendes Sekret liefert. *Murex brandaris* L. und *M. trunculus* L. Durch schön gefärbte porzellanartige Schalen sind ausgezeichnet die *Cypräiden*; die Schale von *Cypraea moneta* L. wird in Afrika unter dem Namen „Caori“ als Geld benutzt. Ferner gehören hierher die *Ampullariden*, Schnecken, welche aufs Land gehen und die Atemhöhle als Lunge benutzen können, dabei aber noch Kiemen besitzen: *Ampullaria Celebensis* Quoy. Zu den *holostomen* Prosobranchiern gehören die *Paludiniden* und *Valvatiden*, Süßwasserschnecken mit Kiemenatmung. *Paludina vivipara* L., *Valvata piscinalis* Müll., letztere hermaphrodit. Ausschließlich Landbewohner sind die *Cyclostomiden*, welche wie die *Pulmonaten* die Atemhöhle nur als Lunge benutzen, im übrigen Bau aber sich von ihnen unterscheiden und den Prosobranchiern gleichen. *Cyclostoma elegans* Drap.

IV. Ordnung. Heteropoden, Kielschnecken.

In der Bildung der Kiemen, des Geschlechtsapparates, des Herzens und des Nervensystems verhalten sich die *Heteropoden* (Fig. 338) wie echte *Prosobranchier*; sie dürften auch von denselben systematisch nicht getrennt werden, wenn nicht ihre ausschließlich pelagische Lebensweise ihnen ein sehr abweichendes Gepräge verliehen hätte. Wie bei den meisten pelagischen Tieren, z. B. den schon genannten *Pteropoden*, mit

Fig. 338. *Carinaria mediterranea* (nach Gegenbaur). Schale entfernt. A Meta-podium, B Eingeweideknäuel, P Propodium mit Saugnapf o Mund, oe Ösophagus, a After, oc Auge mit Tentakeln, I Cerebral-, II Pedal-, III Visceralganglion, ps Penis, df Vas deferens, ar Aorta, br Kiemen (darüber das Herz).

denen sie vergesellschaftet vorkommen, ist ihre Bindesubstanz gallertig weich und der Körper mit seinen sämtlichen Organen von glasartiger Durchsichtigkeit. Durch das reichlich entwickelte Gallertgewebe haben Kopf und Fuß im Vergleich zum Eingeweideknäuel eine bedeutende Größe gewonnen und können daher gewöhnlich nicht in der Schale geborgen werden. Der Kopf hat infolge der Verlängerung des vorderen Endes große Ähnlichkeit mit einem Pferdekopf; im Hinterkopf liegen die auffallend großen Augen und benachbart die Hörbläschen. Am charakteristischsten ist der durch eine Einschnürung in Pro- und Meta-

podium abgeteilte Fuß. Das Metapodium bildet eine schwanzartige Verlängerung des Rumpfes, die ab und zu in einen dünnen Faden ausläuft. Vom Propodium aus entwickelt sich eine flossenartige, senkrechte Platte, deren undulierende Bewegungen die schlängelnden Schwimmbewegungen des Körpers unterstützen, während die Fußsohle zu einem Saugnapf reduziert ist, welcher aber nur beim Männchen, aber auch da nicht bei allen Arten, vorkommt. Die Heteropoden, äußerst gefräßige, räuberische Tiere, schwimmen auf dem Rücken, den Eingeweideknäuel nach abwärts.

Bei den *Heteropoden* kann man Schritt für Schritt den Schwund der Schale verfolgen. Die *Atlantiden* können sich vollkommen in ihr spirales Gehäuse zurückziehen und dasselbe mit einem Deckel schließen: *Atlanta peroni* Les. Die *Carinariiden* haben eine hütchenförmige, kaum den Eingeweideknäuel deckende Schale: *Carinaria mediterranea* Pér. et Les. (Fig. 338). Schalenlos sind die *Pterotracheiden*: *Pterotrachea coronata* Forsk.

V. Ordnung. Pulmonaten, Lungenschnecken.

Die Lungenschnecken oder *Pulmonaten* halten in mancher Hinsicht zwischen *Prosobranchiern* und *Opisthobranchiern* die Mitte. Wie diese sind sie orthoneur und hermaphrodit; ihre männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane zeigen die hochgradige Verschmelzung, welche oben schon genauer geschildert wurde. Dagegen ist die Lage der Lunge (vgl. S. 353) weit vorn, benachbart dem Kopf, Ursache, daß, wie bei den *Prosobranchiern*, am Herzen die Vorkammer nach vorn, die Aorta nach hinten gewandt ist. Eine Ausnahme machen die opisthopleurischen *Testacelliden* (*Daudebardia rufa* Hartm.), bei denen die Lungenhöhle an das hintere Ende des Körpers verlagert ist. Ab und zu findet sich eine Andeutung von Chiasmoneurie (*Chilina*). Die Lunge ist ein von Luft gefüllter Sack, welcher auf der rechten Seite beginnt, halbmondförmig auf die linke Seite weit übergreift und nur selten (bei *Ancyliden* und *Vaginuliden*) ganz schwindet. Auf der rechten Seite mündet sie im Mantelwulst mit einer verschließbaren Öffnung, dem Spiraculum, in dessen Umrandung auch der After und öfters auch der Ureter mündet. Die Lungendecke ist eingenommen von einem zierlichen Netz von Blutgefäßen, welche ihr Blut aus einem Randsinus beziehen und in eine Hauptvene sammeln, die nach dem Herzen zurückleitet (Fig. 333).

Manche Pulmonaten leben dauernd im Wasser; da sie aber keine Kiemen haben, müssen sie zeitweilig an die Oberfläche aufsteigen, um ihre Atemhöhle mit neuer Luft zu füllen. So machen es die meisten Arten der Gattung *Limnaeus*, welche in flachen Tümpeln und Bächen leben; nun gibt es aber auch *Limnaeen* am Grunde der großen Binnenseen (Bodensee, Genfer See), von wo sie nicht schnell genug an die Oberfläche aufsteigen können; diese benutzen die Haut, zum Teil auch die Lungen zur Wasseratmung, indem sie durch das Spiraculum Wasser ein- und austreten lassen. Der Wasseraufenthalt ist bei manchen Gattungen (*Pulmonobranchia*, *Planorbis*) Veranlassung zur Entstehung sekundärer Kiemen geworden.

Nach der Zahl der Fühler und der Lage der Augen teilt man die Pulmonaten ein in *Stylommatophoren* und *Basommatophoren*. Erstere haben 4 zurückziehbare Fühler und tragen die Augen an den Spitzen der hinteren

längeren Fühler. Die Augen können daher mit den Fühlern eingestülpt werden. Dagegen haben die *Basommatophoren* nur 2 nicht einstülpbare Fühler, an deren Basis die Augen liegen.

Fig. 339. *Limax cinereus*, s Spiraculum (aus Leunis-Ludwig).

I. *Stylommatophoren*. Die *Heliciden* haben eine vortrefflich entwickelte Schale, welche sie während des Winterschlafes mit dem Epiphragma schließen: *Helix pomatia* L., Weinbergsschnecke. In den Tropen zahlreiche Arten der Gattung *Achatina*. Die *Limaciden* sind schalenlos oder haben nur eine rudimentäre, vom Mantel umwachsene, oft nur aus Kalkkrümeln bestehende Schale. *Limax cinereus* Lister, Wegschnecke (Fig. 339). *Arion empiricorum* Fer., II. *Basommatophoren*. Hierher gehören die Sumpfschnecken: *Limnaeiden*: *Limnaeus stagnalis* L.; *L. minutus*, Zwischenwirt für *Distomum hepaticum*; *Planorbis carinatus* Müll.

IV. Klasse.

Cephalopoden, Tintenfische.

Im Stamme der Mollusken zeichnen sich die *Cephalopoden* sowohl durch ihre Organisationshöhe, als auch durch ihre meist ansehnliche Körpergröße aus. Die meisten Tintenfische haben, wenn man die Länge ihrer Arme mit einrechnet, eine Größe von etwa 0,2—1 m; seltener sind kleinere, nur etwa 5—20 cm lange Arten, besonders selten sind die riesigen Ungeheuer von etwa 15 m. Letztere waren lange Zeit nur durch die Berichte der Seefahrer bekannt, welche erzählten, daß die Tiere mit ihren gewaltigen, muskelstarken Armen Schiffe angegriffen hätten, um sie ins Meer hinabzuziehen. An der Küste von Neufundland und Japan sind in letzter Zeit infolge von Stürmen solche Riesentintenfische, der Gattung *Architeuthis* angehörig, gestrandet. Der Körper eines Exemplars war 6 m lang, seine Arme hatten den Durchmesser eines Männerarms und eine Länge von 11 m. Da jeder Arm nur aus Muskelmasse besteht, wäre es wohl denkbar, daß die Tiere ein kleineres Schiff bewältigen könnten.

Kopf und
Tentakeln.

Der Körper eines Cephalopoden zerfällt durch eine deutliche Einschnürung in den Kopf und den Rumpf (Fig. 340, 341). Ersterer trägt genau terminal die Mundöffnung und in einem Kranz um dieselbe herum die Arme; dieselben sind auf der oralen Seite mit einigen Reihen kräftiger, bei einigen Arten zu Haken umgewandelter Saugnäpfe bewaffnet. Die *Octopoden* (Fig. 340) haben nur 8 untereinander gleiche Arme, 4 rechte und 4 linke; die *Decapoden* (Fig. 341) haben außer diesen 8 noch 2 weitere Arme, die sich durch Gestalt und Anordnung von den übrigen unterscheiden; sie besitzen nur an dem spatelartig verbreiterten Ende Saugnäpfe und können in besondere Taschen vollkommen zurückgezogen werden. Ihren Platz nehmen die akzessorischen Arme, wenn wir jederseits die Hauptarme von der dorsalen nach der ventralen Seite zählen, zwischen dem 3. und 4. Arme ein.

Unterhalb der Arme liegen links und rechts die beiden großen Augen, welche schon äußerlich an das Wirbeltierauge erinnern, indem sie eine durchsichtige Cornea und eine große, von einer Iris umgebene

Pupille besitzen. Im inneren Bau (Fig. 342) ist die Ähnlichkeit nicht minder ausgesprochen. Hinter der Iris liegt eine Linse und ein Glaskörper; auf den Glaskörper folgt nach außen die Retina und auf diese

Fig. 340.

Fig. 341.

Fig. 340. *Octopus Tyanus* (nach Hoyle) in seitlicher Ansicht, rechts der Trichter und die Mantelfalte, links der Rücken mit den Augen.

Fig. 341. *Loligo Kobiensis* (nach Hoyle), von der Bauchseite betrachtet.

eine pigmentierte, silberglänzende Haut, welche als Argentea oder Chorioidea bezeichnet wird und von knorpeligen, die Sklera ersetzenden Stücken durchwachsen ist. Zwei auffällige Eigentümlichkeiten unter-

Fig. 342.

Fig. 343.

Fig. 343. Schematischer Längsschnitt des Nautilusauges (aus Balfour) A Eingang in den Augenbecher, R Retina, Int irisartige Hautfalte, N. op. Nervus opticus.

Fig. 342. Schematischer Längsschnitt durch das Cephalopodenauge (aus Gegenbaur). C Cornea, ik Iris, ae Argentea (Chorioidea), L Linse, ci Ciliarfortsatz, k eingesprengte Teile des Kopfknoorpels,

KK Kopfknochen, Ri Stäbchenschicht der Retina, Re Zellschicht der Retina, p Pigmentschicht, go Ganglion opticum, o Opticus, w weißer Körper.

scheiden das Auge der Cephalopoden von dem der Wirbeltiere, zum Zeichen, daß beide Organe unabhängig voneinander entstanden sind und einen ganz verschiedenen Entwicklungsgang genommen haben: 1. die Cornea ist bei den meisten *Decapoden* von einer Öffnung durchbohrt, welche Meerwasser in die vordere Augenkammer treten läßt; 2. die Retina grenzt mit der Stäbchenschicht direkt an den Glaskörper, während bei den Wirbeltieren die Stäbchenschicht an die Chorioidea anschließt und von dem Glaskörper durch die übrigen Retinaschichten getrennt bleibt. — Die gegebene Schilderung paßt nur zum Teil auf die auch sonst höchst abweichend gebauten *Nautiliden*. Anstatt der Arme mit Saugnäpfen besitzen dieselben zahlreiche auf lappigen Anhängen sitzende Tentakeln, welche in beiden Geschlechtern verschieden entwickelt sind. Die Augen sind tiefe, nach außen mündende Gruben, deren Grund von der Retina eingenommen wird, während Linse, Cornea, Chorioidea etc. noch fehlen (Fig. 343).

Rumpf,
Mantel,
Mantelhöhle
und Trichter.

Am Rumpfe der Cephalopoden kann man eine ventrale, durch den Trichter, und eine dorsale, durch den Rückenschulp ausgezeichnete Seite, welche links und rechts abgerundet ineinander übergehen, unterscheiden. Die ventrale Seite, welche nur zum Teil dem Bauch der übrigen Mollusken entspricht, ist ganz vom Mantel bedeckt, einer muskelstarken Falte, welche von der gesamten Peripherie des Rumpfes ihren Ursprung nimmt, manchmal auch auf den Rücken übergreift und stets an der hinteren Grenze des Kopfes mit freiem Rande aufhört. Öffnet man die Mantelhöhle durch einen ventralen Einschnitt (Fig. 344), so findet man in ihrem Hintergrund 2 (bei *Nautilus* 4) Kammkiemen, davor in der Mittellinie die Afteröffnung und links und rechts von dieser die Nierenmündungen (bei *Nautilus* ebenfalls 4, bei demselben auch Osphradien). Am weitesten seitlich liegen die Geschlechtsöffnungen, von denen die eine — meist die der rechten Seite — zu fehlen pflegt. Am Kopfe würde die Mantelhöhle mit einem queren Spalt nach außen münden, wenn nicht der Rand der Falte angepreßt und durch verschiedenartige Verschlußapparate [bei *Sepia* z. B. jederseits durch einen knopfartigen Vorsprung (*d*), der in eine Vertiefung des Körpers (*b*) paßt] noch weiter befestigt wäre. So muß die Kommunikation der Mantelhöhle nach außen durch ein besonderes Organ, den Trichter (*Tr*), bewerkstelligt werden, eine muskulöse konische Röhre, welche auf der vorderen Seite des Körpers festgewachsen ist und mit einer weiten Öffnung in der Mantelhöhle beginnt. Indem die Cephalopoden durch Kontraktion der Mantelwand das Wasser mit großer Heftigkeit aus der Atemhöhle durch den Trichter herauspressen, können sie, durch Rückstoß schwimmend, sich schnell fortbewegen. Auch hier hat *Nautilus* seine Besonderheit, indem der Trichter dauernd aus zwei zusammengefügt Hautfalten besteht, eine Besonderheit, welche dadurch an Bedeutung gewinnt, daß auch bei den übrigen Cephalopoden sich der Trichter entwicklungsgeschichtlich in Form zweier getrennter und erst später sich zu einer Röhre schließender Hautfalten (Fig. 353 *f*) anlegt. Ein typischer Fuß fehlt den Cephalopoden, doch weisen vergleichend-anatomische Erwägungen darauf hin, daß die Trichterfalten aus seitlichen Fortsätzen des Fußes (Parapodialfortsätzen) hervorgegangen sind; auch werden von manchen Zoologen die Arme als Differenzierungen des mit dem Kopf verschmolzenen Fußes gedeutet, da sie von einem gesonderten Abschnitt des Pedalganglion aus innerviert werden.

Rumpf und Kopf der Cephalopoden sind von einer dünnen, schleimigen Haut bedeckt, welche in hohem Maße das Phänomen des Farbenwechsels zeigt. Ein gereizter *Octopus* schillert in allen Farben; eine *Sepia* sieht bald schwärzlich, bald gelblich weiß aus. Die Erscheinung ist dadurch bedingt, daß über einer stark silberglänzenden Schicht in die Cutis zahlreiche verschiedenfarbige Chromatophoren eingelagert sind, Pigmentzellen, an die sich radiale Muskelfasern inserieren. Bei Kontraktion der Fasern wird die Pigmentmasse ausgebreitet und gewinnt Einfluß auf die Farbe; sie zieht sich auf einen kleinen Fleck zusammen, wenn die Fasern erschlaffen. Bei Tiefseeformen wurden in der Haut auch Leuchtorgane in regelmäßiger Lagerung beobachtet.

Farben-
wechsel.

Fig. 344. *Sepia officinalis*, Mantelhöhle durch einen Mediansehnitt geöffnet, um die Kiemen (*k*), Niere (*n*), After (*a*), Mündung des Geschlechtsapparates (*g*) zu zeigen, *d* die Vorsprünge am Mantel, welche in die Vertiefungen *b* eingeknüpft werden. Trichter (*Tr*) sondiert. Der linke Nierensaek geöffnet, um in ihm die zum Kiemenherzen leitende Vena cava mit Venenanhängen zu zeigen. Durch die Wand schimmert die Vorkammer des Körperherzens hindurch, *sp* Nierenspritze, *M* Mantel, *t* Tintenbeutel, *K* Kopf.

Trotz der weichen Körperbeschaffenheit kommt eine wohlentwickelte Schale unter den lebenden Cephalopoden nur dem *Nautilus* (Fig. 345) und der *Argonauta* zu. Äußerlich gleicht die Nautilusschale den in einer Ebene aufgewickelten Schalen mancher Schnecken, wie z. B. der *Planorbis*. Legt man dagegen die einzelnen Windungen durch einen

Schale.

Fig. 345. *Nautilus pompilius*, Weibchen mit Schale, letztere der Länge nach aufgeschnitten, 1 Mantel, 2 Rückenlappen, 3 Kopfklappen mit Tentakeln, 4 Kopfkappe, 5 Auge mit Pupille, 6 Trichter, 7 Lage der Nidamentaldrüse, 8 Schalenmuskel, 9 Wohnkammer, 10 Scheidewände zwischen den unbewohnten Kammern, 11 Siphon (aus Leunis-Ludwig).

Sagittalschnitt frei, so sieht man, daß das Innere durch Scheidewände in zahlreiche, in der Spiralachse hintereinander folgende Kammern abgeteilt wird. Die Kammern nehmen nach der Schalenmündung rasch an Größe zu. Nur die letzte Kammer beherbergt den Weichkörper des Tieres, und zwar derart orientiert, daß der Rücken nach dem Schalen-

zentrum zugewandt ist (exogastrische Lage); die vorhergehenden Kammern sind verlassen und von Luft erfüllt. Durch sie hindurch erstreckt sich ein vom Tier ausgehender und in der Anfangskammer endender Gewebsstrang, der Siphon, welcher es nötig macht, daß jede Scheidewand von einer zu einer kleinen Röhre ausgezogenen Öffnung durchsetzt ist. Unter den fossilen Cephalopoden hatten viele Arten, *Nautiliden* und *Ammoniten*, ebenso schön entwickelte Schalen; bei den rezenten Formen und auch vielen ausgestorbenen ist jedoch die Schale rudimentär. Bei der äußerst seltenen *Spirula peroni* (Fig. 346) findet man zwar noch eine gekammerte Schale, dieselbe ist aber so klein, daß sie zum größten Teil im Mantel des Tieres verborgen liegt, auch ist sie umgekehrt wie bei *Nautilus* (entogastrisch) gewunden. Bei den *Decapoden* ist ein Äquivalent der Schale der sogenannten Rückenschulp, ein lamellös geschichtetes, bei den *Sepien* noch verkalktes, bei den *Loligen* dagegen rein organisches Blatt, welches im Innern des Körpers, im Schalensack, verborgen liegt, so daß ein Einschnitt in die Rückenwand nötig ist, um es zu Gesicht zu bekommen (Fig. 302). Wie echte Schalen entstehen diese auch bei manchen *Octopoden* noch in Resten nachweisbaren Rückenschulpen als Ausscheidungen der äußeren Haut; nur hat sich das die Bildung besorgende Epithel, das Schalenfeld, während der Embryonalentwicklung eingesenkt und durch Umwachsen der Ränder zum Schalensack geschlossen (Fig. 353 mt).

Fig. 346. *Spirula peroni* mit Schale (s).

Mit den bisher betrachteten Schalen, welche den Schalen der übrigen *Mollusken* gleichwertig sind, hat das Gehäuse der weiblichen *Argonauta* nichts zu tun (Fig. 355). Der papierartig dünne, an einem Ende spiralig eingewundene Kahn ist wahrscheinlich nur zum Teil Produkt der Rumpfoberfläche, zum Teil wird er von 2 Tentakeln ausgeschieden, welche zu diesem Zweck blattartig verbreitert sind. Ein Äquivalent der echten Molluskenschale fehlt wie bei den meisten *Octopoden*.

Darm. Die Mundöffnung wird bei den Cephalopoden von 2 kräftigen Kiefern eingefasst, welche die Gestalt von Hornscheiden eines Papageischnabels haben und gefährliche Angriffswaffen bilden (Fig. 349). Der dann folgende muskulöse Schlundkopf enthält im Innern eine Radula und setzt sich in einen langen, öfters mit einer kropfartigen Ausstülpung versehenen Ösophagus fort; am Ende des letzteren befindet sich eine Ausweitung, der Magen; dicht neben demselben entspringt aus dem Darmrohr ein öfters spiralig eingewundener Blinddarm. Das Darmrohr wendet sich von hier bogenförmig nach vorn und beschreibt in seinem Verlauf zum After einige Windungen (Fig. 347). Anhangsorgane des Darms sind 1 oder 2 Paar Speicheldrüsen (obere und untere, letztere bei *Octopus* giftig) und 2 häufig zu einem einheitlichen Körper zusammenschließende Leberlappen. Die von der Leber ausgehenden paarigen Gallengänge münden in den Blinddarm und können in ihrem Verlauf mit akzessorischen Drüsensträubchen, die man *Pancreas* nennt, besetzt sein. Kurz vor dem After öffnet sich endlich noch der Tintenbeutel, welcher den Namen „*Tintenfische*“ veranlaßt hat; derselbe besteht aus einer schwärzlichen Masse pro-

duzierenden Drüse und einem Reservoir, welches in den Ausführungsgang übergeht. Wenn der Tintenfisch verfolgt wird, so spritzt er das Sekret seines Tintenbeutels aus und trübt dadurch weithin das Wasser. Am stärksten entwickelt ist das Organ bei der *Sepia officinalis*, bei welcher es technisch zur Bereitung der unter dem Namen Sepia bekannten Farbe verwendet wird; bei *Nautilus* und einigen *Octopoden* wird der Tintenbeutel vermisst.

Fig. 347. Anatomie von *Octopus vulgaris*.

T Basis des Tentakelkranzes, durch einen ventralen Einsehnitt auseinander gebreitet. *K* Kopf, *M* Mantel (Rumpfregion), ventral durch einen Längsschnitt gespalten, Eingeweidesack geöffnet, Leber und Niere entfernt, Venae cavae mit Venenanhängen zurückgeklappt, *s* Schlundkopf, mit anliegenden oberen Speicheldrüsen, *i* Kropf (Anhang des Oesophagus), *sp* untere Speicheldrüsen, *m* Magen, *sy* sympathisches Ganglion, *x* Spiralblindsack, *l* Leber und *l'* Gallengänge (die Lage der Leber ist nur durch eine punktierte Linie angedeutet), *d* Darm, *a* After, *t* Tintenbeutel (in die Leber eingelassen); *h* Körperherz, *vk* Vorkammer desselben, *ao* Aorta, *kh* Kiemenherzen, *cv* Vena cava mit Nierenanhängen, *k* Kiemen; *o* Ovar, *od* Oviducte; *p* Pedalganglion, *v* Visceralganglion, *go* G. opticum, *au* Auge, *st* G. stellatum, *kn* Kopfknochen. *e* Pericardialsack mit Nierenspritze, *r* Verbindungsgang zum Ovar. *r'* Mündung des Pericardialsacks in den Nierensack.

Nervensystem.

Dicht hinter dem Schlundkopf wird der Darm von den eng vereinigten Hauptganglien des Nervensystems umfaßt (Fig. 348): eine dorsale einheitliche Masse repräsentiert die Hirnganglien; durch breite Kommissuren mit denselben vereint und auch voneinander wenig gesondert, liegen ventral die Pedal- und Visceralganglien (Visceropleuroparietalganglien); dazu gesellen sich die auch bei Schnecken vorhandenen oberen und unteren Buccalganglien. Was aber das Nervensystem der Cephalopoden ganz besonders auszeichnet, sind die G. optica, welche, in den Verlauf des vom Hirn kommenden Opticus eingeschaltet, die größten Nervenknotten des Körpers darstellen (Fig. 342, 347); sie sind ventral umschlossen vom „weißen Körper“, einer lymphoiden Masse. Ebenfalls sehr ansehnlich sind die Ganglia stellata oder Mantelganglien, welche an der Basis der Mantelfalten links und rechts angebracht sind und

ihren Namen den in die Mantelmuskulatur ausstrahlenden Nerven verdanken. Ein unpaares sympathisches Ganglion endlich nimmt die Stelle ein, wo der Dünndarm aus dem Magen entspringt. Cerebral-, Pedal-, Visceral- und Augenganglien sind vom Kopfknochen umhüllt, der bei *Nautilus* aus zwei Stücken besteht, sonst aber einen Ring mit flügelartigen Anhängen darstellt. In der ventralen Spange des Knorpelrings liegen die ansehnlichen, kompliziert gebauten Statocysten. Sehr entwickelt ist das Geruchsvermögen; es wird wahrscheinlich durch paarige, von Nerven versorgte Hautstellen vermittelt, welche zwischen Mantelwand und Augen liegen, bei *Decapoden* zu Grübchen eingesenkt, bei *Octopoden* zu Papillen erhoben sind. Ihnen entsprechen bei *Nautilus*, welcher außerdem noch zwei Paar Osphradien besitzt, die dicht neben den Augen gelagerten Rhinophore, Papillen, welche auf ihrer Oberfläche eine flimmernde Grube tragen.

Blutgefäßsystem.

Im Blutgefäßsystem der Cephalopoden ist das Merkwürdigste das Vorkommen von zweierlei Herzen (Fig. 347); das Körperherz besteht aus zwei (bei *Nautilus* vier) von den Kiemen das arterielle Blut beziehenden Vorkammern und einer medianen unpaaren Kammer, welche vor- und rückwärts Aorten abgibt, die in ein gut entwickeltes Capillarsystem des Körpers einleiten. Außer dem Körperherzen findet man die

Fig. 348.

Fig. 349.

Fig. 349. Kiefer von *Sepia officinalis*.

Fig. 348. Nervensystem von *Sepia officinalis* in seitlicher Ansicht; mb Schlundkopf, oe Ösophagus, gc Ganglion cerebrale, gp G. pedale, nach vorn in einen zu einem besonderen Brachialganglion differenzierten Abschnitt verlängert, gv G. viscerale, gbs G. buccale superius, gbig buccale inferius, op Opticus.

paarigen Kiemenherzen, welche, an der Basis der Kiemen gelegen, das venöse Blut in diese hineinpumpen. Sie erhalten das Blut aus dem Körperkreislauf vorwiegend durch ein unpaares großes vorderes und hinteres Blutgefäß zugeführt, die Venae cavae, von denen eine jede sich in einen linken und rechten, die korrespondierenden Kiemenherzen versorgenden Ast gabelt. Diese Venen sind für die Bildung der Niere von großer Bedeutung. Die oben schon erwähnten Nierenmündungen führen in zwei geräumige Säcke, in deren Wand die Venen schräg hindurchziehen (Fig. 344). Soweit dieselben in den Nierensäcken eingeschlossen sind, sind sie mit den Venenanhängen bedeckt, Aussackungen des Venenlumens, welche in den Nierensack hineinragen, deren Oberfläche von einem Epithel exkretorischer Zellen überzogen ist. Nahe seiner Ausmündung kommuniziert jeder Nierensack durch die Nierenspritze mit dem Cölom (Pericard, Geschlechtskapsel etc.).

Niere.

Bei den *Octopoden* ist das Cölom bis auf die Geschlechtskapsel und enge, von der Nierenspritze zur Geschlechtskapsel und zum Kiemenherzen ziehende Kanäle reduziert (Fig. 347 r und e). Sonst ist ein ausgedehntes,

bei *Nautilus* mit 2 Poren in die Mantelhöhle mündendes Hohlraumssystem vorhanden; zum Cölom gehört das die Körper- und Kiemenherzen umhüllende Pericard und die dünnwandige Genitalkapsel, deren eine Wand die Mündung des Vas deferens, resp. Oviducts trägt, während auf der anderen Wand die Geschlechtszellen entstehen (Fig. 347) oder ein besonderer die Geschlechtszellen erzeugender Cölomsack mündet (Fig. 350).

Die stets getrenntgeschlechtlichen Cephalopoden haben unpaare, im Eingeweidessack weit rückwärts gelagerte Geschlechtsdrüsen. Die Ausführwege sind bei weiblichen *Octopoden* (selten auch beim Männchen), einigen *Decapoden* (*Ögopsiden*) und bei Männchen und Weibchen von *Nautilus* paarig. Während aber bei *Nautilus* nur der rechtsseitige Kanal funktioniert, ist bei den *dibranchiaten* Cephalopoden mit Ausnahme der soeben genannten Formen nur der linke Geschlechtsgang erhalten. Die Oviducte sind Schläuche mit drüsigen Einlagerungen; unabhängig von ihnen münden beim Weibchen vieler *Tintenfische* 2 Paar Drüsen in die Mantelhöhle, die akzessorischen Drüsen und die meist

Fig. 350. Männliche Geschlechtsorgane von *Sepia officinalis* (nach Grobben). *t* Hodenkapsel, *t'* deren Mündung in das Cölom, *d* Vas deferens, *d'* dessen Mündung in das Cölom, *b* Cölomsack, nach links und oben in das Pericard übergehend, *l* Räume, die die Geschlechtswege umhüllen und in den Mantelraum, ferner durch den Kanal *c* in das Vas deferens münden, *vs* Samenblase, *p¹*, *p²* Prostata, *n* Needhamsche Tasche, *n'* deren Mündung.

gewaltig großen Nidamentaldrüsen. Komplizierter ist das Vas deferens (Fig. 350); es verdickt sich zur Spermatophorendrüse (Samenblase), in der die Spermatozoen in die Spermatophoren oder Needhamschen Schläuche eingeschlossen werden, dann geht es über in die akzessorische Drüse (Prostata 1), ist im weiteren Verlauf mit einem Blind-sack (Prostata 2) versehen und mündet schließlich in die Needhamsche Tasche, in welcher die Spermatophoren aufbewahrt werden und von wo sie durch die Geschlechtsöffnung nach außen gelangen. Die Spermatophoren (Fig. 351) besitzen einen sehr verwickelten Bau, vermöge dessen sie unter dem Einfluß von Quellungsvorgängen so merkwürdige Bewegungen ausführen, daß sie eine Zeitlang für parasitische Würmer gehalten wurden (Fig. 351).

Fig. 351. Spermatophore (Needhamscher Schlauch) eines Cephalopoden (aus Hatschek). *a* Austreibapparat, *b* Spermatozoenkapsel, *c* äußere Hülle.

Die Übertragung der Spermatophoren auf das Weibchen wird durch einen zu diesem Zweck mehr oder minder umgestalteten „hectocotylierten“ Tentakel des Männchens bewirkt. Bei einigen wenigen Gattungen wird der betreffende Tentakel ganz zum „Hectocotylus“: er schwillt an seiner Basis zu einem Sack an, in welchem das periphere Ende geborgen wird (Fig. 352). Letzteres erhält einen Kanal zur Aufnahme der Spermatophoren, löst sich ab und kann tagelang in der Mantelhöhle des Weibchens herumkriechen. Da es den Eindruck eines selbständigen Tieres macht, wurde es lange Zeit unter dem Namen „Hectocotylus“ als ein Parasit, später als das rudimentäre Männchen der betreffenden Cephalopoden beschrieben.

Die Eier der Cephalopoden werden einzeln an Wasserpflanzen befestigt oder in großen Qualstern abgesetzt; sie sind sehr dotterreich und

Fig. 352. Männchen von *Argonauta argo*. *tr* Trichter, 1—4 die Arme der rechten Seite, 1₁—4₁ die Arme der linken Seite, 3₁ der hectocotylierte Arm, links noch in der Hülle eingeschlossen, rechts aus ihr ausgestülpt (aus Hatching).

erleiden infolgedessen eine partielle, discoidale Furchung (Fig. 105). Die Masse der Embryonalzellen bildet an einem Ende des ovalen Eies eine Keimscheibe, in welcher lange Zeit die Anlagen der einzelnen Organe (Augen, Tentakeln, Trichter, Schalensack) flächenhaft nebeneinander ausgebreitet sind (Fig. 353). Später hebt sich der Embryonalkörper vom

Fig. 353 A und B. Zwei verschieden alte Keimscheiben von *Sepia officinalis* (aus Balfour nach Kölliker). *mt* Mantel mit Schalendrüse, *br* die Kiemenanlagen, *f* die paarigen Anlagen des Trichters, *oc* Auge, *p* Kopflappen, *an* After, *m* Mund, 1, 2, 3, 4, 5 die Anlagen der fünf Arme der einen Seite.

Dotter ab, welcher, eingeschlossen in eine Zellenhülle, als Dottersack nahe der Mundöffnung mit dem Kopf in Verbindung bleibt (Fig. 354).

Die Cephalopoden sind ausschließlich Meerestiere; teils bewohnen sie felsige Küsten, teils suchen sie das freie Meer auf. Ihre systematische Einteilung basiert auf der Zahl der Kiemen und der Zahl und Beschaffenheit der Tentakeln.

I. Ordnung. Tetrabranchiaten.

Cephalopoden mit 4 Kiemen, 4 Nieren, 4 Vorkammern des Herzens, mit zahlreichen Tentakeln ohne Saugnäpfe, einer wohlentwickelten, gekammerten Schale (Fig. 345); Trichter besteht aus 2 Klappen, Auge ist ein einfacher Retinabecher (Fig. 343). — Von lebenden Cephalopoden kennt man nur 4 derselben Gattung *Nautilus* angehörige, tetrabranchiate Arten, von denen der *Nautilus pompilius* L. am verbreitetsten ist. Die Schalen der Tiere werden an den malaischen Inseln sehr häufig vom Meer ausgespült, während das lebende Tier schwieriger zu erhalten ist. In früheren Perioden der Erdgeschichte waren die Tetrabranchiaten weit verbreitet. Die *Nautiliden* werden am meisten in den paläozoischen Schichten gefunden, während die *Ammoniten* in dem mesozoischen Zeitalter ihre Blüte hatten; da von letzteren keine lebenden Repräsentanten mehr existieren, kann man nur aus der Struktur ihrer Schale ihre Zugehörigkeit zu den Tetrabranchiaten erschließen.

Fig. 354. Embryo von *Sepia officinalis*, *r* Rumpf, *a* Augen, *d* Dottersack.

II. Ordnung. Dibranchiaten.

Cephalopoden mit 2 Nieren, 2 Kiemen, 2 Vorkammern, mit 8 oder 10 kräftigen, mit Saugnäpfen bewaffneten Armen, hochorganisierten Augen, mit rudimentärer Schale oder schalenlos. I. Unterordnung. *Decapoden* (Fig. 341) mit 10 Armen, mit seitlichen Flossen, Schale rudimentär, aber vorhanden (mit Ausnahme von *Idiosepius*, der *Sepiadarien* und mancher *Sepioladen*), Saugnäpfe mit „Hornringen“. Bei den *Spiruliden* ist die Schale ein kleines, posthornartig gekrümmtes, gekammertes Gehäuse, welches im Mantel verborgen liegt: *Spirula peroni* Lam. (Fig. 346); sonst ist sie ein bei einem Teil der Arten verkalkter, bei einem anderen Teil unverkalkter „Rückenschulp“: *Myopsiden* und *Ögopsiden*. Zu letzteren gehören die Riesentintenfische der Gattung *Architeuthis*, zu ersteren die schlanken

Fig. 355. Weibchen von *Argonauta argo* (nach Rymer Jones). Schalenarme von der Schale abgehoben.

Calamai der Italiener, *Loligo vulgaris* Lam., und die plumpen Sepien, *S. officinalis* L., so genannt, weil früher der Rückenschulp als Arzneimittel diente; der mächtige Tintenbeutel liefert die Sepia (Fig. 302). II. Unterordnung. *Octopoden*, mit nur 8 an der Basis durch eine Schwimmhaut verbundenen Tentakeln, Rückenschulp äußerst klein, bei *Cirrotheuthiden* unpaar, bei *Octopodiden* in 2 Stücke zerlegt; bei *Philonexiden* nicht mehr nachweisbar (Fig. 340). *Octopodiden*: *Octopus vulgaris* Lam.; *Philonexiden*: *Argonauta argo* L., Papiernautilus. Das Weibchen besitzt eine wie ein Kahn auf dem Wasser treibende Schale (Fig. 355); die Männchen sind sehr viel kleiner und haben keine Schale; ein Arm löst sich als Hectocotylus ab (Fig. 352).

Zusammenfassung der Resultate über Mollusken.

1. Die **Mollusken** oder **Weichtiere** sind parenchymatöse Tiere mit rückgebildeter Leibeshöhle; ihr Körper besteht aus Fuß, Eingeweideknäuel, Mantel und Kopf.

2. Der Fuß ist eine zur Fortbewegung dienende unpaare, ventrale Muskelmasse.

3. Der Kopf trägt die Augen und die Tentakeln.

4. Der Mantel umschließt die Mantelhöhle, welche zur Atmung in Beziehung steht, entweder indem sie eine Lunge erzeugt, oder indem sie die Kiemen (Kammkiemen oder Ctenidien) beherbergt; der Mantel bildet durch Ausscheidung auf der Oberfläche die Kalkschale.

5. Der Fuß, der Kopf, der Mantel und mit ihm die Schale können in manchen Gruppen durch Rückbildung verloren gehen.

6. Ferner stimmen die Mollusken in der Bildung des Nervensystems überein.

7. Konstant sind drei Ganglienpaare (resp. Nervenstränge), die mit drei Sinnesorganen in Verbindung stehen: a) die Cerebralganglien mit den Augen, b) die Pedalganglien mit den Hörbläschen, c) die Visceralganglien mit den Osphradien (Geruchsorganen).

8. Das Herz ist dorsal und arteriell, eingeschlossen in einen mit der Niere durch die Nierenspritze kommunizierenden Herzbeutel (einen Rest der Leibeshöhle).

9. Stets ist eine Herzkammer vorhanden und je nach der Zahl der Atmungsorgane eine paarige oder unpaare Vorkammer.

10. Der Darm ist hochentwickelt, mit sehr großer Leber, meist auch mit Speicheldrüsen versehen; der Mehrzahl der Mollusken kommt ein Schlundkopf mit Kiefern und Radula zu.

11. Während der Entwicklung tritt häufig die Veligerlarve auf.

12. Nach der Bildung der Atmungsorgane und der Körperanhänge teilt man die Mollusken in 4 Klassen: 1. Amphineuren, 2. Acephalen oder Lamellibranchier, 3. Cephalophoren oder Gastropoden, 4. Cephalopoden.

13. Die **Amphineuren** haben ein äußerst primitives Nervensystem, indem die typischen drei Molluskenganglien durch Nervenstränge ersetzt sind.

14. Die **Acephalen** oder **Lamellibranchier** entbehren des Kopfes und der Kopfaugen.

15. Sie sind bilateral symmetrisch und haben demgemäß paarige Organe: linke und rechte Mantelfalten, Schalen, Nieren und Geschlechtsorgane.

16. Bei vielen Muscheln, den „*Asiphoniern*“, sind die Mantelfalten ventral in ganzer Ausdehnung durch einen Schlitz getrennt.

17. Bei den „*Siphoniaten*“ ist der Mantelschlitz durch Verwachsen der Ränder bis auf 3 Öffnungen geschlossen, 1. einen vorderen Schlitz für den Fuß, 2. eine obere, hintere Öffnung zur Entleerung der Fäkalien und des gebrauchten Atemwassers, *Aftersipho*, 3. eine untere, hintere Öffnung zur Einführung der Nahrung und des frischen Atemwassers, *Branchialsipho*.

18. Jederseits finden sich 2 Paar Kiemen, welche selten Kammkiemen, häufiger Fadenkiemen, am häufigsten Blattkiemen sind.

19. Demgemäß hat das Herz zwei Vorkammern: die unpaare Kammer wird mit wenigen Ausnahmen vom Mastdarm durchbohrt.

20. Der Fuß ist eine häufig byssustragende, beilförmige Muskelmasse.

21. Die Schale besteht aus Perlmutterschicht, Prismenschicht und Cuticula; sie wird durch 1—2 Adductoren geschlossen, durch ein dorsales, elastisches Ligament geöffnet.

22. Systematisch wichtig ist, daß viele Muscheln im Bau der Kiemen und des Schalenschlosses primitive Verhältnisse bewahren: *Protoconchen*, andere eine höhere Entwicklungsstufe erreichen: *Heteroconchen*.

23. Die **Cephalophoren**, **Gastropoden** oder **Schnecken** haben einen besonderen, Augen und Tentakeln tragenden Kopf, einen zum Kriechen dienenden sohlenförmigen Fuß, einen selten fehlenden unpaaren Mantel und eine unpaare Schale.

24. Die fast stets unpaare Mantelhöhle enthält selten 2, meist eine Kammkieme oder hat unter Rückbildung der Kieme eine Lunge geliefert.

25. Niere und Herzvorkammer sind nur selten (bei doppelter Kieme) paarig; die bald hermaphroditen, bald gonochoristischen Geschlechtsorgane sind stets unpaar.

26. Unpaar ist auch die Schale, gewöhnlich ein spiral, und zwar rechtsgewundenes, oft durch ein Operculum verschließbares Gehäuse.

27. Nach der Beschaffenheit des Nervensystems, des Geschlechtsapparates, nach Lage und Bau des Herzens und der Respirationsorgane teilt man die Cephalophoren ein in 1. *Opisthobranchier*, 2. *Pteropoden*, 3. *Prosobranchier*, 4. *Heteropoden*, 5. *Pulmonaten*.

28. Die *Opisthobranchier* sind hermaphrodit, orthoneur (vgl. S. 357), haben gar keine oder sehr mannigfach gestaltete Kiemen, eine stets hinter der Herzkammer gelagerte Vorkammer; Schale und Mantel sind rudimentär oder fehlen.

29. Die *Pteropoden* sind pelagische Opisthobranchier, deren Fuß in 2 flügelartige Fortsätze umgewandelt ist; Schale rudimentär oder fehlend.

30. Die *Prosobranchier* haben eine weit nach vorn gelagerte Kammkieme (ausnahmsweise zwei), infolgedessen eine vor der Herzkammer gelagerte Vorkammer, sie sind chiastoneur (vgl. S. 357) und getrenntgeschlechtlich; Schale und Mantel sind gut entwickelt.

31. Die *Heteropoden* sind pelagische Prosobranchier mit einem in Schwanz und Flosse gespaltenen Fuß, mit rudimentärer Schale oder nackt.

32. Die *Pulmonaten* sind in einem Teil ihrer Organisation opisthobranchierähnlich (orthoneur und hermaphrodit), im anderen Teil prosobranchierähnlich (Lage der Vorkammer, Entwicklung von Schale und Mantel); sie besitzen eine als Lunge funktionierende Aussackung der Mantelhöhle.

33. Die **Cephalopoden** haben keinen echten Fuß, dagegen als homologe Teile den Trichter und die an den Kopf verlagerten, meist mit Saugnäpfen besetzten Tentakeln; sie haben einen unpaaren Mantel und eine unpaare oder gar keine Schale.

34. Die unpaare Mantelhöhle enthält 1 oder 2 Paar Kiemen. Aus der Mantelhöhle wird das Wasser durch den Trichter, eine unpaare Röhre, entleert.

35. Entsprechend der Duplizität der Kiemen, sind 2 (4) Vorkammern und 2 (4) Nierensäcke vorhanden; außer dem Körperherzen finden sich 2 bei Mollusken sonst nicht vorkommende Kiemenherzen.

36. Der Geschlechtsapparat ist gonochoristisch.

37. Ein den Cephalopoden eigentümliches Organ ist der Tintenbeutel.

38. Besonders hochentwickelt (abgesehen von *Nautilus*) ist das Auge (Retina, Chorioidea, Iris, Cornea, Glaskörper, Linse) und das Nervensystem (Ganglia optica, G. stellata, Ganglion sympathicum, außer den typischen Ganglien).

39. Die Eier zeichnen sich durch discoidale Furchung aus.

40. Man teilt die Cephalopoden ein in Tetrabranchiaten und Dibranchiaten.

41. Die *Tetrabranchiaten* (mit Ausnahme der Gattung *Nautilus* ausgestorben) haben 4 Kiemen, eine gekammerte Schale, primitive Augen, anstatt der Arme Kopflappen mit zahlreichen Tentakeln.

42. Die *Dibranchiaten* haben 2 Kiemen, eine rudimentäre oder gar keine Schale, 8 oder 10 Tentakeln.

IV. Stamm.

Arthropoden, Gliederfüßler.

Bei der Besprechung der *Arthropoden* gehen wir davon aus, daß die unter diesem Namen zusammengefaßten *Spinnen*, *Krebse*, *Tausendfüße* und *Insekten* von Cuvier früher mit den *Anneliden* zum Stamm der *Articulaten* vereinigt wurden, und daß es jetzt noch viele Zoologen gibt, welche an dieser Vereinigung festhalten. Da sich hieraus entnehmen läßt, daß *Arthropoden* und *Anneliden* in vielen Punkten übereinstimmen, wollen wir die gemeinsamen Merkmale voranstellen und daran erst die Besonderheiten anreihen, welche für uns maßgebend sind, beide Tiergruppen zu trennen.

Verwandtschaft mit Anneliden. Anneliden und Arthropoden sind gegliederte Tiere und unterscheiden sich gemeinsam von den ebenfalls gegliederten Wirbeltieren durch die Deutlichkeit der äußeren Segmentierung oder

Ringelung des Körpers. Die Grenzen zweier aufeinanderfolgender Segmente, welche äußerlich bei den Wirbeltieren nicht wahrnehmbar sind, markieren sich bei den „Articulaten“ durch Einkerbungen der Körperoberfläche, worauf die alten Namen: „*ἔντομα*“, „*Insecta*“, „*Kerbtiere*“, Bezug nehmen. Ferner haben sämtliche Articulaten ein Strickleiternnervensystem, indem sich zu den bei den meisten wirbellosen Tieren vorhandenen Hirnganglien noch die metamer angeordnete Ganglienkette des Bauchmarks hinzugesellt. Was nun vornehmlich die Arthropoden von den Anneliden unterscheidet, ist zweierlei: 1. die besondere Art der Gliederung, 2. die Anwesenheit gegliederter Extremitäten.

Schon bei äußerer Betrachtung der Gliederung eines *Arthropoden* fällt zumeist auf, daß die Segmentgrenzen viel tiefer eingeschnitten sind als bei einem Ringelwurm. Die Ursache hierzu ist in der starken Panzerung der Haut zu suchen. Die Haut besteht aus einem einschichtigen Epithel, der Epidermis (nach ihrer Funktion Chitinogenmembran, früher auch fälschlich Hypodermis genannt) und einer vom Epithel ausgeschiedenen Cuticula, der Chitinschicht, welche die außerordentliche Festigkeit der Haut bedingt (Fig. 25); sie ist eine Lage von großer Mächtigkeit, ihrer Entstehung gemäß der Oberfläche parallel geschichtet, zudem aus einer Substanz gebildet, welche sich vor anderen organischen Substanzen durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien unterscheidet. Nur beim Kochen mit Schwefelsäure wird das Chitin in Zucker und Ammoniak zerlegt.

Sehr häufig (*Crustaceen*, *Myriapoden*) wird die Festigkeit des Chitinpanzers noch durch Ablagerung von kohlensaurem Kalk gesteigert. Dieser harte Panzer würde den Tieren jede Bewegung des Körpers unmöglich machen, wenn er nicht aus einzelnen gelenkig verbundenen Teilen bestände (Fig. 356), deren Grenzen mit den Segmentgrenzen zusammenfallen. An den Segmentgrenzen verdünnt sich das Chitin zu einem zarten Gelenkhäutchen; dasselbe ist aber verborgen, damit die weichhäutige Stelle dem Tiere nicht zum Verderben gereiche, indem jedes hintere Segment mit seinem Anfang unter das Ende des vorderen Segments geschoben ist. So kommt eine an ein Fernrohr erinnernde Verbindungsweise der Segmente zustande, welche tiefe Einkerbungen der Körperoberfläche veranlaßt.

Fig. 356. Schema der Arthropodenringelung. 1—4 vier Ringe mit ihren Gelenkhäuten. A im ausgedehnten, B im kontrahierten Zustand. Die punktierten Linien bezeichnen die Muskeln (nach Graber).

Da die Deutlichkeit der Ringelung mit der Panzerung des Körpers zusammenhängt, verwischt sie sich, sowie das Bedürfnis nach Panzerung des Körpers aufhört. Ein lehrreiches Beispiel sind die *Paguren* oder Einsiedlerkrebse, die sich mit ihrem Hinterleib in ein Schneckenhaus einnisten: nur so weit, als der Körper aus der Schale austritt, ist er gepanzert; der Hinterleib ist weichhäutig und demgemäß auch ohne jede Spur von Ringelung (Fig. 404). — Der Chitinpanzer der *Arthropoden* bedingt einige weitere Eigentümlichkeiten, welche wir, obwohl sie mit der Gliederung nicht im Zusammenhang stehen, hier gleich anschließen wollen; zunächst die periodischen Häutungen der Tiere. Das Chitinkleid, einmal fertiggestellt und erhärtet, ist nur selten einer stärkeren Ausdehnung fähig

und würde ein Wachstum unmöglich machen, wenn es nicht entfernt werden könnte. Hat daher die Körpermasse eines *Arthropoden* so weit zugenommen, daß sie das Chitinkleid vollkommen ausfüllt, so platzt letzteres an bestimmten Stellen, den Nahtlinien; das weichhäutige Tier zieht sich aus dem alten Hemd, der „Exuvie“, heraus und kann sich nun innerhalb des neuen Kleides, das sofort gebildet wird, zunächst aber noch weich und dehnbar ist, vergrößern. — Eine weitere Folge des Panzers ist die eigentümliche Beschaffenheit der Haare, sowohl der gewöhnlichen Körperhaare, als auch der zu Sinnesempfindungen dienenden Tast- und Hörhaare. Auch sie sind cuticulare Gebilde, die häufig nur von einer einzigen Epidermiszelle ausgeschieden und bei jeder Häutung erneuert werden. Ein Chitinhaar sitzt im angrenzenden Chitin, beweglich mit einem Gelenkkopf in einer Art Gelenkpfanne eingelassen, und enthält im Innern einen Kanal, in den ein Ausläufer der unterliegenden Matrixzelle eindringt; soll das Haar zu Sinneswahrnehmungen dienen, so steht es mit einer Sinneszelle in Verbindung (Fig. 76, S. 112). Die Sinneszelle hat nach Art einer bipolaren Ganglienzelle 2 Fortsätze, einen peripheren, der in die Achse des Haares eintritt, und einen zentralen, der als Nervenfasern zum Zentralnervensystem verläuft. Die Zelle selbst kann noch im Epithel gelegen sein, oder sie ist in die Tiefe verlagert und wie eine Ganglienzelle in den Verlauf des Sinnesnerven eingeschaltet. — Endlich möge noch der Muskeln gedacht werden, welche sich an dem Panzer inserieren und entsprechend seiner segmentalen Beschaffenheit eine Differenzierung in segmental angeordnete Muskelgruppen erfahren. Ihre Befestigung am Chitin erfolgt häufig durch besondere Sehnen, in das Innere hineingezogene Teile der Chitinschicht, welche durch das Epithel von der Muskulatur getrennt bleiben. Durch derartige Einfaltungen von Epithel und Chitinschicht entsteht bei sehr vielen *Arthropoden* ein „Entoskelett“.

Heteronomie.
Körper-
regionen.

Fig. 357. *Campodea staphylinus*. C Kopf, T Thorax, A Abdomen (aus Huxley).

Ein weiteres wichtiges Merkmal der Arthropodengliederung ist die Heteronomie der Segmente, welche bei den niedersten Formen (*Peripatus* und *Myriapoden*) noch wenig auffällig ist, bei den höher organisierten dagegen zu einer außerordentlichen Ungleichwertigkeit der Körperabschnitte und demgemäß auch zu einer größeren Zentralisation des Baues führt. Man kann verschiedene Körperregionen unterscheiden. Stets sind einige wenige Segmente am vorderen Ende untereinander verschmolzen und bilden den Kopf (Fig. 357 C); darauf folgt gewöhnlich ein weiterer Segmentkomplex, der Thorax (Pereion) oder

die Brust (T), und ein dritter, das Abdomen (Pleon) oder Hinterleib (A). Eine scheinbare Vereinfachung der Körperregionen kann eintreten, wenn Kopf und Thorax untereinander zu einem einheitlichen Stück, dem Kopfbrustschild oder Cephalothorax (Fig. 358 Ct) verschmelzen; umgekehrt kann die Zahl der Regionen sich vermehren, wenn das Abdomen in 2 Unterregionen sich gliedert, eine vordere, das Abdomen im engeren Sinne, und eine hintere, das Postabdomen

(Fig. 359 P). Bei manchen Arthropoden endlich, wie den Milben (Fig. 360), ist es ganz unmöglich, Körperregionen oder auch nur Ringelung zu erkennen, weil eine innige Verschmelzung sämtlicher Segmente die äußeren Merkmale der Gliederung vollkommen verwischt hat.

Um nun die Unterschiede zu verstehen, welche durch den Namen Kopf, Thorax, Abdomen etc. ausgedrückt werden sollen, müssen wir zuvor noch das an zweiter Stelle genannte Merkmal, welches die Arthropoden vor den Anneliden voraus haben, die gegliederten Extremitäten, besprechen. Dieselben sind systematisch von so großer Bedeutung, daß auf sie sich der Name „Arthropodes“, „Gliederfüßler“, bezieht, welcher an die Stelle von „Articulata“, „Glieder-

Extremitäten.

Fig. 358.

Fig. 359.

Fig. 360.

Fig. 358. *Palaemon serratus* (aus Leunis-Ludwig). Ct Cephalothorax, A Abdomen.

Fig. 359. *Euscorpis italicus*. Ct Cephalothorax, A Abdomen, P Postabdomen, st Giftstachel, daneben noch einmal, stärker vergrößert; 1 Kieferfühler, 2 Kiefertaster, 3-6 vier Beinpaare.

Fig. 360. *Gamasus coleopratorum* (aus Taschenberg).

tiere“, getreten ist. Die Arthropodengliedmaßen sind höher entwickelte Parapodien der Anneliden; während aber die letzteren Auswüchse sind, welche in den Rumpf noch kontinuierlich übergehen und daher die Bewegungen desselben zwar unterstützen, Eigenbewegungen aber nur in untergeordnetem Maße ausführen können, sind die Extremitäten der *Arthropoden* 1. gegen den Körper gelenkig abgesetzt, 2. selbst wieder aus einzelnen gelenkig verbundenen Stücken gebildet, 3. endlich mit einer eigenen Muskulatur versehen, so daß sie einen selbständig beweglichen Hebelapparat darstellen. Jedes Körpersegment besitzt nur 1 Paar Extremitäten, welches der ventralen Seite angehört; wenn an einem ungegliederten Stück mehrere Paare vorhanden sind,

so kann man mit Bestimmtheit daraus schließen, daß das betreffende Stück aus mehreren Segmenten, mindestens aus so viel Segmenten, als es Gliedmaßenpaare trägt, verschmolzen ist. Der ungegliederte Kopf eines *Insekts* enthält z. B. mindestens 4 Segmente, der Cephalothorax unseres *Flußkrebse* 13 Segmente, was daraus erschlossen werden kann, daß jener mit 4, dieser mit 13 Extremitätenpaaren ausgerüstet ist. Die Entwicklungsgeschichte liefert hierfür sichere Beweise, da am Embryo die Segmentgrenzen noch erhalten sind. — Es ist nun keineswegs nötig, daß jedes Segment sein Extremitätenpaar besitzen muß, da die Gliedmaßen vielfach rückgebildet werden, ohne Spuren zu hinterlassen.

Funktion
der Extre-
mitäten.

Die Extremitäten dienen bei den Arthropoden sehr mannigfachen Funktionen (Fig. 361). Ihre primäre Aufgabe ist die Ortsbewegung: lokomotorische Gliedmaßen, Pereiopoden oder „Füße“ sind langgestreckt und aus einer großen Zahl gut entwickelter Glieder gebildet, die entweder zu Rudern abgeplattet oder zum Kriechen mit Krallen am Ende ausgerüstet sind (8). Außer lokomotorischen Extremitäten gibt es noch tastende oder Antennen (1), kauende oder Kiefer (2—4), Extremitäten von variablen Funktionen, Pedes spurii oder Pleopoden (9), und endlich Übergänge zwischen Beinen und Kiefern, Kieferfüße oder Pedes maxillares (5—7).

Fig. 361. Die wichtigsten Extremitätenformen des *Flußkrebse*. 1 erste Antenne mit dem Eingang in das Hörbläschen, 2 Mandibel, 3 und 4 erste und zweite Maxille, 5—7 Pedes maxillares, 8 Schreitbein, 9 Pes purus.

Die Antennen sind, abgesehen von ihrer Tast- und Riechfunktion, vornehmlich durch ihre Lage und Innervierung charakterisiert; sie entspringen vor der Mundöffnung von der Stirn und empfangen ihre Nerven demgemäß auch vom oberen Schlundganglion, während alle übrigen Gliedmaßen vom Bauchmark aus innerviert werden. In ihrer Gestalt sind die Antennen den Beinen nicht unähnlich, indem sie langgestreckt bleiben; nur haben sie keine Endklauen, obwohl es schon als Mißbildung beobachtet wurde, daß Antennen wie echte Beine Klauen trugen.

Auffälliger ist die Gestalt der kauenden Extremitäten modifiziert. Zur Zerkleinerung der Nahrung dient stets nur die aus 1 oder 2 Gliedern bestehende Basis; die basalen Glieder werden kräftige Stücke und bekommen auf ihrer der Medianebene des Körpers zugewandten Seite eine derbe, in Zähne und Höcker erhobene Chitinbekleidung (Fig. 361, 2, Fig. 367 III, V, Fig. 414). Die übrigen Glieder können ganz schwinden oder erhalten sich als ein beinartiger Anhang, der Taster oder Palpus. Da mehrere Extremitäten zu Kiefern umgebildet sein können, nennt man die erste in der Reihe Mandibel, die zweite Maxille, welcher dann noch eine zweite Maxille folgen kann. Die Pedes maxillares sind Zwischenformen, welche bald mehr an Beine, bald mehr an Kiefer

erinnern (Fig. 361, 5—7). *Pedes spurii* (Pleopoden) oder Afterfüße endlich sind meist kleine unscheinbare Extremitäten, die für die verschiedensten Leistungen herangezogen werden; sie können als Kiemen oder Kiementräger funktionieren, als Träger der Eier oder zur Begattung; sie können auch das Schwimmen und Kriechen unterstützen.

Die genannten Extremitäten haben im Körper der *Arthropoden* eine konstante Anordnung, welche durch die Natur der Verhältnisse bestimmt wird. Zuvorderst am Kopfe stehen die Antennen, dann folgen im Umkreis des Mundes die Kiefer und, sofern sie überhaupt vorhanden sind, die Kieferfüße; eine dritte Gruppe bilden die eigentlichen Beine, eine vierte die Afterfüße, welche indessen sehr häufig fehlen. Auf diese regelmäßige Anordnung gründet sich auch die Unterscheidung der einzelnen Körperregionen. Zum Kopfrechnen wir alle Segmente, welche Antennen und Kiefer tragen, zum Thorax (Pereion) die mit Beinen (Pereiopoden) ausgerüsteten Segmente, das Abdomen (Pleon) endlich ist durch die Anwesenheit der *Pedes spurii* (Pleopoden) oder den gänzlichen Extremitätenmangel ausgezeichnet. Demzufolge ist der Cephalothorax ein Körperabschnitt, welcher außer Antennen und Kiefern noch die Beine trägt.

Die Extremitäten der *Arthropoden* haben verschiedene Streitfragen veranlaßt. Viele Zoologen sprechen von einer prä-antennalen Extremität und demgemäß auch von einem prä-antennalen Segment. Die betreffende Extremität sei nur bei einem Teil der *Crustaceen* als gegliederter Augenskiel erhalten, sonst rückgebildet und in ihrer Lage durch die Facettenaugen markiert. Wer diese Auffassung teilt, muß die Segmentzahlen, welche in diesem Lehrbuch für den Kopf und den gesamten Körper angegeben sind, überall um Eins erhöhen. Eine zweite Theorie behauptet, daß die Antennen ventrale, vom Bauchmark innervierte Extremitäten seien, welche erst sekundär auf die Stirn der *Arthropoden* verlagert wurden. Demgemäß sei auch das Innervationszentrum erst sekundär vom Bauchmark auf das Hirn übertragen worden. Letztere Anschauung kann namentlich für die zweite Antenne der *Crustaceen* begründet werden.

Die Segmente, welche einer und derselben Körperregion angehören, zeigen eine Tendenz zu engerer Vereinigung oder sogar vollkommener Verschmelzung. Diese Erscheinung übt ihren Einfluß auch auf die innere Anatomie aus, vornehmlich auf die Beschaffenheit des Nervensystems (Fig. 362). Ein Strickleiternnervensystem besteht, wie in der allgemeinen Zoologie (S. 110) gezeigt wurde, aus dorsalem Hirn und ventralem Bauchmark, welche durch die links und rechts den Schlund umfassenden Kommissuren miteinander verbunden sind. Das Bauchmark sollte nun ebensoviele durch Längskommissuren verbundene Paare von Ganglienknötchen zählen, als Segmente vorhanden sind. Indessen ist das bei keinem *Arthropoden*, außer zur Zeit des Embryonallebens, der Fall; die Regel ist vielmehr, daß mehrere Ganglienpaare zusammenrücken und verschmelzen, und zwar mit Vorliebe Ganglienpaare, deren Segmente ebenfalls enger vereinigt oder ganz verschmolzen sind. Man findet die verschiedensten Stufen dieser Verschmelzung bei den einzelnen Arten; bei *Krabben* und *Spinnen* sind oft sämtliche Ganglien des Bauchmarks zu einer einzigen Ganglienmasse vereinigt. Von der Verschmelzung ist stets das Hirn ausgeschlossen,

Nervensystem.

da es vermöge seiner dorsalen Lage von dem Bauchmark durch den Schlund getrennt bleibt (Fig. 401).

Von den Sinnesorganen der Arthropoden kennen wir am besten die Augen, von denen man zwei Typen unterscheidet, das einfache Auge oder Stemma (Ocellus) und das zusammengesetzte Auge

Fig. 362. Verschiedene Grade der Konzentration des Bauchmarks von Arthropoden (aus Gegenbaur). A einer *Termite* (nach Lespès), B eines *Wasserküfers* (nach Blanchard), C einer *Fliege* (nach Blanchard), D *Skorpionspinne* (nach Blanchard), *gs* oberes, *gi* unteres Schlundganglion, *gr*, *g¹*, *g²*, *g³* Ganglien des Bauchstranges, *t¹*—*t³* Brustsegmente, *a* Abdomen, *o* Augen, *tr* Tracheenlungen, *pI*—*pIV* Beine, *1* Kiefer, *2* Kiefertaster.

oder das Facettenauge. Das einfache Auge (Fig. 363), wegen seiner Kleinheit oft Punktauge genannt, besteht in der Regel aus Linse, Glaskörper und Retina, welche sämtlich aus der Haut hervorgehen. An der betreffenden Stelle hat die Chitinschicht ihre dunkle Farbe verloren, ist glashell durchsichtig geworden und meist zu einer bikonvexen

Fig. 363. Durchschnitt durch ein vorderes (A) und hinteres (B) Stemma von *Epeira diadema* (schematisiert); das hintere zeigt die inverse Lage der Retina (nach Grenacher). 1 Linse, 2 Glaskörper, 3 Epidermis, darüber Chitinschicht, 4 Rhabdome, 5 Retinazellen, 6 Hülle des Auges, 7 Rhabdome des inversen Auges.

Linse (1) verdickt, welche die Lichtstrahlen auf der Retina sammelt. Nur ausnahmsweise hat die Linse einen zelligen Bau und wird durch eine Verdickung im Epithel gebildet (Larven der *Eintagsfliegen*). Unter der Linse liegt eine Schicht durchsichtiger Zellen, der Glaskörper (2), und unter diesem die aus zahlreichen Sehzellen bestehende Retina. Die

Sehzellen sind mit Rhabdomen versehen und bedingen durch ihren Pigmentreichtum die schwarze Farbe des Stemmas. Letzteres muß wie das Wirbeltierauge ein umgekehrtes Bild entwerfen.

Merkwürdigerweise haben die *Spinnen* zweierlei Stemmata (Fig. 363); bei den Haupt- oder Medianaugen (*A*) grenzen die Stäbchen an den Glaskörper und liegen vor den Kernen der Sehzellen; bei den Nebenaugen (*B*) liegen umgekehrt die Kerne vorn und die Stäbchen rückwärts. Offenbar sind erstere Augen für die Entfernung, letztere für die Nähe eingestellt. Da die Sehzellen ihre Rhabdome sicherlich stets an dem gleichen Ende tragen, müssen sie bei einem der beiden Augen im Vergleich zum anderen invers sein, d. h. eine umgekehrte Stellung einnehmen, in ähnlicher Weise, wie es für das Wirbeltierauge gilt, eine Vermutung, die durch die Entwicklungsgeschichte bestätigt wird.

Die zusammengesetzten oder Komplexaugen (Fig. 364 u. 365) sind sehr viel größer als die Ocellen; sie verdanken ihren Namen „Facettenaugen“ dem Umstand, daß die Chitinschicht im Bereiche des Sinnesorgans meist eine zierliche hexagonale Felderung

Fig. 364.

Fig. 365.

Fig. 364. Kopf der Biene (Drohe), von oben gesehen (nach Swammerdam aus Hatschek), links und rechts die Facettenaugen, dazwischen 3 Stemmata und die Fühler.

Fig. 365. Querschnitt durch das Facettenauge und das Stemma eines Ohrwurms (nach Carrière aus Hatschek). 1 Chitinecuticula, die im Bereiche des Auges die Cornea (die Summe sämtlicher Linsen) erzeugt, 2 Epidermis, welche sich an der Grenze des Auges in die einzelnen Augenskeile verwandelt, 3 Basalmembran, 4 einspringende Chitinlamelle, 5 rudimentäres Larvenauge.

oder Facettierung besitzt. Jede Facette entspricht einer kleinen, plan- oder bikonvexen Chitinlinse; die Gesamtheit aller Linsen, deren Zahl je nach den Arten zwischen vielen Tausenden (bei Käfern bis zu 30000) und einigen wenigen schwankt, bildet die Begrenzung des Auges nach außen und heißt infolgedessen auch Cornea. Letzterer Name empfiehlt sich besonders für die Fälle (manche *Crustaceen*), wo die Chitinschicht nicht facettiert ist, sondern eine kontinuierliche, gleichmäßig dicke Lage bildet. Der unter der Cornea gelegene, aus weichen, vergänglichen Zellen bestehende Teil des Auges wird von den angrenzenden Geweben durch eine faserige Haut getrennt, welche man Sclera nennt; er setzt sich aus radial gestellten, keilförmigen Stücken

zusammen (Fig. 365), die in ihrer Zahl und Lagerung genau den Facetten entsprechen und mit ihrem peripheren breiten Ende sich einer Linse anfügen, während das schmalere, zentrale Ende mit dem an den Augenhintergrund herantretenden Nervus opticus in Verbindung steht. Jeder der vielen Augenkeile (Ommatidien) hat denselben Bau wie seine Nachbarn (Fig. 366), nämlich den Bau des Stemmata; wir unterscheiden an ihm 1. Linse (Facette, Teil der Cornea) mit zugehörigen „corneagenen“ Epithelzellen (*l*), 2. Glaskörper (*kx*), 3. Retinula (*rx*). Die corneagenen Zellen werden bei fast allen Insekten vermißt und scheinen hier zu Pigmentzellen der Iris umgebildet zu sein. Der Glaskörper besteht fast überall aus vier Zellen, welche bei den sogenannten eucenen Augen in ihrer Mitte einen völlig durchsichtigen Körper, den Kristallkegel (*k*)

Fig. 366. Schematische Darstellung des einzelnen Keils eines Facettenauges. *l* Linse mit Hypodermis, *k* Kristallkörper mit Glaskörperzellen, *kx* (daneben auf dem Querschnitt gesehen); *rx* Retinulazellen mit Rhabdomen *r* (daneben Querschnitt).

ausgeschieden haben. Ebenso ist die Zahl der Retinulazellen meist auf 7 normiert, zu denen sehr häufig noch eine rudimentäre achte hinzukommt; ihre 7 Rhabdome (meist Rhabdomere genannt, *r*) liegen gleichfalls mitten inne, wo die Zellen zusammenstoßen, und sind sogar häufig untereinander zu einem einheitlichen Rhabdom verwachsen. Jeder Augenkeil ist schließlich noch durch Pigmentumhüllung von seinen Nachbarn in mehr oder minder vollkommener Weise optisch isoliert, und zwar erstrecken sich durch das gesamte Auge zwei Pigmentzonen, eine vordere, welche funktionell der Iris des menschlichen Auges entspricht, eine hintere, die man mit Tapetum nigrum + Chorioidea vergleichen kann. Das Irispigment liegt in besonderen Zellen, unter denen vielleicht auch die corneagenen Zellen der Insekten inbegriffen sind; es ist am reichlichsten angehäuft an der Grenze von Glaskörper und Retinula. Das hintere Pigment hat seinen Sitz in den Retinulazellen. Aus dem Gesagten erhellt, daß man das Facettenauge auffassen kann als einen dicht zusammengedrängten Komplex von keilförmig gestalteten, einfachen Augen. Diese anatomisch berechtigte Auffassung läßt sich aber nicht auf die Physiologie des Auges übertragen. Wie Joh. Müller zuerst ausführlich begründete, entwirft das Facettenauge nur ein einziges aufrechtes Bild, dessen einzelne Bildpunkte von den Augenkeilen geliefert werden und den farbigen

Steinchen eines Mosaiks vergleichbar sind. Man nennt daher die Müllersche Theorie die Theorie des musivischen Sehens gegenüber der jetzt verlassenen Bildchentheorie, welche annahm, daß jeder Augenkeil schon für sich ein kleines umgekehrtes Bild erzeuge.

Während die Zahl der Stemmata wechselt, ist die Zahl der Facettenaugen im ganzen Stamm der Arthropoden auf 2 normiert, kann aber auf 4–8 vermehrt erscheinen, wenn die Augen durch Einschnürung in verschiedene Teile zerlegt sind. Wo scheinbar nur ein zusammengesetztes Auge vorkommt, wie bei den *Daphniden*, ist dasselbe durch Verschmelzung

von 2 Augen entstanden. Für das Facettenauge ist ferner konstant, daß der Nervus opticus außerhalb des Auges ein sehr großes Ganglion opticum bildet. Wie bei den Wirbeltieren, so können auch die einfachen und zusammengesetzten Augen im Dunkeln leuchten. Die Erscheinung wird durch das „Tapetum lucidum“ vermittelt, welches bei *Crustaceen* und *Arachnoiden* aus modifizierten Pigmentzellen besteht, während bei *Insekten* der gleiche Effekt durch reichliches Tracheengeäder erreicht wird.

Gleichartigkeit des Baues zeichnet, abgesehen von den Augen, nur noch die Tastorgane aus, welche von Tasthaaren gebildet werden. Dagegen scheinen Gehör, Geruch, Geschmack durch verschiedenartige Einrichtungen vermittelt zu werden. Der Geruchssinn hat seinen Sitz hauptsächlich an den Antennen und den Tastern der Kiefer, er wird gewöhnlich durch Riechröhrchen oder Riechkegel (modifizierte Haare) vermittelt, die häufig in grubenförmigen Einsenkungen der Haut liegen. Ähnliche Organe in der Mundhöhle, besonders am Gaumen, sind wohl Geschmacksorgane. Als Gehörorgane werden außer den in erster Linie der Balanceempfindung dienenden Hörgrübchen und Hörbläschen der *Podophthalmen* und den Tympanalorganen der *Heuschrecken* vielfach die bei *Insekten* weitverbreiteten „chordotonalen“ Nervenendigungen gedeutet.

Vom Darm der Arthropoden ist nur die ganz außergewöhnliche Ausbildung des ectodermalen Anfangs- und Enddarms zu erwähnen, denen gegenüber der entodermale Mitteldarm klein bleibt, indem er gewöhnlich nur etwa $\frac{1}{3}$ der Gesamtlänge liefert. Bei den periodischen Häutungen wird die Chitinauskleidung der ectodermalen Darmabschnitte, so namentlich des weitverbreiteten, mit Chitinzähnen und -leisten bewaffneten Kaumagens, mit abgeworfen. Auffallend ist der gänzliche Mangel von Flimmerepithel, wie denn überhaupt Flimmerzellen nirgends im Organismus der Arthropoden gefunden werden.

Darm.

Vom Blutgefäßapparat ist am konstantesten das Herz, meistens ein dicht unter der Rückenhaut gelegener Schlauch, welcher in einem mehr oder minder abgegrenzten Abschnitt der Leibeshöhle (Herzbeutel) eingeschlossen ist und aus ihm das Blut durch eine linke und rechte Reihe von Spalten oder Ostien aufnimmt. Bei Tieren von gedrungener Körpergestalt verkürzt sich das Herz zu einem kleinen Säckchen. Bei kleinen Arthropoden kann das Herz, wie das übrige Gefäßsystem, gänzlich fehlen. Dieser Mangel der Zirkulationsorgane kann, da schon die *Anneliden* hoch entwickelte Blutgefäße haben, nur auf Rückbildung beruhen und erklärt sich daraus, daß sich im allgemeinen bei geringer Körpergröße die Organisation vereinfacht. Daher fehlt das Herz sowohl bei kleinen *Crustaceen* (vielen *Ostracoden* und *Copepoden*, auch den festgewachsenen und parasitischen *Cirripeden*), als auch bei kleinen *Arachnoiden* (*Milben*) und *Insekten* (manchen *Aphiden*), während verwandte Arten noch das Herz besitzen. — Von den großen Körperarterien kann das Blut entweder direkt in die Leibeshöhle zurück gelangen, oder es muß erst einen mehr oder minder komplizierten Weg durch Körperarterien, Capillaren und Venen, sowie durch die Atmungsorgane beschreiben. Man findet hierbei die verschiedensten Abstufungen in der Vollkommenheit des Blutgefäßsystems. Indessen auch da, wo die höchste Stufe erreicht wird, ist kein völlig geschlossener Blutkreislauf vorhanden, da in ihn stets der als Pericard funktionierende

Blutgefäßsystem.

Teil der Leibeshöhle eingeschaltet ist, welcher das Blut von den Atmungsorganen empfängt und an das Herz durch dessen Ostien abgibt. Die verschiedene Ausbildungsweise des Blutgefäßsystems hängt vorwiegend von der Beschaffenheit der Respirationsorgane ab: je mehr sich die Atmung an bestimmten Orten und in bestimmten Organen lokalisiert, um so besser sind Arterien, Venen und Capillaren entwickelt, während bei diffus verbreiteter Atmung das Gefäßsystem bis auf das Herz reduziert sein kann.

Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen haben zu dem Resultat geführt, daß das eigentliche Cölom der *Arthropoden* bis auf kleine Reste rückgebildet ist, daß die sogenannte Leibeshöhle dagegen ein „*Lacunom*“, eine sinuös erweiterte Blutbahn ist. So würde es sich erklären, daß das Herz sein Blut aus dem „*Pericard*“ bezieht, welches demgemäß als ein Teil der aus den Blutsinus hervorgegangenen „Leibeshöhle“ mit dem *Pericard* der *Mollusken* und *Wirbeltiere* nicht verglichen werden dürfte. Sinuöse Erweiterung der Blutbahn findet sich schon bei manchen *Anneliden* (*Magelona*).

Als Nieren funktionieren zum Teil noch Segmentalorgane, gewundene Röhren, deren Nephrostome sich in geschlossene Säckchen verwandelt haben, so die Segmentalorgane des *Peripatus*, die Schalen- und Antennendrüsen der *Crustaceen* (Fig. 368), die Coxaldrüsen der *Xiphosuren* und *Arachnoiden*, die Kopfdrüsen niederer *Insekten* (*Thysanuren*) und *Myriapoden*. In der Regel jedoch vermitteln bei *Insekten* und *Myriapoden* Organe besonderer Art, die *Vasa Malpighi*, die Exkretion. Die Geschlechtsorgane, welche mit den Nieren nicht verbunden sind, sind äußerst selten hermaphrodit. Bei den getrenntgeschlechtlichen Formen kann man fast stets Männchen und Weibchen schon äußerlich voneinander unterscheiden, sei es an Größe oder Färbung oder an der Beschaffenheit bestimmter Extremitäten, namentlich der bei der Begattung in Funktion tretenden. Die Eier sind durchgängig groß und dotterreich und haben in der Regel die Fähigkeit zur totalen Furchung verloren. Bei den meisten *Arthropoden* finden wir die spezielle Form der partiellen Furchung, die man die superfizielle nennt (Fig. 106 S. 143). Während die oberflächliche Schicht des Eies in die das Blastoderm erzeugenden Furchungszellen zerlegt wird, erhält sich lange Zeit über oder sogar dauernd im Innern eine unfurchte Dotterkugel. Diese Furchungsweise der Eier hat ein systematisches Interesse, da sie auf den Stamm der *Arthropoden* beschränkt ist. Die gelegentlich hier vorkommende discoidale und inäquale Furchung ist sicherlich aus der superfiziellen entstanden.

Entsprechend ihrer Organisationshöhe kommt bei den *Arthropoden* echte ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung oder Knospung gar nicht mehr vor, wohl aber Parthenogenese und Pädogenese. Bei vielen *Arthropoden* fakultativ, hat die Parthenogenese bei anderen eine den Lebensverhältnissen der Art besonders angepaßte Bedeutung gewonnen. Bei niederen *Krebsen* und *Pflanzenläusen* tritt Parthenogenese ein, wenn es gilt, die Art rasch in großen Mengen über ein Nährgebiet zu verbreiten. Bei vielen *Hymenopteren*, besonders den *Bienen*, bestimmt Parthenogenese das Geschlecht, indem unbefruchtete Eier nur Männchen liefern. Da neben der Parthenogenese fast stets die Fortpflanzung durch Befruchtung fortbesteht, so stellt sich nicht

Exkretions-
organe und
Geschlechts-
organe.

Fort-
pflanzung.

selten der regelmäßige Wechsel parthenogenetischer und streng geschlechtlicher Generationen ein, die Heterogonie, wenn dieselbe auch selten in so typischer Weise ausgeprägt ist, wie wir sie bei Würmern (*Distomeen*) kennen gelernt haben.

Systematik. Einer der hervorragenden französischen Entomologen, Latreille, teilte die Arthropoden in 4 Klassen, *Crustaceen*, *Myriapoden*, *Arachnoideen* und *Insekten*. Diese Einteilung wird im wesentlichen auch jetzt noch beibehalten, nur bedarf sie der Vervollständigung nach zwei Richtungen hin. Durch die Zoologen der Challengerexpedition wurde ermittelt, daß die bis dahin rätselhafte Gattung *Peripatus* unzweifelhaft zu den Arthropoden gehört und unter denselben als Repräsentant einer fünften, besonderen Klasse, der *Protracheaten*, angesehen werden muß. Ferner hat sich immer mehr herausgestellt, daß *Protracheaten*, *Myriapoden* und *Insekten* in der Bildung ihrer Extremitäten und Atmungsorgane einander näher stehen als den *Crustaceen*. Man entschloß sich daher, sie als *Tracheaten* zusammenzufassen. Da der *Peripatus* mit Umgehung der *Crustaceen* direkt zu den *Anneliden* überleitet, ist es wahrscheinlich geworden, daß die *Tracheaten* einerseits, die *Crustaceen* andererseits sich unabhängig voneinander entwickelt haben, wenn auch aus Urformen, die beide der Klasse der *Anneliden* zuzurechnen wären. Das ist einer der wichtigsten Gründe, die man für Einverleibung der *Anneliden* in den Stamm der *Articulaten* geltend machen kann, weil nur auf diese Weise der Stamm zu einer phylogenetischen Einheit abgeschlossen wird. Schließlich sei hier noch erwähnt, daß die Stellung der *Arachnoideen* Gegenstand lebhafter Diskussion geworden ist. Viele Zoologen wollen sie von den *Tracheaten*, mit denen sie früher allgemein zusammengestellt wurden, ausschließen und mit gewissen *Pseudocrustaceen* (*Gigantostraken*, *Xiphosuren*) vereinen; sie fassen *Protracheaten*, *Myriapoden* und *Insekten* als *Antennaten* zusammen. Ich werde dieser Einteilung nicht folgen, wenn auch richtig ist, daß die einzelnen Klassen der *Antennaten* miteinander viel näher verwandt sind, als mit den *Arachnoideen*.

I. Unterstamm und I. Klasse.

Crustaceen, Krebstiere.

Ihren lateinischen Namen „*Crustaceen*“ haben die Krebstiere dem Umstand zu verdanken, daß ihr Chitinpanzer durch Einlagerung von kohlensaurem Kalk zumeist, besonders bei den großen Formen, eine bedeutende Härte und Sprödigkeit erhalten hat. Eine zweite weit verbreitete Eigentümlichkeit ihres Integuments ist darin gegeben, daß es Mantelfalten bildet, welche von der Kopffregion sich nach rückwärts ausbreiten, entweder als ein unpaarer Schild oder in Form linker und rechter, ab und zu auch den Kopf umschließender Schalen.

Weitere systematisch wichtige Merkmale der Crustaceen hängen mit ihrem Aufenthaltsort zusammen; die Crustaceen sind typische Wasserbewohner und atmen demgemäß durch Kiemen. Diese Atmung wird auch beibehalten, wenn die Tiere, wie z. B. unsere Flußkrebse, längere Zeit im Trocknen zu leben vermögen. Die *Flußkrebse* behalten, um dies zu ermöglichen, in ihrer Kiemenhöhle stets Wasser

Kiemen und
Blutgefäß-
system.

zurück, so daß ihre Atmungsorgane dauernd von Wasser befeuchtet bleiben. Nur wenige Ausnahmen gibt es von der Regel; *Landkrabben*, *Mauer-* und *Kellerasseln* atmen trockene Luft entweder mit denselben Organen, die sonst als Kiemen funktionieren, oder mit besonderen, später zu besprechenden Einrichtungen an den Schutzorganen der Kiemen. Die Kiemen der *Krebse* finden sich stets an Stellen, wo ein rascher Wasserwechsel ermöglicht ist. Diesen Bedingungen genügen besonders die Extremitäten; daher findet man die Kiemen als zarthäutige, blutreiche, büschel- oder plattenförmige Anhänge (Fig. 60 u. 394) entweder an den Extremitäten selbst oder in ihrer Nähe am Körper angeheftet, oder ganze Extremitäten sind zu zarthäutigen Platten und somit zu Kiemen geworden (Fig. 374, Fig. 390). Außer den Kiemen dient die übrige Körperoberfläche zur Atmung; die Hautatmung kann sogar bei kleinen, dünnhäutigen Formen, bei denen besondere Kiemen häufig fehlen oder nur als Rudimente auftreten, allein von Bedeutung sein, so daß wir dann anstatt lokalisierter Atmung eine diffuse Atmung mit allen ihren Folgen auf die Zirkulationsorgane erhalten. Während bei lokalisierter Atmung Herz und Pericardialsinus, Arterien, Venen und Capillaren mehr oder minder gut entwickelt sind, findet sich bei den durch die Haut atmenden niederen Formen gewöhnlich nur das Herz, und auch dieses häufig in stark reduzierter Gestalt; oder es ist mit dem Herzen der letzte Rest der Zirkulationsorgane verloren gegangen.

Fig. 367. Copepodenextremitäten. I—IV von *Diaptomus Castor*. I ein Paar Spaltfüße, II zweite rechte Antenne, III rechte Mandibel, IV rechte Maxille, V rechte Mandibel von *Cyclops coronatus*. 1 und 2 erstes und zweites Glied der Basis, a Außenast, i Innenast.

Extremitäten.

Da vom Aufenthalt im Wasser außer der Atmung auch die Fortbewegungsweise bestimmt wird, so besitzen die Crustaceen eine besondere Extremitätenform, den Spalt- oder Schwimmfuß, durch den sie sich von sämtlichen Tracheaten unterscheiden. Das Charakteristische des Spaltfußes besteht darin, daß er zwar mit einer einreihigen, aus 2 Gliedern bestehenden Basis (Coxo- und Protopodit) beginnt, sich aber dann in einen äußeren und inneren Ast gabelt, den Schwimmfußast (Exopodit) und den Gehfußast (Entopodit), zwei Namen, die durch folgende Betrachtung verständlich werden.

Der Spaltfuß findet sich bei Krebsen, bei denen die Extremität zum Schwimmen verwandelt wird; bei *Krebsen*, welche vorwiegend auf dem Boden

der Gewässer kriechen oder gar Landbewohner geworden sind, wie *Flußkrebs*, *Wasser-* und *Kellerassel*, fehlt der äußere Ast gänzlich, der innere oder Gehfußast liegt dann in der Verlängerung der Basis und bildet mit ihr zusammen ein Gangbein nach Art der Tracheatenextremität. Auf den ersten Blick scheint damit die Beschaffenheit der Extremität die ihr beigemessene systematische Bedeutung zu verlieren; allein eine genauere Betrachtung lehrt, daß diese Umwandlung sich stets nur an einem Teil der Extremitäten äußert. Die Abdominalfüße, die *Pedes spurii*, behalten den Spaltfußcharakter bei; ebenso kann man an den Tastern der Mandibeln, Maxillen und an den Maxillarfüßen häufig noch Innen- und Außenast erkennen. Endlich läßt sich vielfach sogar für die Gangbeine die Entstehung aus Schwimmfüßen mit Sicherheit entwicklungsgeschichtlich nachweisen, wie z. B. die meisten marinen Verwandten unseres *Flußkrebses* schwimmende Larven besitzen (das *Mysisstadium*), bei welchen der Schwimmfußast vorhanden ist und erst verloren geht, wenn bei der Metamorphose die schwimmende Lebensweise mit der kriechenden vertauscht wird. Von der Regel, daß der Spaltfuß die Urform der Crustaceenextremität ist, macht nur die 1. Antenne eine Ausnahme; sie kann zwar 1—3 sekundäre geringelte Anhänge (Geißeln) tragen, sie selbst aber ist ihrer Anlage nach bei allen *Crustaceen* und ihren Larven einreihig.

Die Extremitäten liefern uns noch ein weiteres, zum Erkennen der Crustaceen äußerst wertvolles Merkmal, daß nämlich zwei Paar Antennen vorhanden sind. Man muß dabei freilich die Charakteristik der Antennen hauptsächlich auf morphologische Merkmale stützen, daß sie vor der Mundöffnung liegen und vom Hirn oder der Schlundkommissur aus innerviert werden; denn die zweiten Antennen mancher *Entomostraken* dienen keineswegs zum Tasten, sondern sind mächtige Ruderorgane, Ruderantennen, geworden. Als Kiefer funktionieren meist 1 Paar Mandibeln und 2 Paar Maxillen, alle 3 in der Regel mit Palpen ausgerüstet. Vor der Mandibel liegt eine starke Oberlippe, hinter ihr zwei kleine Blättchen, die Paragnathen.

Über die innere Organisation ist wenig Allgemeines zu sagen. Am Darm fällt der Mangel acinöser Speicheldrüsen auf; dagegen ist häufig der Vorderdarm zum Kaumagen erweitert und der darauf folgende Teil mit einer „Leber“ ausgerüstet. Letztere findet man auf den verschiedensten Stufen der Ausbildung von den 2 einfachen Blindsäcken oder Leberhörnchen der *Daphniden* (Fig. 375) bis zu den gewaltigen Leberlappen der *Decapoden* (Fig. 396); sie ist kein ausschließlich drüsiges Organ (Hepatopankreas, S. 94), sondern eine Vergrößerung der Darmoberfläche und wie diese auch an der Resorption der Nahrung beteiligt. — Das über dem Darm gelegene Herz ist besonders bei den primitiveren Formen eine lange, durch Thorax und Abdomen ziehende Röhre, viel häufiger jedoch ist es ein gedrungenes Säckchen. Als Niere werden zwei Drüsen gedeutet, welche Maxillardrüse und Antennendrüse heißen. Die Maxillardrüse — auch Schalendrüse genannt, weil man glaubte, die Bildung der Schale ginge von ihr aus — mündet jederseits neben der vierten Extremität, der Maxille, die Antennendrüse an der zweiten Extremität, der großen Antenne. Beide haben denselben Bau (Fig. 368) und sind vielfach gewundene Kanäle, die mit einer Blase beginnen und öfters auch mit einer Art Harnblase enden. Durch das Auftreten von schleifenförmigen Kanälen in zwei Segmenten erinnern die Drüsen an die Segmentalorgane der *Anneliden*; es ist auch

Innere
Anatomie.

sehr wahrscheinlich, daß sie modifizierte Segmentalorgane sind; freilich findet man Maxillardrüse und Antennendrüse nur bei Crustaceenlarven gleichzeitig; sonst scheinen sie füreinander zu vikariieren.

Fig. 368. Antennendrüse von *Mysis* (nach Grobben). *s* Anfangsblase, *blr* Blutlakunen darum, *re* Nierenkanal, *h* Harnblase mit Mündung *ea*.

Die Augen der Crustaceen treten in zweierlei Formen auf, einmal als paarige zusammengesetzte Augen, zweitens als unpaare, dem Hirn aufgelagerte „Naupliusaugen“. Letztere sind dreiteilig, indem einer X-förmigen Pigmentmasse 3 wie linsenförmige Körper aussehende, mit Nerven zusammenhängende Gruppen von Sehzellen eingelagert sind. Das Naupliusauge hat demnach mit dem Stemma nichts zu tun, sondern erinnert mehr an die Augen der Plattwürmer. Wo die eine oder andere Augenart fehlt, ist sie wohl durch Rückbildung verloren gegangen. Geruchs- und Tastapparate finden sich in Form von chitinösen Stiftchen und Haaren, besonders an den ersten Antennen. Ein „Gehörorgan“ (Fig. 369) kommt nur den höheren Krebsen, den *Malacostraken*, zu; es liegt bei manchen *Schizopoden* als ein fast geschlossenes Bläschen mit einem großen, aus Fluorcalcium bestehenden Statolithen im Schwanzfächer, sonst findet es sich in der Basis der ersten Antenne als eine Grube, deren Öffnung auf der Haut durch eine Lage

starrer Schutzhaare zugedeckt wird. Am Grunde des Grübchens befindet sich die Crista acustica, eine Reihe beweglicher Chitinhaare, die mit ihren Spitzen in einen Haufen von Statolithen hineinragen, während an ihre basalen Enden der Hörnerv tritt.

Fig. 369.

Fig. 369. Hörgrübechen des *Flußkrebsses*, aus der Antenne herauspräpariert. *as* Hörleiste, *n* Hörnerv.

Fig. 370.

Fig. 370. Zoëa, *o* Facettenauge, *h* Herz, α^2 — α^6 die Segmente des Abdomens, *1* und *2* die Antennen, *I, II, III* die Kieferfüße, *IV—VIII* die hervorsprossenden Thoracalfüße.

Bei den periodischen Häutungen wird natürlich auch die Chitinauskleidung des Hörorgans nebst den Schutzhaaren, Hörhaaren und Statolithen erneuert. Man kann jetzt durch ein einfaches Experiment feststellen, daß die Statolithen kleine Partikeln sind, die von außen in das Hörgrübechen gesammelt werden. Denn wenn man einen frisch gehäuteten Krebs in einem vollkommen reinen Glaskasten züchtet, so bleibt das Tier

ohne Statolithen, zeigt aber, wenn man gekörnelte Substanzen von einer leicht erkennbaren Beschaffenheit, wie Harnsäurekristalle, einstreut, bald einen Teil der betreffenden Körper im Hörgrübchen. Experimente lehren, daß das „Gehörorgan“ sicher ein Sinnesapparat für das Balancegefühl ist, wahrscheinlich aber auch zum Hören dient. Für letztere Annahme spricht, daß die *Krabben* besonders hochentwickelte Hörgrübchen, aber in der Regel keine Statolithen besitzen.

Im Geschlechtsapparat, der nur ausnahmsweise hermaphrodit ist, fällt vor allem die merkwürdige Größe der Spermatozoen auf, welche bei manchen *Ostracoden* ebensolang oder länger werden wie das ganze Tier (bei *Pontocypris paradoxa* 8mal so lang als das Tier, nämlich 5—7 mm). Stets sind die Spermatozoen ohne Geißel und daher meistens — eine Ausnahme machen die *Ostracoden* — auch unbeweglich; ihr kugelig oder lang gestreckter Körper pflegt mit starren, spitzen Ausläufern bedeckt zu sein, welche in ihrer Form an die Pseudopodien von *Rhixopoden* erinnern (Fig. 35 III, IV). Sie werden gewöhnlich in größerer Menge in Samenpatronen oder Spermatophoren abgesetzt.

Die typische Entwicklung eines Crustaceen ist die Metamorphose, in deren Verlauf mancherlei Larvenformen auftreten, unter denen der Nauplius und die Zoëa besonderes Interesse bieten. Der Nauplius (S. 30, Fig. 6) besitzt einen ovalen Schild, der vom Rücken aus die 3 Segmente des Körpers bedeckt; darunter kommen jederseits 3 zum Schwimmen dienende Extremitäten zum Vorschein. Die erste einreihige Extremität liefert später die erste Antenne; die beiden folgenden sind Spaltfüße und wandeln sich bei der Metamorphose in die zweite Antenne und in die Mandibel um, ein sprechender Beweis, daß in der Tat Antennen und Kiefer nur modifizierte lokomotorische Gliedmaßen sind. Im Innern des Körpers liegt ein dreiteiliger Darm, ein oberes Schlundganglion und darauf das unpaare Naupliusauge, ventral das Bauchmark. Die Zoëa (Fig. 370) hat einen viel komplizierteren Bau, indem sie schon aus Cephalothorax und Abdomen besteht, von denen der erstere mehrere Schwimmpfüße trägt, das letztere noch extremitätenlos ist. Ferner finden sich zwei große zusammengesetzte Augen (*o*) und dorsal vom Darm ein Herz (*h*). Vielfach trägt der Cephalothorax enorm lange Stacheln, welche vom Rücken, von der Seite und von der Spitze desselben wie Balancierstangen in das Wasser hineinragen, bestimmt, das Tier gegen seine Feinde zu schützen und zugleich das Schwimmen zu erleichtern.

Nauplius und Zoëa sind von einigem systematischen Interesse und wurden früher zur Unterscheidung der **Entomostraken** oder niederen Krebse und der **Malacostraken** oder höheren Krebse benutzt. Bei den *Entomostraken* findet sich der Nauplius, dagegen niemals die Zoëa; bei den *Malacostraken* dagegen beginnt die Metamorphose gewöhnlich mit der Zoëa, doch tritt öfters als niederes, vorbereitendes Stadium der Nauplius auf (*Euphausiden*, *Penaeus* und andere *Garneelen*). Die systematische Verwertbarkeit des erläuterten Unterschiedes wird dadurch beeinträchtigt, daß es sowohl *Entomostraken* als auch *Malacostraken* gibt, welche überhaupt keine Larven besitzen, sondern sich direkt entwickeln. Daher ist es notwendig, die Unterscheidung der beiden Unterklassen auf anatomische Merkmale zu begründen. Bei den *Entomostraken* herrscht eine große Variabilität in der Zahl der Seg-

Entwick-
lungs-
geschichte.

mente und in der Verteilung derselben auf die einzelnen Körperabschnitte. Bei den *Branchiopoden* z. B. schwankt die Gesamtzahl der Segmente zwischen ca. 10 bei *Daphniden* und ca. 45–65 bei *Apusiden*. Bei den *Malacostraken* dagegen ist die Segmentzahl auf 19 oder 20 fixiert, von denen 6–7 auf das Abdomen kommen, während in der Verwendung der 13 vorderen Segmente, welche Kopf und Thorax ausmachen, erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Ordnungen vorhanden sind. Auch die Mündungen der Geschlechtsorgane sind bei den *Malacostraken* an bestimmte Segmente gebunden, die weibliche Geschlechtsöffnung an das 11., die männliche an das 13. Segment. Endlich unterscheiden sich höhere und niedrigere Krebse durch die Niere; als Niere der *Entomostraken* funktioniert die Maxillardrüse (Schalendrüse), als Niere der meisten *Malacostraken* die Antennendrüse.

Zum Schluß noch einige Bemerkungen zu den Namen „*Entomostraca*“, „*Gliederschaler*“, und „*Malacostraca*“, „*Weischaler*“. Wenn wir nämlich beide Gruppen auf Deutlichkeit der Gliederung und Härte des Chitinpanzers prüfen, so kommen wir zu dem merkwürdigen Resultat, daß die „*Gliederschaler*“ eine viel undeutlichere Segmentierung haben als die „*Weischaler*“, daß umgekehrt die „*Weischaler*“ außerordentlich viel härter gepanzert sind als die meisten „*Gliederschaler*“. Hätte man, wie es auf den ersten Blick den Eindruck macht, mit den Namen einen Gegensatz beider Gruppen ausdrücken wollen, so wären die Bezeichnungen geradezu vertauscht; es müßten die niederen Krebse *Malacostraca*, die höheren *Entomostraca* heißen. Indessen haben sich die Namen historisch gar nicht im Gegensatz zueinander entwickelt, sondern wurden zu ganz verschiedenen Zeiten, beidemal im Gegensatz zu den *Ostracodermen*, in die Zoologie eingeführt. Aristoteles nannte den Flußkrebse und seine Verwandten mit Recht „*Malacostraca*“, da ihr Kalkpanzer an die Festigkeit des Kalkpanzers einer Muschel oder Schnecke (*Ostracodermata*) nicht heranreicht; er kannte die niederen Krebse noch gar nicht; diese wurden mit Ausnahme der schon früher entdeckten *Cirripeden* erst im 17. und 18. Jahrhundert beschrieben, darunter die mit zweiklappigen Schalen versehenen *Ostracoden* und *Daphniden*, welche O. F. Müller „*Entomostraca* seu *Insecta testacea*“, gegliederte Schalthiere, nannte.

I. Unterklasse.

Entomostraken.

I. Ordnung. Copepoden, Ruderfüßler.

Um in das Studium der Crustaceen einzuleiten, sind die *Copepoden* am geeignetsten, da sie nicht nur einfacher, sondern auch ursprünglicher gebaut sind als die übrigen Entomostraken (Fig. 371). Die 16 Segmente ihres Körpers sind auffallend gleichförmig auf die einzelnen Körperabschnitte verteilt (Kopf 6, Thorax 5, Abdomen 5), nur daß ab und zu wie bei den *Cyclopiden* des Süßwassers das erste Thoraxsegment mit dem Kopf und einige Abdominalsegmente untereinander verschmolzen sind (Fig. 6, S. 30). Sehr charakteristisch ist das letzte Abdominalsegment, das sich zur Furca gabelt. Während das Abdomen keine Extremitäten besitzt, trägt der Thorax 5 Paar typischer Spaltfüße (das letzte Paar meist rudimentär), wie sie in gleicher Ursprünglichkeit nur noch bei Larven von Krebsen vorkommen (Fig. 367). Auch

die Kopfextremitäten lassen vielfach noch deutlich erkennen, daß sie aus Umbildung von Spaltfüßen entstanden sind.

Von den 6 Paar Kopfextremitäten sind die beiden vordersten, die Antennen, häufig einander ähnlich und stehen über den Rand des Kopfschildes wie Hörner hervor, worauf die alte Speciesbezeichnung „*Cyclops quadricornis*“ Bezug nimmt. Die erste Antenne ist stets einreihig und kann beim Männchen unweit der Basis hakenartig zum Festhalten des Weibchens während der Begattung eingeschlagen werden. Die zweite Antenne kann dagegen den Charakter des Spaltfußes bewahren (Fig. 367 II). Sehr interessant ist die Mandibel, indem sie oft noch einen spaltfüßigen Palpus mandibularis trägt und, von Art zu Art verglichen, durch zahlreiche Übergänge (III, V) lehrt, wie eine einfache Kaulade aus einem Schwimmfuß hervorgehen kann. Auch der Palpus der Maxille zeigt noch Reste eines Innen- und Außenastes (IV). Den Abschluß des Kopfes bilden 2 Paar zum Ergreifen der Nahrung dienende Pedes maxillares, die früher als die auseinander gerückten Äste eines Fußpaares gedeutet wurden, jetzt als die Reste von 2 Extremitätenpaaren.

Fig. 371. *Diaptomus Castor*, Weibchen. *g* oberes Schlundganglion mit Naupliusauge, *b* Bauchmark, *h* Herz, darunter Darm und Ovar, nicht bezeichnet, *sp* Spermatophoren an der Mündung des Eileiters befestigt, 1 erste Antenne, 2 zweite Antenne, 3 Mandibel, 4 Maxille, 5 Pedes maxillares, 6—10 Schwimmfüße.

Äußerst einfach ist auch die innere Anatomie (Fig. 371). Der Darm hat meist noch keine Leber und verläuft fast gleichförmig bis zu dem zwischen den beiden Ästen der Furca gelegenen After. Als Auge funktioniert das unpaare, dem Hirn dicht aufgelagerte Naupliusauge, welches der bekanntesten Copepodengattung den Namen „*Cyclops*“ verschafft hat. Kiemen fehlen stets, Herz und Blutgefäße meistens: nur bei der parasitischen Gattung *Lernanthropus* und anderen *Dichelestinen* hat man ein System kommunizierender Röhren gefunden, die als Blutgefäße funktionieren, bei anderen freilebenden Gattungen ein kleines, gedruckenes, lebhaft pulsierendes Herz. Beim Männchen und Weibchen sind die Geschlechtsdrüsen in der Regel unpaar, ihre am Anfang des Abdomens meist getrennt links und rechts mündenden Ausführwege paarig. Neben dem Oviduct besitzt das Weibchen ein Receptaculum seminis, an dem das Männchen seine Spermatophoren anklebt. Wenn die Eier den Oviduct verlassen, werden sie vom Re-

ceptaculum aus befruchtet und gewöhnlich mit anderen Eiern gemeinsam in eine Gallerte gehüllt. So entstehen am Abdomen des Weibchens je nach den Arten paarige oder unpaare „Eiersäckchen“, an denen man die Weibchen leicht erkennen kann (vergl. Fig. 6). Aus den Eiern kommt ein Nauplius heraus, der zum ausgebildeten *Copepoden* heranwächst, indem am hinteren Ende die fehlenden Segmente und Extremitäten hervorsprossen und die 3 Paar vorhandenen Extremitäten zu Antennen und Mandibeln werden.

I. Unterordnung. Die der obigen Schilderung zugrunde liegenden *Eucopepoden* sind im Meer und Süßwasser in vielen Arten und enormen Mengen von Individuen verbreitet und bilden einen gewaltigen Teil des „Plankton“, und dadurch die wichtigste Nährquelle nicht nur für die Fische, sondern auch für die riesigen Bartenwale (*Calanus finmarchicus* [*Cetochilus septentrionalis*] u. a. färben durch dichtgedrängte Schwärme das Meer weithin rot). Die Süßwasserarten bilden zum Teil Wintereier, zum Teil encystieren sie sich, indem sie sich mit einer festen Hülle umgeben. Parthenogenese ist nicht bekannt. Vorwiegend im Süßwasser leben die *Cyclopiden*: *Cyclops coronatus* Claus (Fig. 6). Bewohner des Meeres und der Süßwasserseen sind die mit einem Herz versehenen *Calaniden*: *Diaptomus Castor* Jur. (Fig. 371). Den Übergang zur folgenden Unterordnung vermitteln die halbparasitischen *Corycäiden* (auf pelagischen Tieren die wundervoll metallisch irisierende *Sapphirina fulgens* Thomp.) und die in der Ascidienkieme schmarotzenden *Notodelphiden*.

II. Unterordnung. Zu den Copepoden gehören ferner die *Parasitica* (*Siphonostomata*), Tiere, auf welche die bisherige Schilderung gar nicht paßt (Fig. 372, vergl. auch Fig. 7 und 8), Tiere, welche durch parasitische Lebensweise verändert sind, zum Teil so hochgradig, daß sie lange Zeit für Würmer gehalten wurden. Sie befestigen sich mit ihren ersten Antennen und den am freien Ende öfters untereinander verschmolzenen Kieferfüßen (Fig. 7c) auf der Haut oder den Kiemen von Fischen. Ihre Mandibeln sind zu Stechborsten umgewandelt und in einen von der Oberlippe, meist auch der Unterlippe gebildeten Saugrüssel eingeschlossen. Die lokomotorischen Gliedmaßen sind rudimentär, können sogar ganz fehlen. Bei extremen Formen ist der Körper unförmlich und ungegliedert, so daß man die Tiere nicht einmal zu den *Arthropoden* rechnen würde, wenn nicht dreierlei ihre systematische Stellung erkennen ließ. 1. Die Weibchen haben am hinteren Ende die 2 Eiersäckchen der *Copepoden*; nur sind sie häufig zu spiral aufgerollten Schnüren verlängert. 2. Im Laufe der Jahre hat man eine vollständige Kette von Zwischenformen aufgefunden, die Schritt für Schritt verfolgen lassen, wie allmählich die zierliche Gestalt eines freibeweglichen *Copepoden* in den plumpen Körper eines Parasiten übergeführt wird. 3. Am überzeugendsten ist die Entwicklungsgeschichte; die meisten parasitischen

Fig. 372. *Lernaeocera esocina*, Weibchen (aus Lang nach Claus).
 ua Stirrnägel, t_1 — t_4 rudimentäre Thoraxextremitäten, d Darm, od Ovidukt, es Eiersäckchen, A armartige Fortsätze am vorderen Körperende.

Copepoden verlassen das Ei als Nauplius und durchlaufen ein mehr oder minder ausgeprägtes „Cyclopsstadium“, ehe sie sich auf den Fischen festsetzen und zu hochgradig rückgebildeten Parasiten werden (Fig. 7). Die angesaugten Tiere sind stets Weibchen. Die Männchen haben andere Gestalt; sie überschreiten vielfach das Cyclopsstadium nicht, sondern vollziehen auf diesem Stadium die Begattung und sterben ab (Fig. 8); oder sie machen ebenfalls eine Metamorphose durch, bleiben aber dabei klein und von ganz absonderlicher Form. Man findet sie in der Nähe der Geschlechtsöffnung am Körper des Weibchens festgeklammert. Extreme Fälle parasitischer Degeneration sind die *Lernäiden*: *Lernaea branchialis* L., auf Dorsch und Flundern, *Lernaeocera esocina* Burm. auf dem Hecht (Fig. 372), und die *Lernöpodiden*: *Achtheres percarum* Nordm. (Fig. 7).

III. Unterordnung. *Branchiuren*, mit der kleinen Familie der *Arguliden* oder *Karpfenläuse* (Fig. 373), Krebse von etwa 1 cm Länge, die sich mit Hilfe von Saugnapfen und Krallen, welche aus umgewandelten Pedes maxillares hervorgegangen sind, an der Haut von *Cyprinoiden* und anderen Fischen festhalten und in dieselbe ihre stilettförmigen, in eine Saugröhre eingeschlossenen Mandibeln einbohren. Sie sind vermöge der vier Paare wohlentwickelter Ruderfüße vorzügliche Schwimmer. Der Körper hat die Gestalt eines herzförmig ausgeschnittenen Schildes, unter dem nur die letzten Thoraxsegmente und das Abdomen hervorschauen. In vieler Hinsicht erheben sich die *Arguliden* über den Bau der übrigen Copepoden und nähern sich den Branchiopoden, indem sie ein Paar zusammengesetzter Augen, einen Darm mit verästelten Leberschläuchen und ein im Bauchabschnitt gelegenes Herz besitzen. *Argulus foliaceus* L.

Fig. 373. *Argulus foliaceus* (aus Leunis-Ludwig). a Stachel, a¹ Antenne, pm¹, pm² erster und zweiter Pes maxillaris, b Mund, c Darm mit Leber, d Abdomen, p¹—p⁴ Spaltfüße des Thorax.

II. Ordnung. Branchiopoden, Kiemenfüßler.

Obwohl die *Branchiopoden* eine im höchsten Grade einheitliche Gruppe bilden, ist es doch nicht möglich, auch nur einen auf die Ordnung beschränkten, systematisch brauchbaren Charakter aufzindig zu machen, welcher unverändert durch die ganze Gruppe hindurch sich erhielte. Das auffälligste Merkmal ist die eigentümliche lamellöse Gestalt der Beine; dieselben verlieren aber ihre charakteristische Beschaffenheit und werden zu einreihigen oder Spaltfüßen, je mehr in der Gruppe ein zweites Merkmal, die mächtige Ruderantenne, an Bedeutung gewinnt. Sehr verbreitet sind paarige oder unpaare Hautduplikaturen, aber sie fehlen am Anfang der Reihe (*Branchiopodiden*) und können andererseits auch am Ende der Reihe fast ganz schwinden (*Leptodora*). Trotz alledem fügen sich die einzelnen Familien der Branchiopoden verwandtschaftlich zu einer so fest geschlossenen Ordnung aneinander, daß die systematische Zusammengehörigkeit auch der Endformen nicht zweifelhaft sein kann.

Der Branchiopodenfuß (Fig. 374) läßt sich aus dem Copepodenfuß durch zwei Umformungen leicht ableiten: erstens müssen wir uns vorstellen, daß sich an der Basis der Extremität ein Kiemensäckchen durch Ausstülpung entwickelt hat; zweitens müssen wir annehmen, daß Innen- und Außenast blattartig geworden sind. Die Zahl der Beine und demgemäß auch die Zahl der Thoraxsegmente schwankt außerordentlich zwischen 4–6 bei den *Daphniden* und 10–60 bei den *Estheriden* und *Apusiden*; ebenso inkonstant ist die stets geringe Zahl der extremitätenlosen Abdominalsegmente, dessen letztes gegabelt ist

Fig. 374. Branchiopodenfüße. I und II zweites und sechstes Bein von *Branchipus Grubei* (nach Gerstäcker). III viertes Bein von *Daphnia sima* (nach Claus). b Basis, a Außenast, i Innenast, k Kiemensäckchen.

oder in zwei lange geringelte Fäden ausläuft; dagegen haben alle Branchiopoden 4 (selten 5) Kopfsegmente, welche die 2 Paar Antennen, 1 Paar Mandibeln, 1 (selten 2) Paar Maxillen tragen. Wo Mantelfalten vorhanden sind, bilden sie nur selten ein unpaares Rückenschild über den in dorsoventraler Richtung abgeplatteten Körper (Fig. 377); gewöhnlich ist der Körper in querer Richtung zusammengepreßt und in einer linken und rechten Schalenklappe geborgen (Fig. 375).

Die innere Organisation ist wesentlich höher als die der Copepoden. Zum rudimentären unpaaren Naupliusauge gesellt sich das paarige zusammengesetzte Auge; der Darm ist mit zwei (manchmal verästelten) Leberblindschläuchen ausgerüstet, den „Leberhörnchen“; dorsal vom Darm liegt stets das Herz, bei den segmentreichen Formen ein langer Schlauch mit vielen seitlichen Spaltöffnungen, bei den gedrungenen *Cladoceren* dagegen ein Säckchen mit nur einem Paar Spalten. Sehr groß ist ferner die Schalendrüse.

Bei der Fortpflanzung unterscheidet man Sommer- und Wintereier. Die Sommer- oder Subitaneier bilden nur einen Richtungskörper und entwickeln sich parthenogenetisch; die Wintereier dagegen, welche stets beide Richtungskörper abschnüren, bedürfen der Befruchtung, wenn sie nicht zugrunde gehen sollen. Die parthenogenetischen Sommereier sind dünnchalig und werden meist in besonderen Bruträumen des Weibchens eingeschlossen; ihre Embryonen kriechen nach verhältnismäßig kurzer Zeit aus. Die Wintereier dagegen sind mit harten Schalen umgeben, werden abgesetzt und bedürfen langdauernder Ruhe; sie können eintrocknen und einfrieren, ohne die Keimfähigkeit zu verlieren, und können

noch nach Jahren, unter günstige Bedingungen gebracht, junge Tiere liefern. Für manche Arten ist es sogar erwiesen, daß Eintrocknen und Einfrieren zu den für die Entwicklung nötigen Vorbedingungen gehört. So erklärt sich, weshalb in Tümpeln oder Pfützen, die jahrelang unbelebt waren, plötzlich die großen *Apus* und *Branchipus* in überraschenden Mengen auftreten können. Die merkwürdige Fortpflanzungsweise der Branchiopoden wird verständlich, wenn wir bedenken, daß dieselben vorwiegend Süßwasserbewohner sind; die Wintereier schützen die Existenz der Art während der ungünstigen Zeiten der Dürre und des Frostes; die Sommereier haben den Zweck, die günstigen Bedingungen des Frühjahrs und des Sommers zu rascher Vermehrung und Ausbreitung der Art zu benutzen. Durch diese Regelung der Fortpflanzungsweise ist es dahin gekommen, daß bei allen *Branchiopoden* die Männchen spärlich und nur zu Zeiten auftreten; sie sind bei manchen Arten noch unbekannt. Die Bildung von Wintereiern und das Auftreten von Männchen ist übrigens keineswegs an den Beginn der kalten Jahreszeit gebunden, sondern erfolgt aus inneren Ursachen (veränderte Ernährung der Eizellen), deren Eintritt allerdings durch ungünstige äußere Existenzbedingungen befördert werden kann. „Wintereier“ (besser Dauereier) können daher auch im Sommer auftreten.

Fig. 375. *Daphnia pulex*. *go* Ganglion opticum, darüber Opticus und zusammengesetztes Auge, *g* oberes Schlundganglion mit Naupliusauge, *s* Schilendrüse, *h* Herz, *o* Ovar, *e* Eianlagen, *k* Keimstätte. Die Eianlagen lösen sich aus der Keimstätte *ab*, bilden bei *e* Gruppen von 4 Zellen; aus diesen entsteht 1 Ei (*o*) mit 3 abortiven Eiern; das wachsende Ei mit seinen 3 abortiven Eizellen (Dotterzellen) rückt (wiederum bei *e*) rückwärts, um in den Brutraum zu gelangen, *b* Brutraum mit Embryonen. 1 vordere, 2 hintere (Ruder-) Antenne, 3 Mandibel (Maxille ist rudimentär und nicht sichtbar), 5–9 die 5 Beinpaare: Darm mit Leberhörnchen durch Ringelung deutlich gemacht.

I. Unterordnung. Die *Phyllopoden*, *Blattfüßler*, sind segmentreiche, meist mehrere Zentimeter große Tiere mit langgestrecktem Herz und deutlichen Kiemenblatfüßen, welche zu einer halb schwimmenden, halb kriechenden Bewegung dienen, während die zweite Antenne nicht zur Fortbewegung

dient und daher rückgebildet sein kann (*Apus*). Die Tiere gewinnen ein ganz verschiedenes Aussehen je nach dem Vorhandensein und der Beschaffenheit der Mantelfalten. 1. Die *Branchiopoden* haben einen nackten Körper ohne jegliche Mantelduplikatur und gestielte Augen (Fig. 376), *Branchipus stagnalis* L., 1—2 cm groß, in Bächen und Tümpeln, *Artemia salina* L. in Salzlaken. — 2. Die *Apusiden* (Fig. 377) haben eine breite Rückenfalte, welche den dorso-ventral abgeplatteten Körper zum größten Teil von oben zudeckt; *Apus cancriformis* J. C. Schöff., der größte Phyllopode des Süßwassers, 3 cm lang (ohne die Schwanzfäden). — 3. Die *Estheriden* besitzen eine rechte und eine linke Schale, welche den in querer Richtung zusammengepreßten Körper samt Kopf umhüllen. *Limnadia Hermannii* Brongn.

II. Unterordnung. *Cladoceren*. Wie bei den *Estheriden*, ist auch der Körper der sehr viel kleineren und segmentärmeren *Cladoceren* in eine Art Muschelschale eingeschlossen (Fig. 375). Die betreffende, vom Kopf entspringende, denselben aber nicht umschließende Mantelfalte ist bei vielen *Cladoceren* sehr klein und reicht wie eine Kapuze nur über die ersten Segmente, so daß man kaum von Schale reden kann; bei anderen ist sie nach rückwärts über den ganzen Körper ausgedehnt und durch eine scharfe,

Fig. 376.

Fig. 376. *Branchipus stagnalis* (nach Leunis-Ludwig). a^1 erste, a^2 zweite Antenne, o Facettenauge, d Darm, c Herz.

Fig. 377.

Fig. 377. *Apus cancriformis* (nach Leunis-Ludwig); der größte Teil der Segmente von einer unpaaren Rückenfalte zugedeckt.

in einen Stachel auslaufende Knickung in der medianen Rückenlinie in eine linke und rechte Schalenklappe abgeteilt, welche vom Kopf durch eine Kerbe abgegrenzt wird; neben dieser Kerbe erheben sich die starken Ruderantennen, welche mit ihrem reichbehaarten Außen- und Innenast das Schwimmen besorgen; unter der schnabelförmigen Spitze des Kopfes findet man die kleinen ersten Antennen, die als Träger von Riechborsten — beim Männchen auch eines oder mehrerer zum Festhalten des Weibchens bestimmter Haken — dienen. Ein im Nacken vorhandener Drüsenapparat dient vielen Arten als Haftorgan. Auf die Anwesenheit der Schale sind wohl die meisten übrigen Merkmale der Cladoceren zurückzuführen: die gedrungene Beschaffenheit des segmentarmen Körpers, womit wiederum die Säckchenform des lebhaft pulsierenden Herzens zusammenhängt, die unpaare Beschaffenheit des Facettenauges, welches aus Verschmelzung einer linken und rechten An-

lage entsteht und demgemäß dauernd von einem linken und rechten Opticus versorgt wird.

In den weiblichen Geschlechtsorganen liegen die jungen Eier in Gruppen von 4 zusammen (Fig. 375). Aus jeder solchen Gruppe oder einem Eifach entwickelt sich nur ein Ei weiter, die anderen gehen zugrunde und dienen jenem zur Nahrung. Noch größere und dotterreichere Eier entstehen, wenn mehrere (2—12) Fächer zu einem Ei verschmelzen. Die nur aus einem Eifach entstehenden Eier sind die relativ dotterarmen Sommereier; die Eier, zu deren Aufbau mehrere Eifächer verbraucht werden, sind die viel größeren Wintereier. Bei allen Cladoceren dient der Raum zwischen Rücken des Tieres und Schale als Brutraum. Indem derselbe durch Anpressen eines Vorsprunges nahe dem hinteren Ende des Körpers gegen das Schalengewölbe fest geschlossen wird, ist sogar eine Ernährung der Brut durch Eiweißausscheidung der Mutter ermöglicht. Auch die größeren Wintereier verweilen, 1—2 an der Zahl, bei vielen Arten, wenn auch nur kurze Zeit, im Schalenraum, um außer der eigenen festen Schale oft noch mit einer weiteren Hülle, dem Ephippium, versehen zu werden. Letzteres wird durch eine Häutung der beiden Schalenklappen erzeugt, welche zuvor auf ihrer Außenseite durch zwei derbe Chitinplatten verstärkt worden sind. Diese sind im abgeworfenen Ephippium wie zwei Uhrgläschen gegeneinandergepreßt; der von ihnen umschlossene Raum wird zum größten Teil vom Ei erfüllt, im übrigen von zelligen Räumen mit chitinösen Wandungen, die sich mit Luft füllen und eine Art Schwimmgürtel bilden. Eintrockneter Schlamm, in welchem Ephippien enthalten sind, ist geeignet, um Cladocerenkulturen anzusetzen. Durch den Schwimmgürtel getragen, gelangen die Eier an die Wasseroberfläche und finden so die günstigsten Entwicklungsbedingungen.

Cladoceren mit gut entwickelter Schale sind die *Daphniden*: *Daphnia pulex* de Geer (Fig. 375). Bei den *Polyphemiden* dagegen ist die Schale rudimentär und nur als Brutraum von Bedeutung. *Bythotrephes longimanus* Leid., *Leptodora hyalina* Lillj., ein lichtscheuer, nur nachts in großen Schwärmen an der Oberfläche erscheinender Süßwasserbewohner.

III. Ordnung. Ostracoden, Muschelkrebse.

Die *Ostracoden* (Fig. 378) haben mit den *Estheriden* und *Cladoceren* das Gemeinsame, daß ihr Körper von einer linken und rechten Schale umschlossen ist; dieselbe ist in ganz überraschender Weise muschelähnlich; geschlossen, bedeckt sie nicht nur den Rumpf, sondern auch den Kopf mit den Antennen; beim Schwimmen treten am deutlichsten die letzteren zwischen den Schalenrändern hervor. Der Schalen-schluß wird durch querverlaufende Adductoren vermittelt, denen ein dorsales, elastisches Ligament entgegenwirkt. Genügen die Schalenmerkmale schon zur Unterscheidung der *Ostracoden* von *Estheriden* und *Daphniden*, so wird dieselbe noch weiterhin durch die Extremitäten begründet. Die vorderen, einästigen und hinteren, häufig zweiästigen Antennen dienen beide zum Schwimmen oder Kriechen und sind nach abwärts gebogene, reich gegliederte und reich mit Borsten versehene Fäden. Die nun folgenden Extremitäten (Mandibel, Maxille und drei Beine) haben fast jede ihre besondere Struktur und sind auch von Gattung zu Gattung sehr verschieden gestaltet; variabel ist auch der innere Bau der Tiere.

Cypridiniden, die ersten 2 Beinpaare maxillenartig, das letzte zum Putzfuß entwickelt, Herz vorhanden. *Cypridina mediterranea* Costa. *Cypriden*, erstes Beinpaar maxillenartig, Herz fehlt. *Cypris fuscata* Jur.

IV. Ordnung. Cirripeden, Rankenfüßler.

Von allen Crustaceen weichen die *Cirripeden* dadurch ab, daß sie die freie Ortsbewegung aufgegeben haben und nach Art der Brachiopoden festgewachsen sind. Zur Ansiedelung benutzen die Tiere mit Vorliebe Felsen, Holzpfähle und Tange im Bereiche der Ebbe- und Flutbewegung oder auch, wenn sich die Gelegenheit dazu bietet, die Körper anderer Tiere, die Gehäuse von Schnecken und Muscheln oder

Fig. 378.

Fig. 379.

Fig. 380.

Fig. 381.

Fig. 378. Junge *Cypris* (aus Balfour nach Claus). 1 erste, 2 zweite Antenne, 3 Mandibel, 4 Maxille, 5—7 Beine (zum Teil auch maxillenartig), s die zweiklappige Schale, d Schalendrüse, l Leber, f Furca.

Fig. 379. Bau einer Lepadide, rechte Schale und Körperhaut entfernt, s Scutum, t Tergum, c Carina, m Muskel zum Schließen der Schale, r Rankenfüße, p Penis, l Leberanhänge des Darms, o Ovar, o' Oviduct, h Hoden, h' Vas deferens, d Zementdrüse mündet an der Basis der I. Antenne (nach Claus).

Fig. 380. Männchen von *Alcipe lampas*. an Antenne, l Mantellappen, m, m Muskeln, oc Ocellus, p Penis, t Hoden, vs Samenblase.

Fig. 381. Gehäuse von *Balanus Hameri* (aus Lang nach Darwin) in seitlicher Ansicht, gebildet von Rostrum, Lateralia und Carina, der Deckel besteht aus Scuta (s) und Terga (t).

die Panzer von Krebsen; wenige Arten sind sogar an ein ganz bestimmtes Tier als Aufenthaltsort gebunden, wie die auf Walfischen lebenden *Coronulen* und *Tubicinellen*, ein Raumparasitismus, der sich bei *Anelasma squalicola* und den *Rhizocephalen* zu einem ganz ausgeprägten Parasitismus steigert, indem das Wohntier zugleich zum Zweck der Ernährung ausgesaugt wird.

Die Anheftung erfolgt mit dem Rücken ganz in der Nähe des vorderen Kopfendes; die vorderen Antennen bedingen die erste Befestigung, die eine dauernde wird, indem eine an ihrer Basis mündende Zementdrüse einen rasch erhärtenden Kitt liefert. Die bei den *Balaniden* (Fig. 381) zu einer Platte verbreiterte Anheftungsstelle ist bei den *Lepadiden* (Fig. 113, 379) zu einem langen Stiel ausgezogen.

Die festsitzende Lebensweise ist das Punctum saliens, von dem aus alle übrigen Eigentümlichkeiten der Cirripeden erklärt werden müssen. Da festsitzende Tiere ein viel höheres Schutzbedürfnis haben als Tiere, welche sich den Feinden durch die Flucht entziehen können, finden wir nicht nur wie bei den *Ostracoden* linke oder rechte den Körper allseitig umhüllende Schalen, sondern in der Regel in diesen noch besonders erhärtete Kalkplatten, die man Scuta und Terga nennt (Fig. 114, 381, s, t), erstere dem Kopf, diese dem hinteren Ende benachbart. Dazu kommen noch weitere Teile, die der dorsalen Nahtlinie der Ostracodenschale entsprechen. Bei den gestielten *Lepadiden* findet sich ein unpaares, kahntartiges Stück, die Carina (c), selten noch weitere Stücke, unter ihnen das vor dem Stiel gelegene, ebenfalls unpaare Rostrum. Bei den ungestielten *Balaniden* sind Rostrum und Carina nicht nur kräftiger geworden, sondern es sind auch im Zwischenraum zwischen ihnen paarige Stücke, die Lateralia, eingeschaltet. Lateralia, Rostrum und Carina erheben sich wie Zinnen einer Mauerkrone von einer gemeinsamen Kalkbasis, und bilden eine Kapsel, deren oberer Zugang durch einen zweiklappigen Deckel, die Scuta und Terga der linken und rechten Seite, vollkommen geschlossen werden kann. Werden die beiden Klappen des Deckels geöffnet, so klappt zwischen ihnen ein weiter Spalt, durch den man an den Körper des Tieres gelangt.

Der Körper der *Lepadiden* und *Balaniden* hat im wesentlichen denselben Bau; ventralwärts stark zusammengekrümmt, so daß die Mundöffnung der Afteröffnung genähert ist, trägt er meist 6 Paar Rankenfüße (Fig. 379), die bei geöffneter Schale sich weit auseinander breiten und, indem sie zeitweilig zusammenschlagen, einen lebhaften, Nahrung zur Mundöffnung leitenden Strudel unterhalten. Die Rankenfüße sind Spaltfüße mit geringeltem und dichtbehaartem Innen- und Außenast; zwischen ihnen verlängert sich das Abdomen in einen langen Penis. Von anderweitigen Extremitäten sind die vorderen Antennen, die Mandibeln und 2 Paar Maxillen zu nennen.

In der inneren Anatomie fällt vor allem auf, daß mit wenigen Ausnahmen die Cirripeden im Gegensatz zu den meisten Crustaceen und auch den meisten übrigen Arthropoden hermaphrodit sind, was wohl damit im Zusammenhang steht, daß die sitzende Lebensweise zuweilen Selbstbefruchtung nötig macht. Die Hoden liegen im Körper selbst, die Ovarien bei den *Lepadiden* im Stiel, bei den *Balaniden* in der Basalplatte. Trotz des Hermaphroditismus finden sich Einrichtungen, um eine Selbstbefruchtung möglichst zu vermeiden; der lange Penis und das gehäufte Zusammenleben der Tiere. Ferner finden sich für den Fall, daß gekreuzte Befruchtung irgendwie verhindert ist, bei manchen hermaphroditen Arten die allen gonochoristischen Cirripeden zukommenden Zwergmännchen (Fig. 380). In der Gattung *Scalpellum* sind alle sich hieraus ergebenden Möglichkeiten tatsächlich durchgeführt; es gibt rein hermaphrodite Arten, hermaphrodite Arten mit Hilfsmännchen, endlich gonochoristische Arten. Die Männchen sind sehr kleine Tiere mit äußerst vereinfachter Organisation,

welche in der Mantelhöhle der Weibchen nahe der Geschlechtsöffnung leben. Der ungliederte Körper ist mit den Antennen fest verankert und in einen Sack, die weichhäutig gewordene Schale, eingeschlossen, an welcher noch Reste von Schalenplatten erhalten sein können. Aus der Öffnung des Schalensacks tritt der lange Penis hervor. Da die äußere Erscheinung der Cirripeden mehr an die Muscheln erinnert, ist es begreiflich, daß früher selbst wissenschaftliche Männer die Tiere tatsächlich für *Mollusken* hielten. Klarheit verschaffte auch hier wieder die Entwicklungsgeschichte (Fig. 382); diese lehrte, daß aus den Eiern ein großer Nauplius hervorkommt, welcher sich nach einiger Zeit in ein Tier mit zweiklappiger Schale verwandelt, das an Ostracoden erinnernde Cyprisstadium. Die mit 2 Facettenaugen ausgestattete Cyprislarve setzt sich fest, verliert die Facettenaugen und behält nur das Naupliusauge.

¹ *♂*. I. Unterordnung. *Lepadiden*. Cirripeden mit Stiel; Schale hauptsächlich von Scuta, Terga und Carina gebildet, zu denen bei den Gattungen

Fig. 382.

Fig. 383.

Fig. 382. Nauplius- und Cyprisstadium von *Sacculina carcini*. 1 erste Antenne, 2 zweite Antenne, 3 Mandibel, oc Naupliusauge, ov Ovarialanlage, m Muskeln, f Rankenfüße (Fig. 382 und 383 nach Delage).

Fig. 383. *Sacculina carcini*, befestigt an *Corcinus maenas*, dessen Abdomen zurückgeschlagen ist. m Schalenöffnung, s Stiel, r Wurzelgeflecht, welches die Eingeweide des Wirts umspinn, die Kiemenregion freilassend; a Antenne, o Auge, d After der Krabbe.

Pollicipes und *Scalpellum* noch ein Rostrum und kleine Lateralien kommen können. *Lepas anatifera* L., Entenmuschel. Der deutsche Name nimmt Bezug auf eine Sage des Mittelalters. Da die Tiere sich hauptsächlich an Pfählen oder an Pflanzen festsetzen, hielt man sie für Auswüchse oder Früchte derselben; da ferner die Schale wegen der fiedrigen Extremitäten ihrer Einwohner mit einem Ei, in dem ein Vogelembryo liegt, einige Ähnlichkeit hat, deutete man die vermeintlichen Pflanzenfrüchte für die Eier der Bernikelgans, *Anser torquatus*, und zog die vorübergehend für die Fastenvorschriften wichtige Konsequenz, daß die Bernikelgänse keine Tiere seien, da sie aus Eiern stammen, die als Früchte an Bäumen reifen. *Anelasma squalicola* Lov., ist ein weichhäutiger Cirriped, der auf Haien schmarotzt und zu den *Rhizocephalen* überleitet.

II. Unterordnung. *Balaniden*. Cirripeden ohne Stiel, Skelett eine Kapsel, aus Rostrum, Carina und Lateralia gebildet, über deren Öffnung sich Scuta und Terga als Deckel legen. *Balanus tintinnabulum* L., in zahlreichen Varietäten in allen Meeren vertreten. *Coronula balaenaris* L. siedelt sich auf der den Parasiten umwachsenden Walfischhaut an.

III. Unterordnung. *Rhizocephaliden*. Die Rhizocephalen — *Sacculina carcini* Thomps. auf *Taschenkrebsen*, *Peltogaster paguri* Rathke auf *Einsiedlerkrebsen* — (Fig. 383) weichen so sehr von allen Cirripeden ab, daß sie eine gesonderte Besprechung verlangen; sie sitzen auf der Bauchseite von Krabben und Einsiedlerkrebsen fest und dringen an der Grenze von Abdomen und Cephalothorax in letzteren mit ihrem Stiel ein; mit reichlichen, an Wurzeln erinnernden Verästelungen des Stiels durchsetzen sie die Organe, besonders die Leber des Wirts, welche sie aussaugen. Da alle Ernährung durch den Stiel vermittelt wird, fehlt der Darm vollständig; der Körper, ein querovaler Sack ohne Gliederung und ohne Extremitäten, ist im wesentlichen von den voluminösen Geschlechtsorganen erfüllt und wird von einem weichhäutigen Mantel umschlossen, welcher das Äquivalent der Cirripedienschale ist; aus der Schalenpalte ist eine kleine Öffnung geworden, die man leicht irrthümlich für den Mund halten kann. In der Mantelhöhle liegen, in Gallertplatten verpackt, die Eier. Da keines der für die Arthropoden charakteristischen Merkmale sich erhält, kann die systematische Stellung der *Rhizocephalen* nur durch die Entwicklungsgeschichte ermittelt werden. Die aus der Mantelöffnung ausschließenden Larven sind Nauplien, durchlaufen das Cyprisstadium und dringen unter Verlust des Hinterkörpers und der Extremitäten in das Innere ihres Wirts; erst später kommen sie mit dem Eingeweidesack wieder auf der Oberfläche zum Vorschein (Fig. 582, 383).

Von den typischen *Cirripeden* weichen erheblich kleine, im Mantel und den Schalen von Cirripeden und Muscheln parasitierende Formen ab, welche man in den weiteren Unterordnungen der *Abdominalia* (*Alciippe lampas* Hanc.) und *Apodes* (*Protopleps bivineta* Darw.) zusammenfaßt.

V. Ordnung. Trilobiten oder Paläaden.

Den recenten *Entomostraken* reihen wir die ausgestorbenen *Trilobiten* oder *Paläaden* an, im Stamm der *Arthropoden* bei weitem die wichtigsten Fossilien; sie beginnen im Cambrium, treten in enormen Mengen von Individuen, Arten und Gattungen im Silur auf und sterben allmählich im Devon und Carbon aus; nur eine Art findet sich noch im Perm. Der Körper (Fig. 384) besteht aus dem Kopf und dem häufig mit Seitenstacheln besetzten Rumpf. Letzterer ist deutlich in Segmente gegliedert, deren Zahl bei jungen Tieren sehr gering ist, im Laufe des Wachstums aber eine Vermehrung (bei einzelnen Arten auf 10—29) erfährt. Das letzte, durch besondere Gestalt ausgezeichnete Segment heißt Pygidium. Links und rechts von der Mittellinie verlaufen zwei Längsfurchen und teilen ein Mittelstück von zwei Seitenstücken ab, sowohl am Kopf (Glabella und 2 Genae), als auch am Rumpf (Rhachis und 2 Pleurae). Auf den Genae liegen gewöhnlich zwei vorzüglich erhaltene Facettenaugen, welche offenbar bei jungen Tieren oft noch auf der unteren Körperseite angebracht waren und erst im Laufe des Wachstums nach aufwärts rückten. Obwohl man Hunderte von Arten in zahlreichen, auf der Rückenseite vortrefflich erhaltenen Versteinerungen kennt, war man doch lange über die Beschaffenheit der Bauchseite und der Extremitäten im unklaren. Diese

Teile müssen sehr zart gewesen sein, womit es übereinstimmt, daß man manche *Trilobiten* wie Igel eingekugelt findet. Erst in den letzten Jahren wurden Exemplare von *Triarthrus Becki* im Ober-Silur (Utica-Schiefer von Nordamerika) gefunden, an denen auch die Extremitäten ziemlich gut erhalten sind (Fig. 385). Dieselben sind stark behaarte Spaltfüße an sämtlichen Rumpfsegmenten. Am Kopf sitzen 5 Extremitäten;

Fig. 384.

Fig. 384. *Paradoxides bohemicus* (aus Zittel).

Fig. 385. *Triarthrus Becki* Green, von der Bauchseite aus gesehen, restauriert und schematisiert (nach Beecher). Am Kopf 1 Paar geringelte Antennen und 4 Paar zum Kauen dienende Spaltfüße, von denen der erste der II. Antenne, der zweite der Mandibel, der dritte und vierte den beiden Maxillen entsprechen. Rumpf mit Spaltfüßen versehen.

Fig. 385.

die 4 hinteren sind ebenfalls Spaltfüße, doch sind ihre basalen, im Umkreis des Mundes gelegenen Stücke zu Kauladen umgewandelt; sie entsprechen den zweiten Antennen, den Mandibeln und den 2 Paar Maxillen. Nur die erste Antenne ist, wie bei allen *Crustaceen*, einreihig und besteht aus Schaftglied und Geißelanhang. Dem Gesagten zufolge sind die *Trilobiten* ungewein primitive Formen, primitiver als irgendwelche lebenden Arten; sie stehen zwischen *Copepoden* und *Branchiopoden*. Mit ersteren teilen sie die Beschaffenheit der Extremitäten, besonders der Mundgliedmaßen, mit letzteren

die Gestalt und Gliederungsweise des Körpers (variable Segmentzahl), sowie die Beschaffenheit der Augen. *Paradoxides bohemicus* Barr. (Fig. 384); *Triarthrus Becki* Green (Fig. 385).

II. Unterklasse.

Malacostraken.

Wie wir gesehen haben, stimmen alle *Malacostraken* darin überein, daß sie als ausgebildete Tiere (mit Ausnahme der *Assehn*) anstatt der Schalendrüse, welche häufig bei der Larve noch erhalten ist, die Antennendrüse besitzen, daß die Geschlechtsorgane beim Weibchen am 11. Segment, beim Männchen am 13. Segment münden, daß vor allem die Gesamtzahl der Segmente normalerweise 20 beträgt, von denen 7 dem Abdomen angehören. Innerhalb der Gruppe unterscheidet man hauptsächlich 2 Legionen, die *Arthrostraken* oder *Edriophthalmen* (Fig. 386) und die *Thoracostraken* oder *Podophthalmen*. Dazu fügen viele Zoologen als eine dritte, wenige Arten enthaltende Gruppe die *Leptostraken*.

Die beiden Hauptgruppen charakterisiert man am besten, wenn man sie einander gegenüberstellt und sich dabei von der gebräuchlichen Doppelbenennung leiten läßt.

Die Namen *Arthrostraken* und *Thoracostraken* beziehen sich auf die Anordnung der 13 ersten Segmente. Bei den *Thoracostraken* (Fig. 387) ist ein Cephalothorax vorhanden, indem entweder sämtliche Brustsegmente oder doch der größere Teil derselben mit dem Kopf zu einem unbeweglichen, fest gepanzerten Stück verbunden sind. Bei den *Arthrostraken* dagegen (Fig. 386) sind 7 Thoraxsegmente selbständig geblieben und verleihen dem Körper ein auffallend deutlich geringeltes Aussehen, während die 6 ersten Segmente des Körpers zu dem kleinen Kopfabschnitt verschmolzen sind.

Die mit der Bildung des Cephalothorax im Zusammenhang stehende geringere Beweglichkeit des vorderen Körperabschnittes hat vielleicht zu dem zweiten systematisch wichtigen Merkmal geführt; bei den *Thoracostraken* werden die beiden zusammengesetzten Augen von langen Stielen getragen, welche wie Extremitäten in einem

Fig. 386. *Amphithoe* (aus Gerstäcker). a^1 , erste, a^2 zweite Antenne, VII—XIII die 7 freien Thoraxsegmente, 1—7 die Abdominalsegmente, *au* Auge.

Gelenk beweglich mit dem Kopf verbunden sind und daher früher allgemein und auch neuerdings wieder von vielen Zoologen für präantennale Extremitäten gehalten werden. Der gestielten Augen wegen heißen die Thoracostraken *Podophthalmen*, während man die Arthrostraken *Edriophthalmen* nennt, weil ihre zusammengesetzten Augen in gleichem Niveau mit der Umgebung liegen. Auch die beiden Antennen der Podophthalmen haben ihre Besonderheiten, indem sie oft 1—3 geringelte Anhänge (Geißeln) tragen, die zweite Antenne oft noch eine Schuppe.

Der Gegensatz zwischen *Thoracostraken* und *Arthrostraken* verliert an Schärfe durch die Existenz der *Cumaceen*, welche den Anfang zur Bildung des Cephalothorax, aber keine gestielten Augen besitzen. Es sind nächtliche, im Sande lebende Tiere (*Diastylis stygia* Sars). — Noch wichtiger für die phylogenetische Beurteilung der Crustaceen sind die *Nebalien* (*Nebalia Geoffroyi* M. E.), welche auf der Grenze der *Entomostraken* und *Malacostraken* stehen und in der Neuzeit als *Leptostraken* zu einer den *Thoracostraken* und *Arthrostraken* gleichwertigen Abteilung erhoben werden. Die Gesamtzahl (13) der Segmente des mit einem Rostrum versehenen Kopfes (5) und des Thorax (8), desgleichen die Ausmündungsstelle der

Geschlechtsorgane weisen auf eine nähere Verwandtschaft mit den Malacostraken hin; dagegen erinnern die lamellosen Brustfüße an die Branchiopoden. Von den 8 Abdominalsegmenten tragen nur die 4 ersten Spaltfüße. Beim Studium der inneren Anatomie fällt die gleichzeitige Anwesenheit der Antennendrüse und der allerdings rudimentären Schalendrüse auf, ferner der Bau des langgestreckten Herzens, welches sich durch Thorax und Abdomen hinzieht und so einen indifferenten Ausgangspunkt bildet für die so verschiedenartige Lage des Herzens bei *Amphipoden* und *Isopoden*. Eine zweiklappige Rückenfalte deckt den Thorax und den Anfang des Abdomens. — Eine sehr merkwürdige Form ist endlich auch der in einem Teich Tasmaniens (4000' hoch) entdeckte *Anaspides Tasmaniae* Thomps., *arthrostraken*-ähnlich insofern alle Thoracalsegmente vom

Fig. 387. *Mysis relicta* (aus Gerstäcker). α erste, β zweite Antenne, *au* Auge, *o* Hörbläschen, *a* Außenast, *i* Innenast der Schwimmfüße, 1—XIII die 13 Segmente des Cephalothorax, 1—7 die 7 Abdominalsegmente.

Kopf völlig getrennt bleiben, *schizopoden*-ähnlich im Bau des Schwanzfächers, der gestielten Augen, der spaltfüßigen Thoracalbeine, in der Verteilung der Segmente ($5+8+7$), in der Lage der männlichen und weiblichen Geschlechtsöffnungen am 13. und 11. Segment, aber abweichend von den meisten *Malacostraken* durch die rudimentäre Beschaffenheit der Innenäste an den Pleopoden. Thoracale Kiemenlamellen erinnern an die *Amphipoden*, die antennalen Hörbläschen an die *Decapoden*. *Anaspides* wird mit einigen ebenfalls in Tasmanien lebenden Formen (*Paranaspides*, *Koonunga*) und einigen primitiven Crustaceen der Steinkohlenperiode zur Gruppe der *Syncariden* vereint.

I. Legion.

Edriophthalmen oder Arthrostraken.

Trotzdem der Kopfabschnitt der *Edriophthalmen* aus 6 Segmenten besteht, ist er ein auffallend kurzes Stück, welches 1 Paar sitzende, zusammengesetzte (durch Teilung ab und zu in 2 oder 3 Paar zerlegte) Augen und 6 Paar Extremitäten trägt, nämlich: 2 Paar fadenförmige Antennen, 1 Paar Mandibeln, 2 Paar Maxillen und 1 Paar Pedes maxillares. Die Kieferfüße bilden, indem sie in der Mittellinie dicht zusammengерückt sind, den Abschluß des Kopfes. Die auf den Kopf folgenden, scharf gegeneinander gesonderten 7 Thoraxsegmente sind mit Gangbeinen ausgerüstet, welche mit kräftigen Klauen oder Scheren enden. Ein Schwimmfußast wird an ihnen in der Regel nicht mehr

angelegt. Dagegen sind die 6 Paar *Pedes spurii* des Abdomens Spaltfüße. Stets extremitätenlos ist am ganzen Körper nur das letzte Abdominalsegment, welches bei den *Isopoden* mit dem vorhergehenden verschmilzt, bei den *Amphipoden* nicht allgemein als ein Segment anerkannt, sondern vielfach nur als ein Anhang des VI. Segments (Afterklappe) angesehen wird.

Was die innere Anatomie anlangt (Fig. 388), so ist das Nervensystem interessant, weil es in auffallend klarer Weise den Bau eines Strickleiternnervensystems veranschaulicht (Fig. 74). Der Darm ist ein geradegestrecktes Rohr mit einer als Kaumagen dienenden Anschwellung

Fig. 388. Männchen von *Orchestia cavimana* (nach Nebeski). *c* Herz mit Ostien, *ao* vordere, *aop* hintere Aorta, *o* rudimentäres Ovar, *h* Hoden, *vd* Vas deferens, *d* Darm, *m* Malpighisches Gefäß, *l* Leberschläuche, *g* Hirnganglion mit Auge, *n* Bauchmark, *k* Kiemen, *a¹* erste, *a²* zweite Antenne, *m* Mandibel, *kf* Kieferfuß, *I*—*VII* Beine des Thorax, *1*—*8* vordere, *4*—*6* hintere Abdominalfüße.

am Ende des Ösophagus. In den Darm münden zweierlei Drüsen, einige Leberschläuche dicht hinter dem Kaumagen, in den Endabschnitt 2 exkretorische Kanäle, die man, wie bei den Insekten, Vasa Malpighii nennt. Atmungs- und Zirkulationsorgane sind verschieden und ermöglichen 2 Ordnungen einander gegenüberzustellen, die schon nach ihrer Körpergestalt leicht zu unterscheidenden *Amphipoden* und *Isopoden*.

I. Ordnung. Amphipoden, Flohkrebse.

Die Amphipoden sind ausschließlich Wasserbewohner, die im Süßwasser vor allem durch den in Bächen an Wasserpflanzen und unter Steinen lebenden *Gammarus pulex*, im Meer durch die *Phronimen*, *Caprellen* etc. vertreten werden (Fig. 386, 388). Ihre Bewegungen sind lebhaft hüpfend, wobei ihnen die Gestalt des Körpers zugute kommt, welcher von links nach rechts etwas zusammengedrückt und über den Rücken stark gewölbt ist. Beim Schwimmen wird das Abdomen abwechselnd gegen die Brust eingeschlagen und kräftig gestreckt.

Die basalen Enden der Thoracalfüße sind oft zu schützenden ansehnlichen Platten verbreitert; einige von ihnen tragen nach innen zart-häutige Kiemenplatten oder Kiemensäcke (Fig. 389 *br*), ein Lieblingssitz vieler Infusorien und Rotatorien, da sie beständig von frischem Wasser umspült werden. Beim Weibchen treten hierzu noch weiter die Brut-

platten (*brl*), feste Chitinlamellen, die von links und rechts unter dem Bauch zusammenneigen und vermöge ihrer Krümmung einen Raum zur Aufnahme der Eier und der jungen ausschlüpfenden Brut erzeugen. Zur Erneuerung des Atemwassers dienen die drei ersten Abdominalfüße, welche, lebhaft rudern, einen ständigen Wasserstrudel nach den Kiemen unterhalten; sie sind Spaltfüße mit schlanker Basis, schlankem Innen- und Außenast. Die 3 hinteren Abdominalextremitäten sind zwar ebenfalls Spaltfüße, aber von gedrungenem Bau; sie sind kräftige Springstangen, mit denen die Tiere sich aufstützen und durch das Wasser schnellen. Die Lage der Kiemen am Thorax ist Ursache, daß sich von dem langen Herzschlauch primitiver Crustaceen nur der vordere thoracale Teil mit meist 3 Ostienpaaren erhalten, der abdominale Abschnitt dagegen sich rückgebildet hat.

Fig. 389. Schematischer Querschnitt durch den Thorax eines Amphipoden, *Corophium longicorne* (aus Lang nach Delage). *d* Darm, *h* Herz, *bm* Bauchmark, *l* Leber, *br* Kieme, *brl* Brutlamelle, *ov* Eier im Brutraum, *bf* Brustfüße.

Die 3 Unterordnungen zeigen eine fortschreitende Tendenz zu parasitischer Lebensweise. I. Die *Crevettinen* sind vollkommen freilebende, schlaue, geschickte Schwimmer, mit kleinem Kopf. *Cheluriden*, marine, holznagende Formen: *Chelura terebrans* Phil., den Pfahlbauten gefährlich. *Gammariden*, vorwiegend Süßwasserformen: *Gammarus pulex* L. in Bächen, *Niphargus puteanus* Koch, blind, in tiefen Brunnen und Seen. II. Die *Hyperinen* haken sich mit ihren kräftigen Klammerbeinen an pelagische Tiere, welche sie ausfressen, fest; sie haben einen auffallend großen Kopf mit riesigen Augen. *Phronimiden*: *Phronima sedentaria* Fork. nistet sich mit dem Vorderkörper in dem ausgefressenen und zu einem

Tönnchen abgerundeten Zellulosemantel von *Salpen* und *Pyrosomen* ein, während das hervortretende Abdomen zum Rudern und Steuern dient. III. Bei den parasitischen *Lämodipoden* verwächst das erste Thoracalsegment mit dem Kopf, während andere die Extremitäten verlieren. Auf Hydroidpolyphen schmarotzen die langgestreckten *Caprelliden*: *Caprella linearis* L., auf Walfischen die gedrungenen *Cyamiden*: *Cyamus ceti* L.

II. Ordnung. Isopoden, Asseln.

Die *Asseln* oder *Isopoden* unterscheiden sich von den *Amphipoden* in erster Linie dadurch, daß ihr Körper dorso-ventral abgeplattet ist; sie sind breit und flach, bewegen sich demgemäß auf dem Boden nur langsam kriechend oder im freien Wasser gleichmäßig rudern. Die Beine sind Schreitbeine und wie bei den *Amphipoden* im weiblichen Geschlecht mit Brutplatten ausgerüstet (Fig. 390), dagegen fehlen an ihnen die Kiemenanhänge, da zur Atmung ein Teil der Afterfüße des Abdomens dient. Am Abdomen, dessen Segmente nur in Sechszahl vorhanden sind und eine große Neigung zur Verschmelzung zeigen, ist die letzte Extremität verschieden gestaltet; bei schreitenden Asseln (Fig. 390) ist sie ein griffelförmiger Spaltfuß, bei schwimmenden Asseln dagegen sind Innen- und Außenast zu

Ruderplatten geworden (Fig. 391), welche gemeinsam mit dem letzten Abdominalsegment einen breiten Fächer abgeben. Die vorderen Beinpaare endlich sind in den Dienst der Respiration getreten, indem Innen- und Außenäste zu breiten Platten umgewandelt wurden. Gewöhnlich sind nur die Innenäste dünnwandige Kiemen, die Außenäste und die ganzen ersten Pleopoden derbwandige Kiemendeckel. — Infolge der abdominalen Lage der Kiemen ist das oft nur mit zwei Paar Ostien ausgerüstete Herz ebenfalls im Abdomen untergebracht. — Die Antennendrüse ist rudimentär, die Schalendrüse gut entwickelt.

Fig. 390.

Fig. 391.

Fig. 390. *Asellus aquaticus* (aus Leunis-Ludwig). a^1 erste, a^2 zweite Antenne, md Mandibel, p^1 — p^7 Beine des Thorax, pa^1 — pa^6 Pedes spurii des Abdomens, zum Teil zu Kiemen (k) modifiziert, br Brutraum, I—VI die 6 verschmolzenen Kopfsegmente, VII—XIII die 7 Thoraxsegmente, XIV—XX die zum Teil verschmolzenen Abdominalsegmente.

Fig. 391. *Cymothoea emarginata*, vom Rücken gesehen (nach Gerstäcker). p^6 die letzten Pedes spurii, welche Schwimmplatten darstellen.

Die Kiemenlamellen der Abdominalfüße dienen auch bei den landbewohnenden Asseln zur Respiration von feuchter Luft. Bei *Porcellio* und *Armadillio* finden sich dagegen besondere Einrichtungen zur Luftatmung, indem sich in den vorderen Kiemendeckeln ein System reich verästelter Luftröhren entwickelt, welche, wenn auch nicht anatomisch, so doch physiologisch den Tracheen der Insekten vergleichbar sind. Bei den Asseln ist die Neigung zu parasitischer Lebensweise noch größer als bei den Amphipoden: viele schwimmende Formen ernähren sich, indem sie sich mit ihren zu Stechorganen umgewandelten Mundwerkzeugen in der Haut von Fischen einbohren, wobei sie sich mit den scharfen Krallen ihrer Beine festhalten. Bei nicht wenigen Arten kommt es zu einem typischen Parasitismus. Die *Bopyriden* wohnen in der Kiemenhöhle von Garneelen, die sie ausdehnen, und erhalten, den Raumverhältnissen sich anpassend, eine ganz asymmetrische Gestalt. Die *Cryptonisciden* leben parasitisch auf *Cirripeden*, besonders auf *Rhizocephalen*, und bilden hier unförmliche Schläuche. Am merkwürdigsten sind die *Eutonisciden* (Fig. 392), welche, die Körperhaut von Decapoden vor sich einstülpend, in das Innere eindringen. Die abenteuerlichen Formen, welche sie hierbei gewinnen, werden namentlich durch die lappigen Brutlamellen bedingt. Vielfach sind die Tiere protandrisch hermaphrodit. Die beweglichen kleinen Männchen (Fig. 392 A) setzen sich auf den Decapoden fest und wachsen unter Rückbildung des Hodens zu parasitierenden Weibchen heran.

Mit griffelförmigen fünften Pleopoden sind ausgerüstet die Landasseln, *Onisciden*: *Oniscus murarius* Cuv., Mauerrassel, und *Porcellio scaber* Leuck.,

Kellerassel, und die Wasserasseln, *Aselliden*: *Asellus aquaticus* L. — Dagegen sind die betreffenden Füße Ruderplatten bei den *Sphäromiden*, Kugelasseln, und den hermaphroditen protandrischen *Cymothoiden*, Fischasseln. Zu den ersteren gehört außer typischen Formen, wie *Sphaeroma serratum* Fabr., die früher den *Aselliden* zugerechnete *Limnoria terebrans* Leach, welche das Holz von Schiffen und Hafenbauten zernagt und dadurch großen Schaden anrichtet. Die parasitischen *Cymothoiden* (*Cymothoea emarginata*, Fig. 391) sind Fischparasiten und leiten zu den parasitisch hochgradig degenerierten *Bopyriden* (*Bopyrus squillarum* Latr.) und *Cryptonisciden* über (*Cryptoniscus pygmaeus* Fr. Müll. und *Entoniscus porcellanae* Fr. Müll., Fig. 392). — Eine Mittelstellung zwischen Amphipoden und Isopoden endlich nehmen die Scherenasseln, *Tanaiden* (*Anisopoden*) ein: *Tanais dubius* Kroy.

Fig. 392. *Entoniscus porcellanae* (aus Gerstäcker nach Müller). A Männchen, B Weibchen; la Brutlamellen, c Herz, ov Ovar, he Leber.

II. Legion.

Thoracostraken, Podophthalmen, Panzerkrebse.

Für die Thoracostraken haben wir zwei Merkmale als charakteristisch hingestellt: 1. daß sie gestielte Augen besitzen, 2. daß Kopf und Brust zum Cephalothorax verschmolzen sind. Der Charakter der gestielten Augen läßt sich in gleichmäßiger Ausbildung durch die ganze Ordnung hindurch verfolgen, dagegen ergeben sich in der Ausbildung des Cephalothorax Unterschiede, je nachdem alle 13 ersten Segmente verschmolzen sind oder einige frei bleiben. Weitere Unterschiede betreffen die Extremitäten, von denen nur die fünf ersten bei allen Podophthalmen sich in gleicher Weise zu zwei Paar Antennen, einem Paar Mandibeln, zwei Paar Maxillen entwickelt haben. Was dagegen die acht folgenden anlangt, so können sie sämtlich noch ihre ursprüngliche lokomotorische Funktion beibehalten haben, oder sie sind zum Teil zu Kieferfüßen (*Pedes maxillares*) geworden. Auf die Unterschiede in der Beschaffenheit des Cephalothorax und der Extremitäten gründet sich die Einteilung in drei Ordnungen: 1. *Schizopoden*, 2. *Stomatopoden*, 3. *Decapoden*.

I. Ordnung. Schizopoden.

Die *Schizopoden* (Fig. 387) besitzen schon den vollentwickelten Cephalothorax der Thoracostraken, indem sich vom Kopf aus eine Chitinfalte über den Rücken legt, welche bis zum Abdomen reicht und mit allen oder den meisten Thoraxsegmenten verschmilzt; dagegen bewahren sie in der Beschaffenheit der Extremitäten primitive Zustände. Von den

13 Extremitäten des Cephalothorax sind die acht letzten Schwimmfüße und demgemäß mit Außen- und Innenast versehen. Bei den Weibchen der *Mysideen* und *Lophogastriden* tragen einige derselben Brutplatten. Von den Spaltfüßen des Abdomens sind die des 6. Paares sehr kräftig entwickelt, welche mit dem extremitätenlosen 7. Segment, dem Telson, gemeinsam den Schwanzfächer erzeugen, wie er bei sämtlichen Podophthalmen, mit Ausnahme der Krabben, vorkommt. Der Schwanzfächer ist eine kräftig das Wasser vor sich her treibende Ruderplatte, die aus fünf Stücken besteht; die Mitte bildet das 7. Segment, links und rechts davon liegen die lamellös umgestalteten Innen- und Außenäste der sechsten Abdominalextrimitäten. Merkwürdigerweise enthalten die Innenäste häufig (*Mysideen*) eine fast vollkommen geschlossene Statocyste mit einem aus Fluorcalcium bestehenden Statolithen. Die zarte Beschaffenheit des Integuments ermöglicht eine ausgedehnte Hautatmung; daher fehlen Kiemen ganz (*Mysideen*) oder sind unbedeutende Anhänge der Brustfüße (*Euphausiden*, *Lophogastriden*) oder der Bauchfüße (*Siriella*).

Am verbreitetsten ist die Familie der *Mysideen*, in Nord- und Ostsee, sowie auch in anderen Meeren durch die wenige Zentimeter lange *Mysis flexuosa* Müll. vertreten. Weitere Familien sind die selteneren, mit Leuchtorganen versehenen, vornehmlich in großen Tiefen lebenden *Euphausiden* und *Lophogastriden*.

II. Ordnung. Stomatopoden.

Die *Stomatopoden* sind in der Bildung des Cephalothorax nicht so weit vorgeschritten wie die *Schixopoden*, da die 3—4 letzten Segmente des Thorax vollkommen frei bleiben. Rücksichtlich der Extremitäten sind sie dagegen höher entwickelt, da nur die drei letzten freien Thorax-segmente Schwimmfüße tragen, während die fünf vorhergehenden mit den für die Abteilung äußerst charakteristischen Raubfüßen ausgerüstet sind. Beim Raubfuß sind die beiden letzten Glieder sehr lang und kräftig: das letzte, säbelartig gekrümmt und mit scharfen Spitzen besetzt, kann in eine Rinne des vorletzten, wie die Klinge eines Taschenmessers in das Heft, eingeschlagen werden und Schnittwunden hervorrufen. Der zweite Raubfuß ist am kräftigsten und dient den selbst Fischen gefährlichen Tieren zum Zerfetzen ihrer Beute (Fig. 393).

Fig. 393. *Squilla mantis*. at, at' erste und zweite Antenne, pr und pr' Raubfüße, p Spaltfüße des Thorax, ps Füße des Abdomens mit Kiemenbüscheln (k), sa letztes Abdominalsegment, welches mit dem sechsten Pes spurius (f) den Schwanzfächer bildet.

Da die thoracalen Extremitäten für die Fortbewegung von untergeordneter Bedeutung sind, ist das Abdomen sehr lang und kräftig, besonders der Schwanzfächer. Letzterer wird in seiner Wirkung unterstützt von den 5 ruderartig abgeplatteten vorderen Afterfüßen, die zugleich ansehnliche Kiemenbüschel tragen. Mit der Verbreitung der Kiemen am Abdomen und der ganz außergewöhnlichen Ausdehnung des letzteren hängt

es zusammen, daß auch das Herz sich als ein langgestreckter Schlauch mit vielen Ostien bis in das Abdomen hinein erstreckt.

Die Familie der *Squilliden* (Heuschreckenkrebs) ist in europäischen Meeren durch die *Squilla mantis* Rond. vertreten, welche ihren Namen der Ähnlichkeit mit *Mantis religiosa*, einer ebenfalls mit Raubfüßen ausgerüsteten Heuschrecke, verdankt. Ihre durchsichtigen pelagischen Larven wurden früher unter dem Namen *Alima* und *Erichthus* als besondere Arten beschrieben.

III. Ordnung. Decapoden.

Ihre höchste Organisationsstufe erreicht die Klasse der Crustaceen in den *Decapoden*, einer Gruppe, die noch weiteres Interesse dadurch gewinnt, daß die bekanntesten Krebse, unser *Flußkreb*s, der *Hummer*, die *Languste*, die *Garneelen* und *Krabben* hierher gehören. Mit den Schizopoden haben die Decapoden den vollkommen entwickelten, aus 13 verschmolzenen Segmenten bestehenden Cephalothorax gemein, welcher nach vorn oft in einen spitzen Fortsatz, das Rostrum, verlängert ist. Sie unterscheiden sich von ihnen dagegen durch den Bau und die Verwendung der Brustextremitäten. Von den 8 Paar Spaltfüßen der Schizopoden sind die 2—3 vordersten Paare zu Pedes maxillares geworden. So bleiben in der Regel 5 Paar lokomotorische Gliedmaßen (daher der Name *Decapoden*); dieselben besitzen häufig noch während der Larvenstadien (*Mysisstadium* Fig. 402) (bei manchen Garneelen sogar dauernd) den Schwimmfußast, verlieren denselben aber während der Metamorphose und werden so zu Gangbeinen, welche entweder mit Krallen oder Scheren enden. Meist verliert, wie bei unserem *Flußkreb*s, das erste Beinpaar seine lokomotorische Funktion, indem es zu einer besonders beim Männchen auffallend großen, oft asymmetrisch entwickelten Schere wird, die als Waffe und Greifapparat dient.

Extremitäten.

Zur Bildung einer Schere kommt es, indem das vorletzte Glied des Beines einen Fortsatz nach vorn treibt, welcher neben und nach außen von dem letzten Glied vorbeiwächst und ihm, als dem beweglichen Blatt, gegenüber das feststehende Blatt der Schere liefert. Vor der Schere liegen dicht gedrängt hintereinander die Mundextremitäten, im ganzen 3 Paar Kieferfüße und 3 Paar Kiefer (Fig. 361); sie können, wenn man in der Betrachtung von dem dritten Kieferfuß nach der Mandibel fortschreitet, vortrefflich erläutern, in welcher Weise ein Spaltfuß zu einem Kiefer umgewandelt wird. Die dritten Kieferfüße (7) haben noch vollkommen den Spaltfußcharakter, indem eine zweigliedrige Basis einen kräftigen Außen- und Innenast trägt. Dadurch, daß die zweigliedrige Basis den Charakter von Kauladen gewinnt und die beiden Äste kleiner werden, leitet besonders der erste vordere Kieferfuß (5 und 6) zu den Maxillen über, die aus 2 Kauladen mit rudimentärem Palpus bestehen (3 und 4). Bei der Mandibel ist, wie überall, nur das unterste Basalglied zu einem dafür um so kräftigeren Kauorgan umgebildet, an welchem ein Palpus mandibularis ansitzt (2). Hinter der Mandibel folgen 2 Paragnathen, abgegliederte Chitinfalten. Die ersten (1) und zweiten Antennen besitzen eine kräftige Basis, welche bei der vorderen kleineren Antenne 2—3, bei der größeren hinteren nur einen geringelten Faden (Geißel) trägt. Das Basalglied der ersten Antenne hat meist auf seiner

oberen Seite eine ovale, von starken Haaren geschlossene Öffnung, welche in die Hörgrube einleitet; das Basalglied der zweiten Antenne ist durch einen Höcker, die Mündungsstelle der grünen Drüse (Niere), ausgezeichnet (Fig. 398 *gd*). Solange das Abdomen nicht wie bei den *Krabben* rudimentär ist, sind die Extremitäten des 6. Segments als äußere Platten des Schwanzfächers breite, beim Schwimmen hauptsächlich tätige Flossen (Fig. 396); die übrigen Pleopoden (Fig. 361 *9*) sind Spaltfüße, welche bei den meisten Garneelen noch gleichartig sind, sonst aber je nach den Geschlechtern verschiedene Verwendung finden. Beim Weibchen dienen die Pleopoden 2—5 zum Tragen der Eier, beim Männchen dagegen entwickeln die Innenäste von 1 und 2 (mit Ausnahme der *Palinuriden*) spatelförmige, als Penis funktionierende Anhänge. Daher sind beim Weibchen die ersten Pleopoden rudimentär oder gänzlich rückgebildet, umgekehrt fehlen wenigstens bei den *Krabben* die Pleopoden 3—6 dem Männchen.

Die starke Panzerung der Körperoberfläche macht bei den Decapoden eine ausgiebige Hautatmung unmöglich und bedingt die Anwesenheit zahlreicher schöner Kiemenbüschel, welche zum geringeren Teil an der Seitenwand des Cephalothorax, zum größeren Teil an der Basis der Extremitäten (*Pedes maxillares* und *Gangbeine*) sitzen (Fig. 394). Äußerlich gewahrt

Kiemen,
Lunge.

Fig. 394. Kiemen des *Flußkrebse*s, durch Abschneiden des Kiemendeckels freigelegt. 1 Augentstiel mit Auge, 2 und 3 Antennen, 4—6 Kiefern, 7—9 Kieferfüße, 10—14 die basalen Enden der Thoraxbeine mit den Kiemenanhängen (*pdb*), *pdb*⁸, *pdb*¹³, *pdb*¹⁴ die Anhänge der gleich nummerierten Extremitäten. XV, XVI erstes und zweites Abdominalsegment, 15 erster *Pes spurius*, *r* Rostrum.

man von ihnen nichts, weil links und rechts vom Rücken aus eine Falte entspringt, welche als ein hartschaliger Kiemendeckel sich über die Kiemen herüberwölbt. Da der Faltenrand sich fest an die Extremitäten-

Fig. 395. Lunge von *Birgus latro*, auf einem schematischen Querschnitt durch das Tier auf der Höhe des Herzens dargestellt (aus Lang nach Semper). *kd* Kiemendeckel mit zuführenden Gefäßen (*a*¹—*a*⁴) und Lungenbüscheln (*lb*) auf seiner Innenseite umgibt die Atemhöhle (*ah*); *el* Blutgefäße, die zum Herzbeutel (*p*) das Lungenblut leiten; *k* rudimentäre Kiemen mit zum Herzen führenden Kiemengefäßen (*ek*); *el*¹ Einmündung der Lungen- und Kiemengefäße in den Herzbeutel; *h* Herz, welches das Blut vom Herzbeutel empfängt.

basis anfügt, entsteht eine leidlich gut geschlossene Kiemenhöhle, in welche ein nur vorn und hinten etwas ausgeweiteter, sonst eng geschlossener Spalt führt. Das hinten eintretende Atemwasser wird durch eine

schwingende Platte (Anhang der II. Maxille) am vorderen Ende ausgepumpt. Der gute Abschluß der Kiemenhöhle ermöglicht den Krebsen langen Aufenthalt außer Wasser, da genügend Wasser in ihrer Kiemenhöhle zurückbleibt, um die Kiemen feucht und funktionsfähig zu erhalten. Bei manchen Arten, die dauernd auf dem festen Lande leben, kommt aber auch eine echte Luftatmung vor, indem ähnlich wie bei den Lungenschnecken die Kiemenhöhle in eine Art Lunge verwandelt wird, deren Wandung von einem respiratorischen Gefäßnetz überzogen ist (Fig. 395). Ein sicher konstatiertes Beispiel ist *Birgus latro*, dessen Atemhöhle durch eine Einschnürung in 2 Etagen geteilt ist, eine obere, welche als Lunge funktioniert, eine untere, welche die Reste von Kiemen beherbergt.

Fig. 396.

Fig. 397.

Fig. 398

Fig. 396—398. Anatomie des Flußkrebse. Fig. 396. Rückendecke des Cephalothorax und Abdomens entfernt, um die Lage der Eingeweide zu zeigen. Fig. 397. Schema der Blutzirkulation. Fig. 398. Alle Eingeweide mit Ausnahme der grünen Drüse und des Nervensystems entfernt. Rechts auch die Harnblase erhalten. Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen: *ae*, *ai* äußere und innere Antenne, *au* Auge, *aa*, *ao*, *ai*, *ap*, *av* die vom Herzen ausgehenden Arterien, *h* Herz, *pc* Pericardialsinus, *v* Blutsinus für das Körperblut, *br* davon ausgehende Kiemenarterien, *vbr* zum Pericard zurückleitende Kiemenvenen, *bl* Harnblase, *gd* grüne Drüse, *m* Magen, *oes* Ösophagus, *l* Leber, *i'* Ausführung derselben, *am* Muskeln des Magens, *hd* Hinterdarm, *a* After, *t* unpaar, *t'* paariger Teil des Hodens, *vd* Vas deferens, *on* Gehörbläschen, *on* Nervus opticus, *gn¹* oberes Schlundganglion, *gn²—gn¹³* Ganglien des Bauchmarks, *sgn* sympathische Nerven, *c* Schlundkommissuren, *k* Kaumuskeln.

Blutgefäßsystem.

Der hochgradig lokalisierten Atmung entspricht ein nahezu geschlossenes Blutgefäßsystem (Fig. 396, 397). Das Herz (*h*), ein gedrungener Körper von der Gestalt einer Bischofsmütze, empfängt das arterielle Blut durch 3 Paar Ostien aus dem Pericardialsinus (*pc*) und gibt es durch zahlreiche Arterien wieder in den Capillarbezirk des Körpers ab; das venös gewordene Blut gelangt in einen großen Venensinus an

der Basis der Kiemen und nach Durchströmung der letzteren mittelst zahlreicher Kiemenvenen in den Herzbeutel.

Der Darm der Decapoden (Fig. 396) ist geradegestreckt und besitzt eine ansehnliche Erweiterung in dem Kaumagen (*m*), einem Sack, der auf seiner Innenseite mit spitzzackigen Chitinleisten und Zähnen zur Zerkleinerung der Nahrung versehen ist. In zwei Aussackungen der Magenwand findet man im Sommer die Krebssteine („Krebsaugen“), Ablagerungen von kohlensaurem Kalk, welche schwinden und zur Erhärtung des Chitins verbraucht werden, wenn der frisch gehäutete „Butterkreb“ sich seine Schale neu bildet. Hinter dem Kaumagen münden die beiden, aus fein verästelten Drüenschläuchen bestehenden „Lebern“ (*l*). Ebenfalls sehr ansehnlich sind die beiden spangrünen Antennendrüsen (Fig. 398 *gd*), die mit einer großen Harnblase (*bl*) versehen sind. Vom Geschlechtsapparat ist als interessant hervorzuheben, daß die dorsal dicht unter dem Herzen gelegenen Geschlechtsdrüsen (Fig. 399, 400) in ihrem hinteren Abschnitt verschmelzen, während die vorderen Abschnitte und die Ausführwege paarig bleiben.

Darm.

Niere,
Geschlechts-
organe.

Fig. 399.

Fig. 400.

Fig. 401.

Fig. 399. Weibliche Geschlechtsorgane des *Flußkrebesses*. *ov* Ovar, *od* Oviduct. *od'* Mündung desselben an der Basis der 11. Extremität (aus Huxley).

Fig. 400. Männlicher Geschlechtsapparat des *Flußkrebesses*. *t* Hoden, *vd* Vas deferens, *vd'* Mündung desselben an der Basis der 13. Extremität (nach Huxley).

Fig. 401. Nervensystem einer *Krabbe* (nach Gegenbaur). *gs* oberes Schlundganglion, *o* Opticus, *a* Antennennerven, *c* Schlundkommissuren, *gi* Bauchmark, zu einer einzigen Ganglienmasse verschmolzen.

Der Bau des Nervensystems hängt von der Beschaffenheit des Abdomens ab; nach letzterem unterscheidet man systematisch *Macruren* und *Brachyuren*. Nur bei den Langschwänzen, wie z. B. unseren Flußkrebsen, ist das Abdomen (Schwanz) wohlentwickelt, bei den Kurzschwänzen dagegen, den Krabben, ist es klein und in eine Rinne des Cephalothorax eingeschlagen, so daß es auf den ersten Blick zu fehlen scheint und nur mühsam herausgeklappt werden kann (Fig. 383). Bei den *Macruren* (Fig. 398) ist das Bauchmark des Nervensystems meistens wie bei unserem Flußkrebse eine gegliederte Ganglienmasse mit 6 Ganglien des Cephalothorax und 6 Ganglien des Abdomens; bei den *Krabben* (Fig. 401) dagegen fließen alle Ganglien des Bauchmarks in einen großen Brustknoten zusammen, der mit dem Hirn durch 2 lange Schlundkommissuren zusammenhängt.

Nerven-
system.

Die Entwicklungsgeschichte der meisten Decapoden ist durch die große Zahl der Larvenformen interessant. Die Regel ist, daß aus dem Ei eine Zoëa (Fig. 370) ausschlüpft, die sich in das Mysisstadium (Fig. 402) verwandelt; auf letzterem ist der Thorax (*T*) oft noch sowohl vom Kopf (*C*) wie vom Abdomen (*A*) abgesetzt und trägt zarte, an die *Schizopoden* erinnernde Spaltfüße. Bei den Krabben wird das Mysisstadium von der Megalopalarve ersetzt, bei welcher das Abdomen noch gut entwickelt ist, die Füße aber den Spaltfußcharakter schon verloren haben (Fig. 403). Bei manchen *Garneelen* (*Penaeus*) wird die Metamorphose vervollständigt, indem sich vor die Zoëa noch der dreibeinige Nauplius und der mit vielen Beinen versehene Metanauplius einschieben. Dieses für einige *Schizopoden* (*Euphausiden*) ebenfalls geltende Auftreten des Nauplius ist eine Tatsache von ganz hervorragender Bedeutung; sie zeigt, daß der Nauplius als die ursprüngliche Larvenform aller *Crustaceen* angesehen werden muß. Unser Flußkrebis und einige andere Decapoden haben die Metamorphose verloren; sie haben aber im

Fig. 402.

Fig. 402. Phyllosomal larve (Mysisstadium) von *Palinurus* (nach Gerstäcker). *C* Kopf, *T* Thorax, *A* Abdomen, *a* Außenast, *i* Innenast der Thoracalgliedmaßen.

Fig. 403.

Fig. 403. Megalopalarve von *Portunus*. 2 zweite Antenne, IV—VIII die Thoracalextrimitäten, a^2 — a^6 die Segmente des Abdomens (a^6 bezeichnet, anstatt des sechsten, das siebente Abdominalsegment) (aus Lang nach Claus).

Embryonalleben ein länger anhaltendes Stadium, auf dem nur 3 Extremitätenpaare vorhanden sind, das Naupliusstadium. Der unserem Flußkrebis nahe verwandte Hummer verläßt das Ei auf dem Mysisstadium. Unterschiede in der Entwicklung können sogar bei derselben Art vorkommen: die Garneele *Palaeomonetes varians* verläßt im Meer als Zoëa, im Süßwasser auf vorgerücktem Mysisstadium das Ei.

I. Unterordnung. *Maeruren*. Abdomen kräftig entwickelt, Seitenteile der Schwanzflosse gut entwickelt, Bauchmark langgestreckt.

A. *Natantia*. Garneelenartige Decapoden. Die Tiere schwimmen noch wie *Schizopoden* frei im Meere. Daher ist das Abdomen mit seinen Extremitäten kräftig entwickelt; die Thoracalbeine schlank, öfters noch mit Resten der Schwimmfüßäste versehen; der letzte Kieferfuß langgestreckt und beinartig. Auch gleichen die *Natantien* den *Schizopoden* in der starken Entwicklung eines schuppenartigen Anhangs der II. An-

tenne. Der Körper und namentlich das Rostrum ist von links nach rechts zusammengedrückt. Bei manchen Arten finden sich noch der Nauplius und Metanauplius als Vorläufer des Zoëastadiums. 1. *Penäiden*: *Penaeus caraimote* Desm. 2. *Palämoniden*: *Palaemon* (*Leander*) *squilla* L., Steingarneele, in Scharen zusammenlebend wie die *Crangoniden*, Sandgarneelen, *Crangon crangon* L.

B. *Reptantia*. Krebsartige Decapoden. Die Tiere bewegen sich mehr durch Kriechen als durch Schwimmen. Ihr massiver Körper besitzt kräftige Thoracalbeine, dagegen kleine Pedes spurii. Das Rostrum ist dorsoventral abgeplattet. 1. *Nephropsiden* (*Astaciden*) mit kräftig entwickelten Scheren. Die Gattung *Potamobius* (früher *Astacus*) ist in vielen Arten durch das Süßwasser über die ganze Erde verbreitet; bei uns einheimisch *P. astacus* L. (*A. fluviatilis*), Flußkrebse; in der Mammuthöhle in Kentucky der kleine *Cambarus pellucidus* Tellk., der als Höhlenbewohner die Augen verloren hat. Nahe verwandt der größte *Macrure*, der Hummer, *Astacus gammarus* L. (*Homarus vulgaris*), *Nephrops norvegicus* L. 2. *Palinuriden*, auch wegen ihrer besonders starken Panzerung *Loricaten* genannt, haben keine Scheren; ihre Mysislarven sind im Gegensatz zum ausgebildeten Tier äußerst zart und wurden unter dem Namen „Phyllosoma“ (Fig. 402) früher als besondere Krebse beschrieben. *Palinurus elephas* Herbst, Languste des Mittelmeeres, übertrifft den Hummer an Wohlgeschmack. *Seyllarus arctus* F., Bärenkrebse. 3. *Paguriden*, Einsiedlerkrebse, zeigen infolge ihrer Lebensweise die ersten Anfänge von Verkümmern des Abdomens (Fig. 404), werden daher mit den *Gala-theiden* und *Hippiden* als *Anomuren* zusammengefaßt; sie nisten sich in leere Schneckenhäuser ein, die sie vorfinden oder die sie durch Ausfressen der Schnecke sich zubereitet haben. Ihr Abdomen wird infolgedessen zu einem weichen, asymmetrischen Sack; nur der Cephalothorax bleibt hart gepanzert. *Eupagurus bernhardus* L. Viele Einsiedlerkrebse tragen auf ihren Schalen Actinien mit sich herum, so der *E. prideauxi* Leach., die *Adamsia palliata* Boh. (vergl. S. 156). Beginnende Verkümmern des Abdomens zeigt auch der in Erdlöchern nistende, die Kiemenhöhle als Lunge benutzende *Birgus latro* Herbst, der Kokosnußräuber; er soll nachts Kokospalmen erklettern und von ihren Früchten leben.

Fig. 404. *Pagurus barbatus* mit seinem Schneckenhaus (nach Schmarda).

II. Unterordnung. *Brachyuren*, Krabben. Abdomen rudimentär und gegen den breiten hartgepanzerten Cephalothorax eingeschlagen; Seitenteile der Schwanzflosse rudimentär oder vollkommen fehlend; Antennen klein, Hörgrübchen meist geschlossen und kompliziert gebaut, meist ohne Statolithen; Bauchmark konzentriert. 1. *Dromiaceen*. Letzte Beinpaare auf den Rücken verschoben: sie dienen den *Dromiden* zum Festhalten von Schwämmen oder zusammengesetzten Ascidien, welche sie sich wie Masken über den Cephalothorax stülpen, um sich unkenntlich zu machen. *Dromia vulgaris* M. E. 2. *Oxytomen*. Das Mundfeld bildet ein Dreieck mit nach vorn gerichteter Spitze. *Calappa granulata* L. 3. *Oxyrhynchen*. Cephalothorax nach vorn in eine Spitze ausgezogen. *Maja squinado* Rond. sorgt, daß ihr Cephalothorax von Algen und Hydroiden dicht bewachsen ist, um sich im Tang leichter zu verstecken. 4. *Cyclometopen*. Der vordere

Rand des Cephalothorax bogenförmig abgerundet. Am bekanntesten sind die Taschenkrebse: *Cancer pagurus* L. und der kleine Taschenkrebs *Carcinus maenas* L. 5. *Catometopen*. Der vordere Cephalothoraxrand bildet eine quere Linie, welche mit den Seitenkanten in rechtem Winkel zusammenstößt, so daß der gesamte Körper viereckig wird (Quadrilatera). *Pinnotheres pisum* L. in der Schale von *Mytilus*. Manche Viereckskrabben verlassen das Meer; die *Uca*-(*Gelasimus*-)Arten bewohnen Mangrovestümpfe; die *Gecarciniden* leben mitten in tropischen Wäldern; zur Fortpflanzungszeit wandern sie zur Eiablage in Scharen zum Meer. *Gecarcinus ruricola* L.

II. Unterstamm.

Tracheaten.

Alle in ihrer Organisation für das Landleben eingerichteten *Arthropoden* kann man als *Tracheaten* zusammenfassen. Das Landleben beeinflusst besonders zweierlei Organe, die Organe der Atmung und der Locomotion (Extremitäten). Die Atmungsorgane sind die Tracheen (Fig. 405, 406). Mit der Trachea des Menschen haben dieselben nur

Fig. 405.

Fig. 405. Tracheenbüschel einer Raupe (aus Gegenbaur). A Hauptstamm, B, C, D Verästelungen; a Epithel mit Kernen (b), d Luftinhalt der Tracheen.

Fig. 406.

Fig. 406. Tracheensystem der rechten Seite von *Mucilis maritima* (aus Lang nach Oudemans). s Stigmen und Tracheenbüschel, k Kopf, I—III Thoracalsegmente, 1—10 Abdominalsegmente.

gemein, daß sie Röhren sind, deren mit Luft gefülltes Lumen von festen Wandungen stets klaffend erhalten wird; sonst unterscheiden sie sich in jeder Beziehung, vor allem dadurch, daß sie auf der Oberfläche der Haut durch Öffnungen, die Stigmata, münden. Sie sind Ein-

stülpungen der Haut und haben daher auch die Struktur derselben, ein Epithel und eine von demselben ausgeschiedene Chitinschicht. Letztere kleidet das Kanallumen aus („Tracheenintima“) und bedingt das Klaffen der Wandung. Ihre Festigkeit wird meist durch Spiralfäden erhöht, Chitinleisten, welche auf der Innenseite in so flachen Spiralwindungen aufsteigen, daß man zunächst den Eindruck der Ringelung (Bild der Querstreifung) erhält und erst durch Dehnen der Trachee die Spiraltouren nachweisen kann. Vom Stigma ausgehend, verästeln sich die Tracheen, bis sie in den Geweben mit den dünnwandigen Tracheencapillaren endigen. Für die ursprüngliche Anordnung der Tracheen kann man im allgemeinen die Regel aufstellen, daß jedes Segment ein linkes und rechtes Stigma und ein linkes und rechtes Tracheenbüschel hat. Dieses Grundschema ist indessen bei keinem Tracheaten vollkommen durchgeführt; meist haben einige Segmente keine eigenen Tracheenbüschel und werden von Nachbarsegmenten versorgt (Fig. 406), oder die segmentalen Büschel verbinden sich (Fig. 58) durch Längsstämme, was meistens dahin führt, daß sich nur an einem Teil der Segmente die Stigmenpaare erhalten, welche das ganze einheitlich gewordene Kanalsystem mit Luft füllen. Obwohl nun die Atmungsorgane für den Aufenthalt in der Luft berechnet sind, gibt es doch Wasser bewohnende *Insekten* und *Arachnoideen*. Dieselben atmen gleichwohl Luft, die sie als im Wasser silbern glänzende Blasen mit sich an haarigen Körperstellen im Umkreis der Stigmen herumtragen; sie sind gezwungen, zeitweilig an die Wasseroberfläche emporzusteigen, um die Luft zu erneuern. Nur selten wird die Luftatmung durch Wasseratmung ersetzt (diffuse Hautatmung der *Milben*, Tracheenkiemen mancher Insektenlarven).

Was die Extremitäten anlangt, so sind sie nie Spaltfüße, sondern einreihig; auch findet sich nie mehr als ein Paar Antennen. In der inneren Anatomie ist wichtig die Anwesenheit meist acinöser paariger Drüsen am vorderen Ende, die entweder auf den Mundgliedmaßen oder direkt in die Mundhöhle münden. Man nimmt an, daß sie überall anatomisch gleichwertige Organe sind, obwohl sie sehr verschieden funktionieren (Speichel-, Gift-, Schleim-, Spinndrüsen). Dagegen sind die „Malpighischen Gefäße“ trotz ähnlicher Lage verschiedenwertig, bei *Insekten* und *Myriapoden*, wo sie in den Anfang des ectodermalen Enddarmes münden, andere Organe als bei den *Arachnoideen*, wo sie mit dem Ende des Mesenteron verbunden sind.

II. Klasse.

Protracheaten, Onychophoren.

Die nur aus der Familie der *Peripatiden* gebildete Gruppe der *Protracheaten* (Fig. 407) zeigt in ihrer Organisation ein merkwürdiges

Fig. 407. *Peripatus capensis* (aus Balfour nach Moseley).

Gemisch von Charakteren der *Arthropoden* und *Anneliden* mit Merkmalen einer niedrigen Organisationsstufe, so daß man sie als Abkömmlinge

linge der von den Anneliden abgezweigten Urformen auffassen kann, von denen sich die jetzt lebenden *Tracheaten* entwickelt haben. An die *Anneliden* werden wir erinnert durch die Anwesenheit typischer, bei Arthropoden sonst nicht in so charakteristischer Weise vorkommender Segmentalorgane (Fig. 408 *so*), die mit einer geschlossenen Blase (einem Rest des echten Cöloms) beginnen und nach kurzem Verlauf und nach Bildung einer Harnblase an der Basis der Beine münden. Als unzweifelhafte *Tracheaten* erweisen sich die Tiere durch den Besitz von Tracheen (*tr*). Diese sind lange, unverästelte Röhren, welche in großen Mengen von einem Stigma entspringen. In jedem Segment sind zahlreiche solche Büschel vorhanden.

Die Mittelstellung der *Protracheaten* drückt sich ferner in den

Extremitäten aus, welche beweglich wie die Beine der *Arthropoden* an dem weichhäutigen, nicht geringelten Körper ansitzen und mit Krallen versehen sind, dabei aber mit den Parapodien der *Anneliden* noch eine gewisse Ähnlichkeit bewahren, indem sie unendlich gegliedert und noch nicht scharf gegen den Körper abgesetzt sind. Fast sämtliche Rumpfsegmente sind mit Beinen ausgerüstet, der einheitlich erscheinende Kopf mit 3 Paar Gliedmaßen: 1 Paar geringelter Antennen, 1 Paar in der Mundhöhle verborgener Kiefer, deren Endklauen das Kauen besorgen, 1 Paar Mundpapillen, auf deren Spitzen Schleimdrüsen münden; ihr klebriges Sekret wird weit herausgespritzt und dient zum Einfangen von Insekten (Fig. 408 *sd*).

Fig. 408. Anatomie eines weiblichen vom Rücken geöffneten *Peripatus* (kombiniert aus Zeichnungen von Balfour und Moseley). *at* Antennen, *og* Hirn, *bm* Bauchmark, *p* Pharynx, *d* Darm, *sp* Speicheldrüsen, *sd* Schleimdrüsen, *o* Ovar, *u* Uterus, *go* Geschlechtsöffnung, *a* After, *tr* Tracheenbüschel, *so* Segmentalorgane.

Als Beweis für die niedrige Organisation der *Protracheaten* kann der aus glatten Muskelfasern bestehende, nicht segmentierte Hautmuskelschlauch dienen, ferner das Nervensystem, welches sich, wie bei den Plattwürmern, aus einem Paar Hirnganglien (*og*) und davon ausgehenden Längssträngen (*bm*) zusammensetzt. Erstere innervieren die sehr primitiven bläschenförmigen Augen und die Antennen; diese versorgen die übrigen Extremitäten und sind segmentweise schwach angeschwollen, die Bildung des Strickleiternnervensystems vorbereitend; sie hängen hinter dem After untereinander zusammen.

Zur Vervollständigung der Schilderung sei noch hervorgehoben, daß das geradegestreckte Darmrohr (*p* u. *d*) nur mit Speicheldrüsen (*sp*) ver-

sehen ist, daß es in ganzer Länge von einem dorsalen Herz begleitet wird, welches durch zahlreiche Ostien aus der Leibeshöhle das Blut bezieht, daß dicht vor dem After der gonochoristische Geschlechtsapparat mündet (*go*). Die Ausführgänge desselben sind umgewandelte Nephridien. Die Tiere sind mit Ausnahme der australischen Gattung *Ooperipatus* lebendig gebärend, leben in faulendem Holze, am Tage versteckt, um nachts ihre Beute zu erjagen. Man kennt mehrere Arten aus weit entfernten Gegenden, die neuerdings auf mehrere Gattungen (*Peripatus*, *Peripatopsis*, *Peripatoides*, *Opisthopatus* etc.) verteilt werden, z. B. aus Südafrika *Peripatus capensis* Gr., aus Neuseeland *P. Novae Zealandiae* Hutt. etc.

III. Klasse.

Myriapoden, Tausendfüßler.

Unter den seit langem schon bekannten Tracheatenklassen stehen die *Myriapoden* den *Protracheaten* am nächsten, da ihre Gliederung fast ebenso gleichförmig ist wie bei diesen. Der Kopf besteht aus 4 (vielleicht sogar 6) verschmolzenen Segmenten, von denen das letzte bei *Diplopoden* keine Extremitäten entwickelt. Die übrigen Körpersegmente, mit Ausnahme der letzten, tragen Beine, welche demgemäß in großer Anzahl vorhanden sind und den Namen *Myriapoden* veranlaßt haben. Ein Fortschritt gibt sich immerhin schon äußerlich darin zu erkennen, daß proportional der größeren Dicke der harten, bei *Diplopoden* sogar verkalkten Chitinschicht die Gliederung sowohl des Körpers wie der Extremitäten deutlicher ausgeprägt ist. Jeder Körperring besteht aus einer Rücken- und einer Bauchschiene (Tergum und Sternum), die seitlich durch eine mannigfach chitinierte Lamelle (Pleurae) verbunden sind. Die Beine besitzen 6—7 Glieder, von denen das letzte als Klaue dient. Der Fortschritt in der inneren Anatomie ist noch viel auffälliger. Anstatt der beiden longitudinalen Nervenstränge ist ein typisches Strickleiternnervensystem vorhanden, dessen einzelne Ganglienpaare in Zahl und Lage noch den Körpersegmenten entsprechen. Segmentale Anordnung beherrscht auch die Verteilung der Tracheen und den Bau des Herzens. In den Rumpfsegmenten finden sich die Tracheen paarweise gruppiert, als ein linkes und rechtes Büschel; sie fehlen in der Regel im Bereich des Kopfes, der von dem angrenzenden Rumpf mit Atemröhren versorgt wird. Das Herz erstreckt sich durch den größten Teil des Körpers und gleicht im Bau und in der Anwesenheit von Flügelmuskeln dem Insektenherzen, gibt aber zahlreichere Arterien ab. Der Darm, meist ein geradegestrecktes Rohr, besteht aus Anfangs-, Mittel- und Enddarm, in ersteren münden mehrere Speicheldrüsen, in letzteren zwei lange Vasa Malpighi. Die Augen sind stets Stemmata, die in größerer Zahl am Kopf stehen und nur bei *Scutigera* zu einer Art Facettenauge näher zusammentreten. Im Bau der Geschlechtsorgane unterscheiden sich die beiden Ordnungen der Myriapoden, die *Chilopoden* und *Diplopoden*, ebenso in der Gestalt der Segmente, der Länge der Extremitäten und der Art der Ernährung.

I. Ordnung. Diplopoden oder Chilognathen.

Durch die große Zahl (oft weit über 100) ihrer Segmente und Extremitäten rechtfertigen die Diplopoden noch am meisten den Namen

der gesamten Klasse (Fig. 409). Gewöhnlich sind die Rückenschienen hoch gewölbt und so gebogen, daß sie fast allein schon zu einem Ring zusammenschließen und nur wenig Raum für die kleinen Pleuren und die Beine tragenden Bauchschienen übrig lassen. Dies hat zur Folge, daß der Körper der Tiere meist drehrund ist und daß die Ursprünge der Beine und die Mündungen der Tracheen ganz auf die Bauchseite rücken. In der Seitenlinie des Körpers vorhandene, auf den Rückenschienen angebrachte Punkte sind daher nicht die Stigmen, sondern die Mündungen von Verteidigungsdrüsen (Foramina repugnatoria).

Fig. 409.

Fig. 410.

Fig. 409. *Julus maximus*.Fig. 410. *Scolopendra morsitans* (beide Zeichnungen nach Schmarda).

Ein noch auffallenderes Merkmal der Diplopoden ist die Doppelnatur ihrer Segmente, welche, durch Verschmelzung zweier Segmentanlagen entstanden, je 2 Herzkammern, 2 Paar Tracheenbüschel, 2 Paar Bauchganglien und vor allem 2 Paar Extremitäten haben. Nur die 4 ersten Rumpfssegmente machen eine Ausnahme, indem sie höchstens ein Beinpaar tragen. Die Diplopoden fallen außerdem noch durch die abnorme Kürze ihrer Antennen und Beine auf, welche letztere nur wenig unter dem Bauch hervorragen.

Da die Tiere von Pflanzenkost leben, sind ihre Kiefer (Fig. 411) sehr klein; am kräftigsten sind noch die mehrgliedrigen Mandibeln (2); die ersten Maxillen (3) dagegen sind rudimentär und untereinander zum Gnathochilarium verwachsen; zweite Maxillen, von denen man früher annahm, sie seien im Gnathochilarium enthalten, fehlen. Die Geschlechtsorgane sind paarige, in einen gemeinsamen Sack eingeschlossene Keimlager, welche weit

rückwärts liegen und nach vorn zwei getrennt am 2. Segment mündende Ausführungsgänge entsenden. Dem Männchen dient das Beinpaar des 7. Segments zur Begattung. Die aus dem Ei ausschließenden Tiere haben zunächst nur 3 Beinpaare wie die Insekten; auf dieses Merkmal hat man übertriebenen Wert gelegt, um eine nähere Verwandtschaft mit den Insekten zu beweisen.

1. *Juliden*, mit langgestrecktem, drehrundem Körper. *Julus foetidus* G. L. Koch, bei uns einheimisch. *J. (Spirobolus) maximus* (Fig. 409), 12 cm lang, in Brasilien. 2. *Glomeriden*, mit gedrungener Körper, der wie bei den Kugelasseln ventral eingerollt werden kann. *Glomeris pustulata* Latr. 3. *Polydesmiden*, dorso-ventral abgeplattet, *Polyxenus lagurus* L.

II. Ordnung. Chilopoden.

Die Chilopoden (Fig. 410) unterscheiden sich von den *Diplopoden* durch ihre einfachen, dorsoventral abgeplatteten Segmente und die auffallend langen Antennen und Beine. Da letztere ihnen einen raschen Lauf ermöglichen, überfallen sie als gefährliche Räuber andere, selbst an Größe ihnen überlegene Tiere und töten sie durch die Giftigkeit des Bisses. Zum Verwunden benutzen sie nicht die Kiefern (Mandibeln, resp. die zum Gnathochilarium verschmolzenen ersten Maxillen und die beinartigen zweiten Maxillen), sondern die gewaltigen Kieferfüße; dieselben sind an ihrer Basis angeschwollen und tragen eine scharfe Endklaue, an deren Spitze eine Giftdrüse mündet; sie decken den Kopf von unten wie mit einer Maske zu und sind gefährliche Angriffswaffen. Sehr häufig kommt es vor, daß nur jedes zweite (manchmal auch dritte) Körpersegment sein Stigmenpaar besitzt. — Im Gegensatz zu den *Diplopoden* liegen die Geschlechtsorgane weit vorn, die unpaare Geschlechtsmündung, wie bei den Insekten, vor dem After.

Fig. 411.

Fig. 411. Mundbewaffnung eines *Julus* (nach Latzel). 2 Mandibeln von *J. molybdinus*, 3 Gnathochilarium (verschmolzene Maxillen) von *J. luridus*.

Fig. 412.

Fig. 412. Kopfgliedmaßen und Kieferfüße von *Scolopendra morsitans*. 1 Antennen, 2 Mandibeln, 3 Maxillen (Gnathochilarium), 4 erste Kieferfüße (zweite Maxille), 5 zweite Kieferfüße, o Ocellen, l Oberlippe.

1. Die *Geophiliden* sind kleinere, lichtscheue Tiere, welche in Europa sehr häufig sind, wie der im Dunkeln leuchtende *Geophilus electricus* L. 2. Die *Scolopendriden* gehören vornehmlich den Tropen an; die in Indien lebende, 25 cm lange *Scolopendra gigantea* L. wird selbst von den Menschen wegen ihrer Giftigkeit gefürchtet. *Sc. morsitans* Gerv. (Fig. 410) in Brasilien. 3. *Scutigleriden*, mit auffallend langen Beinen, *Sc. coleoptrata* L. — Außer Chilopoden und Diplopoden unterscheidet man noch die kleinen unansehnlichen Gruppen der *Symphylen* (*Scolopendrella immaculata* Newp.) und *Pauropoden* (*Pauropus Huxleyi* Lubb.). Obwohl sie keine Doppelsegmente haben, stehen sie den *Diplopoden* doch durch den Mangel der Raubfüße und die nach vorn gewandte Geschlechtsmündung, welche bei *Symphylen* im 4., bei *Pauropoden* im 2. Segment liegt, näher. In der Lage

der Geschlechtsmündung drückt sich eine gewisse Ähnlichkeit der *Diplopoden*, *Symphylen* und *Paupoden* mit *Arachnoideen* aus, wobei es jedoch zweifelhaft bleibt, ob man daraus auf eine nähere Verwandtschaft schließen darf. Die Geschlechtsmündung der *Chilopoden* am hinteren Ende weist auf nähere Verwandtschaft mit den Insekten hin.

IV. Klasse.

Insekten. Hexapoden.

Im Stamme der Arthropoden ist die Klasse der Insekten bei weitem die umfangreichste, da sie mindestens zehnmal so viel bekannte Arten enthält, als Crustaceen, Arachnoideen und Myriapoden zusammengekommen. Die Zahl der jetzt schon beschriebenen Formen ist eine so enorme, daß man sie nicht einmal genau angeben kann; man schätzt sie auf ungefähr 250000. Da die an Insekten besonders reichen Tropen nur unvollkommen durchforscht sind, ist es sehr wohl denkbar, daß die Welt etwa von einer Million oder noch mehr verschiedener Insektenarten bevölkert ist. Mit der Artenzahl steht die Einförmigkeit der Organisation in auffallendem Kontrast. Mit großer Zähigkeit behalten die Insekten die Grundzüge ihres Baues, die Art der Körpergliederung und die Zahl der Extremitäten unter den verschiedensten Lebensbedingungen bei, so daß der Unterschied zwischen den extremsten Formen bei den Insekten lange nicht so bedeutend ist wie bei *Arachnoideen* und *Crustaceen*. Wenn dadurch das vergleichend-anatomische Interesse der Gruppe in mancher Hinsicht leidet, so verdienen die Insekten auf der anderen Seite besondere Beachtung durch ihre Lebensverhältnisse, durch die Art, wie sie nützlich und schädlich in die Existenzbedingungen des Menschen eingreifen, durch ihre Brutpflege und die mit ihr zusammenhängende auffallende Entwicklung ihrer psychischen Funktionen und die Staatenbildung. Für die Deszendenztheorie sind die Insekten durch ihre ganz vorzügliche Anpassung an ihre Umgebung von Wichtigkeit geworden. Die große Artenzahl ist nur möglich, wenn jedes Plätzchen im Naturhaushalt ausgenutzt wird, was wiederum voraussetzt, daß das Insekt den Bedingungen desselben in möglichst vollkommener Weise entspricht.

Körper-
gliederung.

Bei der systematischen Charakteristik ist besonders zu beachten: 1. die Gliederung des Körpers, 2. die Zahl und Verwendung der Extremitäten. — Am Körper unterscheidet man drei Regionen, die nicht selten durch besonders tiefe Einschnürungen voneinander getrennt werden; Kopf (Caput), Brust (Thorax) und Hinterleib (Abdomen). Die Segmente des Hinterleibs sind variabel an Zahl, je nach den Ordnungen oder sogar den Familien, und schwanken zwischen 11 (bei Embryonen und Larven mancher Arten sogar 12) bei manchen *Orthopteren* und 5 bei manchen *Fliegen*; sie bestehen aus Rücken- und Bauchschienen, Tergiten und Sterniten, die zum Zweck der Atmung längs der Seitenlinie in einer weichen, das Tracheenstigma umschließenden Verbindungshaut gegeneinander verschiebbar sind. Die Brust und der Kopf dagegen verhalten sich bei fast allen Insekten (vergl. Körpergliederung der *Hymenopteren*) in ihrer Segmentzahl gleich. — Die Brust ist deutlich in drei Ringe gegliedert: Pro-, Meso- und Metathorax, von denen ein jeder (Fig. 413) aus dreierlei, fest untereinander verbundenen, häufig selbst wieder aus kleineren Stücken zusammengesetzten Hauptteilen besteht, den paarigen

Seitenteilen (Pleurae *pl*), dem unpaaren Rückenteil (Notum *t*) und dem unpaaren Brustteil (Sternum *st*). Zur Abkürzung der Beschreibung hat man die Bezeichnungen Pronotum, Mesonotum, Metanotum etc. eingeführt. Der Kopf endlich ist eine einheitliche Chitinkapsel, an der man folgende Regionen unterscheidet: nach vorn und dorsal Frons (Stirne) und Clypeus (Kopfschild), nach hinten und dorsal Vertex (Scheitel) und Occiput (Hinterhaupt), lateral die Genae (Wangen), ventral die Gula (Kehle); nach der Zahl seiner Extremitäten sind im Kopf mindestens 4, im Embryo deutlich abgegrenzte Segmente enthalten.

Die Ansicht, daß sogar 6 Kopfsegmente vorhanden sind, gründet sich auf den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis von zwei weiteren Segmentanlagen, einer präantennalen und einer postantennalen (intercalaren, prämandibularen) sowie auf die Erkenntnis, daß das Hirnganglion, in dem man früher nur ein dem Antennensegment angehöriges Ganglion erblickte, wie bei *Crustaceen* und *Myriapoden*, aus 3 aufeinanderfolgenden Ganglien besteht (Proto-, Deuto-, Trilocerebrum).

Fig. 413. Mesothorax eines Hirschkäfers, mit Elytren und Beinen. *t* Notum, *pl* Pleuren, *st* Sternum, *el* Elytren, *c* Coxa, *tr* Trochanter, *fe* Femur, *ti* Tibia, *ta* Tarsus.

Die Extremitäten sind auf Kopf und Brust beschränkt und im ganzen zu 7 Paaren vorhanden. Die 3 Thoraxsegmente tragen 3 Beinpaare, weshalb die Insekten vielfach auch „Hexapoden“ genannt werden. Die Beine (Fig. 413) sind am Übergang des Sternums in die Pleurae befestigt und beginnen mit dem häufig kurzen, in eine Art Pfanne eingelenkten Hüftglied (Coxa *c*). Auf letzteres folgt ein zweites, ebenfalls gewöhnlich kurzes Glied, der Schenkelring (Trochanter *tr*). Die nun kommenden 2 Stücke sind stets langgestreckt; das nächste, das dritte der Reihe, ist stark verdickt, enthält hauptsächlich die Muskulatur und heißt Femur (*fe*); das vierte ist die schlanke aber sehr feste Tibia (*ti*). Als fünften Abschnitt faßt man unter dem Namen Tarsus (*ta*) mehrere kleine Glieder zusammen, von denen das letzte die beiden Klauen trägt; je nach ihrer Zahl spricht man von einem 3-, 4-, 5-gliedrigen Tarsus.

Von den Kopfextremitäten ist die erste, die Antenne, den Beinen am ähnlichsten, nur daß sie normalerweise keine Klauen trägt; sie entspringt von der Stirn vor der Mundöffnung und wird gemäß ihrer dorsalen Lage vom oberen Schlundganglion innerviert. Die Zahl und Gestalt der Glieder wechselt in den einzelnen Ordnungen der Insekten, oft auch nach dem Geschlecht. Je nachdem einzelne Glieder verlängert oder verkürzt, verdünnt oder verdickt oder mit Anhängen versehen sind, je nachdem derartige Besonderheiten der Form an der Basis oder an der Spitze sich bemerkbar machen, unterscheidet man verschiedene Gestalten der Antennen, die systematisch sehr gut verwertet werden können (gebrochene, geknöpfte, gekeulte, gezähnte, gekämmte Antennen etc.).

Extremitäten.

Viel interessanter ist die Morphologie der 3 Paar Mundgliedmaßen (Fig. 414—417), der Mandibeln (*md*), der ersten Maxillen (*mx*), die auch kurzweg Maxillen heißen, und der zweiten Maxillen, welche man gewöhnlich Unterlippe, Labium (*la*), nennt, da ihre basalen Glieder zu einem unpaaren Organ verwachsen sind. Das Labium liegt hinter der Mundöffnung und bildet einen Abschluß nach rückwärts; es steht dabei dem ebenfalls unpaaren, ab und zu zweigeteilten Labrum (*lr*) gegenüber, welches von oben sich über die Mundöffnung legt und wegen dieser Analogie mit der Unterlippe früher fälschlich ebenfalls für ein Extremitätenpaar gehalten wurde. Labrum und Labium können auf ihrer oralen Seite mit unpaaren Anhängen

Fig. 414. Kauende Mundgliedmaßen der Schabe (*Periplaneta orientalis*).

Für die Figuren 414—417 gelten folgende Bezeichnungen: *lr* Oberlippe, *md* Mandibeln, *c* Cardo, *st* Stipes, *le* und *li* Lobus externus und internus, *pm* (*p*) Palpus der Maxille (*mx*); *sm* Submentum, *m* Mentum, *gl* Glossen, *pg* Paraglossen, *pl* Palpus labialis der Unterlippe (*la*), *hy* Hypopharynx.

Fig. 415. Leckende Mundgliedmaßen der Hummel (*Bombus terrestris*).

versehen sein, dem Epipharynx und Hypopharynx, ersterer der Decke, letzterer dem Grund der Mundhöhle angehörig. Wie für das Labrum und seinen Anhang, den Epipharynx, so ist auch für den Hypopharynx nachgewiesen, daß er als eine unpaare Bildung entsteht und daher nicht als ein verschmolzenes weiteres Extremitätenpaar gedeutet werden kann.

Die verschiedene Art der Ernährung bedingt einen verschiedenen Charakter der Mundbewaffnung; man unterscheidet kauende, leckende, saugende und stechende Mundgliedmaßen, die sich aber auf eine gemeinsame Grundform, die kauenden Mundgliedmaßen, zurückführen lassen, welche

ihre-seits modifizierte Beine sind. Bei der Betrachtung der kauenden Mundteile (Fig. 414) stellt man am zweckmäßigsten die Maxillen voran, weil sie Anknüpfungspunkte sowohl an die Brustextremitäten als auch an die übrigen Kiefer bieten. Dieselben beginnen mit dem kurzen, meist dreieckigen Angelglied, *Cardo* (*c*), auf welches das ansehnliche Haftglied, *Stipes* (*st*), folgt. Der *Stipes* trägt die Kauladen, *Lobus internus* (*li*) und *L. externus* (*le*) genannt, welche abgegliederte Fortsätze des *Stipes* sind. Bei den *Orthopteren* und *Käfern* ist nur die innere Lade (*Lacinia*) in spitze Kauzähne verlängert; die äußere Lade dient entweder als *Galea* zur Umhüllung der *Lacinia* oder kann bei manchen *Käfern* zum Tasten verwandt werden und sich gliedern (Fig. 439). Am *Stipes* sitzt ferner der

Fig. 416.

Fig. 417.

Fig. 416. Mundgliedmaßen eines Schmetterlings (nach Savigny). Anstatt der rechten Maxille ein Stück des Rüssels dargestellt, um zu zeigen, wie die linke (*mx^I*) und rechte Maxille (*mx^{II}*) sich zu einem Rohr vereinen; am rechten Palpus ist die Behaarung weggelassen.

Fig. 417. Mundgliedmaßen einer Mücke *Culex pipiens*; die Rinne der Unterlippe durch Zurückklappen der Oberlippe geöffnet, und die Stechborsten herausgenommen (nach Muhr).

aus 3—5 gleichförmigen Gliedern bestehende Palpus maxillaris (*pm*), der am meisten beinähnlich gebliebene Teil der Extremität. Die Unterlippe legt sich nach Art der Maxillen als ein Paar Höcker an, die jedoch frühzeitig in der Mittellinie zusammenrücken und hinter der Mundöffnung verwachsen. Man kann daher alle Teile der Maxille erkennen, nur muß man berücksichtigen, daß die Basalstücke von links und rechts miteinander verschmolzen sind. Die verschmolzenen Angelglieder bilden die unpaare Platte des Unterkinns, Submentum (*sm*), die verschmolzenen Haftglieder erzeugen das Kinn, Mentum (*m*), welches an seinem Ende noch geteilt sein kann, wenn die Verschmelzung (wie z. B. bei den *Orthopteren*) nicht in ganzer Länge durchgeführt ist. Am Mentum sitzen die linken und rechten Innenladen und Außenladen, die Innenladen Glossae (*gl*), die Außenladen Paraglossae (*pg*) genannt, und als

Repräsentanten des peripheren Extremitätenstammes die *Palpi labiales* (*pl*). Für die Mandibeln (*md*) der Insekten ist charakteristisch, daß nur das Basalglied zu einer kräftigen Beißzange wird, daß dagegen ein peripherer, als *Palpus mandibularis* zu bezeichnender Abschnitt fehlt.

Den kauenden Mundgliedmaßen stehen am nächsten, mit ihnen durch vielerlei Übergänge verbunden, die leckenden Mundgliedmaßen der *Bienen* und *Hummeln* (Fig. 415). Oberlippe (*br*) und Mandibeln (*md*) bleiben von den Umformungen ganz ausgeschlossen, dagegen strecken sich Maxillen und Unterlippe sehr in die Länge und verbinden sich an der Basis zu einem federnden Apparat, der nach Bedürfnis unter den Kopf eingeschlagen und kompendiös verpackt oder in die Länge gestreckt werden kann. Die Unterlippe beginnt mit einem kleinen, herzförmigen Submentum (*sm*) und einem langgestreckten Mentum (*m*); daran reiht sich der funktionell wichtigste Teil, die unpaare Zunge, Glossa (*gl*), die den verschmolzenen Glossen der kauenden Insekten entspricht, zum Saugen von Honig dient und zu diesem Zweck die Gestalt einer fast zur Röhre geschlossenen Halbrinne angenommen hat; neben ihr liegen noch Rudimente von Paraglossen (*pg*) und gut entwickelte *Palpi labiales* (*pl*). In entsprechender Weise sind bei den Maxillen die *Cardines* (*c*) klein, die *Stipites* (*st*) und *Laden* (*l*) langgestreckt, während die *Taster* (*pm*) rudimentär sind.

An die Mundgliedmaßen der Bienen lassen sich weiter anreihen die stechenden Mundgliedmaßen der *Dipteren* (Fig. 417) und *Rhynchoten*, Fliegen und Wanzen, insofern auch hier die Unterlippe die Grundlage des Ganzen abgibt. Der Rüssel (*la*) dieser Tiere (Rostrum, Proboscis oder Haustellum) entspricht der Unterlippe; sie ist eine Rinne mit fleischigen, biegsamen oder mit festen und dann gegliederten Wandungen; die Rinnenränder sind zusammengebogen und einander genähert bis auf einen schmalen dorsalen Spalt, dessen Verschuß durch Einfügung der Oberlippe (*br*) bewirkt wird. Im Innern des durch Ober- und Unterlippe gebildeten Rohres liegen 4 Stilets, welche an der Spitze gezähnt oder mit Widerhaken bewaffnet sind. Dieselben sind aus den Mandibeln und Maxillen hervorgegangen, zu denen noch der langgezogene Hypopharynx (*hy*) als fünftes Stilet kommen kann. Die nur bei den *Dipteren* vorhandenen Palpen (*p*) gehören zu den Maxillen; bei den Dipteren tritt nicht selten eine Verminderung der Zahl der Stilets auf 4 und 3 oder gänzliche Rückbildung ein. Der Rüssel dient in allen Fällen nur als Etui für das eigentliche Saugrohr; letzteres wird bei den *Wanzen* durch Zusammenschluß der Maxillen, bei den *Dipteren* durch Aneinanderlagerung des Hypopharynx und des Labrums oder des dem Labrum angehörigen Epipharynx gebildet.

Vom Rüssel der Fliegen und Wanzen ist sehr wohl der ausschließlich aus den Maxillen hervorgegangene Rüssel der *Schmetterlinge* (Fig. 416) zu unterscheiden. Derselbe ist eine lange Röhre, welche wie eine Uhrfeder spiralig gewunden unter dem Kopf getragen wird, und besteht aus 2 Halbrinnen mit aufeinandergefügtten Rändern, den linken und rechten Außenlappen der Maxillen. Die Maxillartaster sind nur bei *Motten* gut entwickelt, zeigen im übrigen alle Stufen der Rückbildung bis zu völligem Schwund. Oberlippe (*br*) und Unterlippe (*la*) sind auf kleine dreieckige Stücke an der Rüsselbasis reduziert. Letzterer gehören außerdem die buschigen Palpen links und rechts vom Rüssel an. Die Mandibeln sind nur noch durch kleine Höcker oder Haarbüschel vertreten. Alle diese Einrichtungen gewinnen noch weiter an Interesse, wenn wir berücksichtigen, daß umgekehrt bei den Raupen die Mandibeln kräftige Beißzangen sind, die

Maxillen kleine Höcker darstellen und die Unterlippe nur in den mit den Spinnrüsen verbundenen Teilen besser ausgebildet ist: ein schöner Beweis, wie die Lebensweise des Tieres den Bau der Organe bestimmt.

Im Gegensatz zu den beiden vorderen Körperabschnitten ist das ^{Abdominale} ^{Gliedmaßen.} Abdomen eines ausgebildeten Insekts extremitätenlos. Nur bei manchen niederen Formen, den *Thysanuren*, sind hinter den Brustbeinen und in gleicher Linie mit ihnen kleine Höcker vorhanden, die wohl als Reste von Abdominalfüßen angesehen werden dürfen. Wahrscheinlich sind auch die Anhänge der letzten Abdominalsegmente, welche als Springstangen, Schwanzborsten und Griffel (Cerci und Styli) beschrieben werden, als modifizierte Extremitäten zu betrachten, dagegen nicht die Stücke, aus denen sich die Legeröhre und der Begattungsapparat zusammensetzen (Gonapophysen). Afterfüße oder Pedes spurii kommen bei den Raupen der *Schmetterlinge* und *Blattwespen* vor; da sie aber fleischige, ungegliederte Anhänge sind, muß es auch hier zweifelhaft sein, ob sie mit den typischen Bauchgliedmaßen der übrigen Arthropoden verglichen werden dürfen oder nicht vielmehr selbständig erworbene Gebilde sind.

Außer ventralen Extremitäten besitzen die Insekten noch 2 Paar dorsale Anhänge am Mesothorax und Metathorax, die Flügel; sie entstehen als seitliche Falten des Chitinüberzuges des Notum und enthalten in ihrem Innern Ausstülpungen der Leibeshöhle und Tracheenverästelungen, welche durch Verdickungen im Chitin geschützt werden, wodurch die netzförmige Zeichnung des Flügelgeäders hervorgerufen wird. Beide Flügel können elastisch, nachgiebig und zum Flug geeignet sein; oder die Hinterflügel allein bewahren diese Eigenschaften der echten „Alae“, die Vorderflügel dagegen werden zu harten, pergamentartigen Deckflügeln oder *Elytren*, unter denen die eigentlichen Flugorgane geborgen werden (Fig. 413). Ist nur die Basis erhärtet, so spricht man von *Hemielytren*. Zwischen den Ursprungsstellen der Vorderflügel findet sich häufig ein Chitinblatt, das Schildchen oder „Scutellum“; ein ähnliches Blättchen zwischen den Hinterflügeln heißt „Postscutellum“. Bei vielen Insekten fehlt ein Flügelpaar; gewöhnlich ist dann das vordere (*Dipteren*) (Fig. 451, 452), nur ausnahmsweise einmal das hintere Paar (*Strepsipteren*) (Fig. 441) dasjenige, welches erhalten bleibt. Ein solcher partieller Mangel läßt sich nur durch Rückbildung erklären. Der gänzliche Mangel der Flügel dagegen kann eine doppelte Ursache haben: einerseits gibt es Insekten, welche wahrscheinlich niemals Flügel besessen haben (primärer Flügelmangel der *Apterygoten*); andererseits aber gibt es Formen, bei denen man eine Rückbildung früher vorhandener Flügel annehmen muß (sekundärer Flügelmangel), weil entweder nahe verwandte Arten (*Wanzen*, *Läuse*, *Blattläuse*) Flügel besitzen oder weil ein Teil der Individuen (Männchen der *Schaben*, mancher *Schmetterlinge* etc., Geschlechtstiere der *Ameisen* und *Termiten*) noch geflügelt ist (Fig. 430, 448, 449). Der Prothorax recenter Insekten ist stets flügellos, doch soll er bei manchen *Archipteren* der Steinkohlenperiode Flügelrudimente getragen haben.

Infolge der verschiedenen Ernährungsweise zeigt der Darm (Fig. 418, 419) einen außerordentlich verschiedenen Bau. Der ectodermale Vorderdarm beginnt mit einem Pharynx, der bei saugenden Insekten eine mit radialen Muskeln besetzte Saugpumpe ist. Der nun folgende Ösophagus (*oe*) kann zu einem Kropf (*kr*) (Ingluvies *in*) erweitert sein, oder er besitzt eine blindsackartige Ausstülpung, die sich bei Schmetter-

Flügel.

Darm.

lingen und Zweiflüglern zu einer gestielten Blase (fälschlich „Saugmagen“) gestaltet. Ebenfalls ectodermal ist der Kaumagen (*km*) (Proventriculus *pv*) dessen mit reichlichen Zähnen besetzte Chitinauskleidung den Namen veranlaßt hat. Der entodermale Mitteldarm (Magen *m*, Chylusdarm *cd*) ist häufig mit Blindsäcken besetzt, im übrigen auffallend kurz und gegen den Anfang des ectodermalen Enddarms gewöhnlich nur durch die Einmündung der Vasa Malpighii (*vm*) abgegrenzt. Letztere, ihrer Funktion nach Exkretionsorgane, gehören schon dem Enddarm an, der gewöhnlich in einen Dünndarm (*ed*) und einen Dickdarm (*r*) (Rectum) differenziert ist. Als Rectaldrüsen werden Ausweitungen des Dickdarms bezeichnet. Echte Drüsen münden nur am Anfang und Ende des Darms, in die Mundhöhle zwischen Unterlippe und Hypopharynx mit einer unpaaren Öffnung 1 Paar Speicheldrüsen (seltener bis zu 4 Paar) (*sp*), am After die zur Verteidigung dienenden, übelriechende Sekrete liefernden Analdrüsen (*ad*).

Fig. 418. Darm von *Carabus auratus* (aus Lang nach Dufour). *k* Kopf mit Mandibeln, Antennen und Augen, *oe* Ösophagus, *kr* Inklusiv (Kropf), *pv* Proventriculus (Kaumagen), *cd* Chylusdarm mit Blindsäcken, *ed* Enddarm, *r* Rectum, *vm* Vasa Malpighii, *ad* Analdrüsen, *ab* Sekretblasen.

Umhüllt wird der Darm, wie die übrigen Eingeweide, vom Fettkörper, einer weißlichen, von Tracheen, durchsetzten, bindegewebigen Füllmasse, deren Zellen von sehr verschiedener Beschaffenheit sind, weil sie mindestens drei verschiedenen Funktionen dienen: die meisten sind Fettzellen und speichern Nährmaterialien auf; andere dienen der Exkretion und enthalten Harnsäure; dritte, wie gewisse in der Nähe

Fig. 419. Eingeweide einer männlichen Kuchenschabe (*Periplaneta orientalis*) durch seitliche Öffnung der Leibeshöhle präpariert (unter Zugrundelegung einer Zeichnung von Huxley). I—III Thoraxsegmente. 1—10 Abdominalsegmente, *at* Antenne, *m* Palpus maxillaris, *l* P. labialis, I—III Beine, *og* oberes, *ug* unteres Schlundganglion, *tg* Brustganglion, *ag* Baueganglien, *oe* Ösophagus, *sp* Speicheldrüse mit Speichelblase, (*bl*), *kr* Kropf, *km* Kaumagen, *m* Magen (der Pfeil deutet die Verbindung von *km* und *m* an), *ap* Magenblindsäcke, *h* Herz, *r* Rectum, *a* After, *g* Geschlechtsöffnung, *vm* Vasa Malpighii, *mg* männliche Geschlechtsorgane (Samenblase mit Anhangsdrüsen), darunter Stinkdrüse.

des Herzens angehäuften Zellen, funktionieren als lymphoide Organe, welche in das Blut gelangende Abfallstoffe, ebenso wie eingespritzte Tusche, aufnehmen. Dazu kommen große, sich stark färbende, in Gruppen angeordnete Zellen von zweifelhafter Funktion, die aus dem Ectoderm stammenden Öocyten. Aus dem Fettkörper gehen schließlich noch die Leuchtorgane der Leuchtkäfer (*Lampyriden*, *Pyrophorus*) hervor, Fettkörperlappen, welche aus zwei Schichten bestehen, einer leuchtenden, von Tracheenverästelungen reich durchsetzten Lage großer homogener Zellen und einer an Harnsäure reichen Schicht.

Was das Nervensystem (Fig. 362) anlangt, so ist das Bauchmark, namentlich bei primitiven Formen (Fig. 419) (wie den *Apterygoten*, *Archipteren*, *Orthopteren*), sowie bei fast allen Larven (Fig. 58) langgestreckt und aus zahlreichen, einzelnen Ganglienpaaren zusammengesetzt; bei *Käfern*, *Schmetterlingen*, *Bienen* und *Fliegen* dagegen verkürzt sich der Strang und verschmelzen die Ganglien teilweise untereinander. Das Hirn entsteht ontogenetisch durch Verschmelzung von drei Ganglienpaaren (Proto-, Deuto-, Tritocerebrum) und besitzt, namentlich bei den Staaten bildenden Formen, einen sehr komplizierten Bau. Es ist jederseits mit einem großen Ganglion opticum verbunden, dessen Umfang wiederum in Korrelation zur Größe der Augen steht. Die Insekten sind die einzigen Tracheaten, welche in der Regel als geschlechtsreife Tiere ein Paar Facettenaugen tragen, die nicht selten gewaltig entwickelt, ab und zu auch jederseits in zwei Augen zerlegt sind und den größten Teil der Oberfläche des Kopfes für sich beanspruchen. Im Zwischenraum zwischen den Facettenaugen finden sich häufig, namentlich bei gut fliegenden Insekten, 1—3 kleine Stemmata. Von denselben sind zu unterscheiden die einfachen Augen, welche in größerer Zahl bei den Larven holometaboler Insekten vorkommen (z. B. Käfer und Schmetterlinge) und die Stelle der später sich entwickelnden Facettenaugen einnehmen. Von anderweitigen Sinnesorganen kennt man mit Sicherheit nur noch die *Tasthaare* der Haut; man deutet ferner mit sehr großer Wahrscheinlichkeit gewisse Nervenendigungen an den Fühlern und Palpen als *Geruchsorgane* und solche in der Mundhöhle (am Epipharynx und den Mundgliedmaßen) als *Geschmacksorgane*, da unzweifelhaft viele Insekten einen ausgezeichneten Geruchs- und Geschmackssinn haben. Auf Gehörorgane kann man zurzeit mit größerer Wahrscheinlichkeit nur die *tympanalen Organe* der *Heuschrecken* beziehen, dünne trommelfellartige Partien im Chitin, welche in einen festen Chitinring eingespannt sind und eine Tracheenblase auf der Innenseite besitzen; an die Tracheenblase tritt ein Nerv heran, um hier an einer Crista acustica zu enden. Ähnliche Nervenendigungen, wie sie die Crista acustica bilden, findet man auch außerhalb der tympanalen Organe und bringt sie mit Hörempfindung in Zusammenhang (chordotonale Sinnesorgane). Auf die Anwesenheit von Gehörorganen weist die bei Insekten weitverbreitete und vielfach hochentwickelte Fähigkeit, Töne und Geräusche zu erzeugen. Die hier in Betracht kommenden Einrichtungen sind sehr mannigfacher Natur. Reibegeräusche werden erzeugt durch Anstreichen der Flügel und Beine entweder gegeneinander oder gegen Reibleisten des Körpers; zum Summen und Brummen dienen die Schwingungen der Flügel und die durch die Tracheenstigmen aus- und einströmende Atemluft. Die Stigmen sind zu diesem Zweck mit schwingenden Mem-

Nerven-
system.
Sinnes-
organe.

branen ausgestattet, auch sind sie zum Abhalten von Schädlichkeiten mit komplizierten Verschlüßvorrichtungen ausgestattet.

Tracheen.

Die von den Stigmen ausgehenden Tracheen (Fig. 421, 406) sind gewöhnlich durch Längsstämme verbunden, von denen feinere Verästelungen ihren Ursprung nehmen, um alle Organe zu umspinnen und mittelst zarter, silberglänzender Fäden untereinander zu verbinden. Diese Verbindung der Tracheen ermöglicht es, daß die Stigmen in vielen Körpersegmenten (z. B. bei den wasserbewohnenden Larven vieler *Dipteren* bis auf 1 Paar) rückgebildet werden. Gewöhnlich finden sich am Abdomen in der Übergangshaut der Sterniten und Tergiten 8 Paare, am Thorax sind in der Regel 2 Paar, am Kopf gar keine Stigmen vorhanden. Bei gut fliegenden Insekten sind manche Tracheenstämme zu großen Luftreservoirs, den Tracheenblasen, ausgedehnt, welche durch die in ihnen enthaltene Reserveluft den Tieren während des Fluges die anstrengenden Atembewegungen ersparen.

Fig. 421. Anatomie der *Honigbiene* (aus Lang nach Leuckart); *au* Facettenaugen, *a* Antennen, *b₁—b₃* Beine, *tb* Tracheenblasen mit ihren Hauptverästelungen, *st* Stigmen, *hm* Honigmagen, *cm* Chylsmagen, *vm* Vasa Malpighii, *rd* Rectaldrüsen, *ed* Enddarm; außerdem ist in der Zeichnung das Nervensystem zu sehen.

Fig. 420. Hinterleib der Larve von *Cloëon dipteron* mit Tracheenkiemen (*c*), *a* Tracheenlängsstämme, *b* Darm, *d* Schwanzborsten oder Cerci (aus Gegenbaur).

Eine interessante Anpassung des Tracheensystems an den Wasser-aufenthalt findet sich bei den Larven der *Archipteren* (*Libellen* und *Eintagsfliegen*, Fig. 420) und *Neuropteren*, selbst einiger *Lepidopteren* (*Paraponyx*) und *Coleopteren* (*Gyriniden*). Die Stigmen sind hier meist geschlossen: die Sauerstoffaufnahme erfolgt aus dem Wasser durch die Haut oder durch die sogenannten Tracheenkiemen, büschelförmige oder blattartige,

von Tracheenverästelungen reichlich durchsetzte Anhänge der Körperoberfläche oder des Enddarms, welche sich nicht selten auch bei den Imagines erhalten. Im Tracheensystem ist in solchen Fällen eine Sonderung eingetreten in einen durch Diffusion aus dem Wasser Sauerstoff aufnehmenden und ebendahin Kohlensäure abgebenden Abschnitt (Tracheengeäße der Haut und der Kiemen) und einen an die Gewebe und Organe herantretenden Abschnitt, welcher umgekehrt die Kohlensäure der Gewebe gegen Sauerstoff eintauscht.

Da die Tracheen mit ihren feinen Verzweigungen die Gewebe direkt mit Sauerstoff versorgen, ist das Blutgefäßsystem rudimentär. Dicht unter den Rückenschienen liegt das langgestreckte, schlauchförmige Herz in einem besonderen Raum, den man Pericardialsinus nennt. Derselbe ist ein Teil der Leibeshöhle, welcher von dem übrigen, perigastrischen Abschnitt der Leibeshöhle durch eine quere, unvollkommene Scheidewand getrennt wird, in welcher die linken und rechten Flügelmuskeln verlaufen. Das Herz empfängt sein Blut durch seitliche Ostien (8 Paar, oft auch weniger, bis zu 1 Paar) aus dem Pericardialsinus, selten direkt aus der großen Leibeshöhle durch ventrale Öffnungen (manche *Orthopteren*). Indem Segelventile von den Rändern der Ostien in das Herzlumen vorspringen und bei der von hinten nach vorn fortschreitenden Systole nicht nur die Ostien verschließen, sondern auch einen Abschluß gegen den rückwärts gelegenen Teil des Herzens bewirken, entsteht das Bild einer Kammerung des Herzens. Durch eine vordere Aorta gelangt das Blut in die Leibeshöhle und von dieser kehrt es in den Pericardialsinus zurück, letzteres vermöge der Flügelmuskeln, welche durch ihre Kontraktion einen Druck auf die Eingeweide ausüben und zugleich den Pericardialsinus erweitern. Eine gewisse Regelmäßigkeit der Zirkulation wird durch die Anordnung der Eingeweide, des Fettkörpers und der Muskeln bedingt, besonders in den Extremitäten. Akzessorische pulsierende Ampullen können an der Antennenbasis (*Orthopteren*) der Blutbewegung nachhelfen. Merkwürdig ist, was von vielen behauptet, von anderen aber bestritten wird, daß manche Käfer, z. B. *Meloiden* („spanische Fliegen“) und *Coccinellen* durch die Gelenkhäute der Beine zur Verteidigung Blut ausspritzen, welches reizende Stoffe (Cantharidin) enthält.

Die Insekten sind getrenntgeschlechtlich; ihre Geschlechtsdrüsen (Fig. 422, 423) zeigen bei manchen *Apterygoten* Andeutungen segmentaler Anordnung; sie werden aus einigen wenigen oder zahlreichen Ei- resp. Samenröhren gebildet; letztere können zu ovalen Körperchen zusammengeknäuel sein. Ovarien und Hoden sind paarig, links und rechts im Abdomen gelagert. Ihre ebenfalls paarigen Ausführwege (Vasa deferentia, Oviducte) münden bei *Ephemeriden* und jungen *Apterygoten* jederseits getrennt. Bei den meisten Insekten findet sich dagegen eine unpaare, dicht vor dem After gelegene Geschlechtsöffnung, was so zu erklären ist, daß sich mit den primitiven paarigen mesodermalen Ausführgängen eine unpaare ectodermale und daher von Chitin ausgekleidete Einstülpung verbunden hat, der Ductus ejaculatorius des Männchens, die Vagina des Weibchens. Abgesehen von mancherlei akzessorischen Drüsen, sind als weitere Differenzierungen des Geschlechtsapparats hervorzuheben: beim Männchen die Vesiculae seminales, Ausweitungen oder Aussackungen der Samenleiter, beim Weibchen das Receptaculum seminis und die Bursa copula-

Blutgefäßsystem.

Geschlechtsorgane.

trix. Letztere dient bei der Begattung zur Aufnahme des Penis; sie kann mit der Scheide identisch sein oder sie ist ein Blindsack der Scheide oder eine besondere Einstülpung der Haut, die durch einen inneren Kanal in die Scheide mündet. Am wichtigsten für die Biologie der Insekten ist das Receptaculum seminis, ein gestielter, bläschenförmiger Anhang der Scheide oder auch der Bursa, in welchem das Sperma lange Zeit lebend aufbewahrt wird, besonders lang bei Insekten, die nur einmal in ihrem Leben begattet werden, bei der *Biene* z. B. 4 Jahre. Bei der Ablage werden die Eier von hier aus mit Samenfäden versehen. Da sie schon im Ovar mit einem festschaligen Chorion umgeben worden sind, muß das Eindringen der Spermatozoen durch einen Mikropylapparat ermöglicht werden, feine, das Chorion an einem Ende durchbohrende Kanälchen von komplizierter Struktur.

Die Eiablage erfolgt bei den meisten Insekten mittelst komplizierter Hilfsapparate, die vornehmlich in zweierlei Weise gebildet sein können.

Fig. 422.

Fig. 423.

Fig. 422. Männlicher Geschlechtsapparat von *Melolontha vulgaris*. *t* Hoden, *vd* Vas deferens, *rs* Vesicula seminalis, *gl* Anhangsdrüsen (aus Gegenbaur).

Fig. 423. Weiblicher Geschlechtsapparat von *Hydrobius fuscipes*. *o* Eiröhren, *ov* Oviduct mit Drüsenanhängen, *gl* schlauchförmige Drüsen, *rs* Receptaculum seminis mit Anhangsdrüsen, *v* Vagina, *bc* Bursa copulatrix (aus Gegenbaur nach Stein).

Bei *Käfern*, *Zweiflüglern* und *Schmetterlingen* sind die letzten Körpersegmente klein, ins Innere des Körpers zurückgezogen und werden bei der Eiablage zu einer langen Röhre hervorgestülpt. Bei *Orthopteren*, *Hymenopteren*, *Hemipteren* und *Libellen* dagegen wird die Legeröhre (Terebra) durch besondere Anhänge, die Gonapophysen, gebildet, 4–6 an der Zahl, welche von den ventralen Schienen des 8. und 9. Abdominalsegments entspringen. Bei *Orthopteren* legen sich je zwei säbelförmige Anhänge des 8. und 9. Abdominalsegments zu einer Scheide zusammen, in welcher die 2 übrigen ebenfalls dem 9. Segment angehörigen Stücke eingeschlossen sind. Bei *Hymenopteren* (Fig. 444) sind diese letzteren zu einer Rinne verwachsen, in welcher die beiden Stücke des 8. Segments als Stechborsten oder Sägen auf und ab gleiten, während zwei weitere Stücke, die „Stachelscheiden“, etwas abseits liegen. Bei vielen *Hymenopteren* (Bienen, Wespen) kann der Apparat in das Körperinnere zurückgezogen werden; er wird dann häufig seiner ursprünglichen Bedeutung entfremdet und zu einer mit

einer Giftdrüse ausgestatteten Angriffswaffe umgestaltet, dem *Aculeus* oder Stachel, der seiner Entstehung nach auf weibliche Tiere beschränkt sein muß. — Beim Männchen findet sich meistens ein aus dem Abdomen vorstültpbarer langer Penis, welcher von kompliziert gebauten Chitinstücken gestützt wird, die von den weiblichen Geschlechtsanhängen erheblich abweichen. Weitere Männchen und Weibchen äußerlich unterscheidende Sexualcharaktere sind durch Unterschiede in der Gestalt der Antennen, in Form und Farbe der Flügel, Beschaffenheit der Augen etc. gegeben (Fig. 71).

Bei vielen Insekten haben die Eier die Fähigkeit, sich ohne Befruchtung in normaler Weise zu entwickeln. *Blattläuse* und *Rindentläuse* pflanzen sich in dieser Weise viele Generationen hindurch parthenogenetisch fort; auch bei anderen *Insekten*, besonders *Hymenopteren*, *Schmetterlingen* und *Netzflüglern* ist Parthenogenese weitverbreitet. Viel seltener als die gewöhnliche Parthenogenese ist die Pädogenese, die parthenogenetische Fortpflanzung von Larven; man kennt sie nur von gewissen *Dipteren*, wie z. B. von der Gattung *Miastor*. In den weiblichen *Miastor*larven (Fig. 424) entwickeln sich die Eier noch vor Anlage der Ausführwege, so daß die junge Brut nur durch Platzen der Mutter frei werden kann. Nachdem mehrere pädogenetische Generationen sich wiederholt haben, verpuppen sich die zuletzt gebildeten Larven und liefern männliche und weibliche Mücken.

Mit Ausnahme der genannten pädogenetischen Formen, ferner der *Pupiparen*, vieler *Aphiden* und einiger anderer viviparer Arten (*Chrysomelinen*) sind die Insekten ovipar. Die Embryonalentwicklung beginnt mit der superficiellen Furchung erst längere Zeit nach der Ablage der Eier (Fig. 106). Im weiteren Verlauf derselben kommt es zur Bildung von Embryonalanhängen, des Dottersacks und des Amnion. Ersterer ist im Gegensatz zu der gleichnamigen, der Bauchseite angehörigen Bildung der Wirbeltiere rückenständig; das Amnion dagegen ist bauchständig; es ist eine dünne Zellschicht, welche den Embryo ventral bedeckt und ähnlich dem Wirbeltieramnion entsteht, indem das Blastoderm links und rechts, vorn und hinten von der Embryonalanlage oder dem Keimstreif Falten bildet, welche über dem Embryo zu einer Hülle verwachsen.

Die postembryonale Entwicklung gewinnt durch zwei Momente ein besonderes Gepräge. 1. Wie bei den übrigen Arthropoden wird ein Wachstum nur durch periodische Häutungen ermöglicht, so daß der Lebenscyclus eines Insekts sich aus mehreren durch Wechsel des Chitinkleids abgegrenzten Perioden oder Stadien zusammensetzt. 2. Kein aus dem Ei ausschließendes Insekt hat Flügel. Sind dieselben im ausgebildeten Insekt, der Imago, vorhanden, so müssen sie während des Larvenlebens erzeugt werden. Diese postembryonale Entwicklung der Flügel ist Ausgangspunkt der Metamorphose der Insekten geworden; sie steht so sehr im Vordergrund

Parthenogenese.
Pädogenese.

Embryonalentwicklung.

Fig. 424. Larve einer Gallmücke (*Cecidomyide*) mit pädogenetisch erzeugten Tochterlarven (aus Hatschek nach Pagenstecher).

des Interesses, daß man alle Ursache hat, an der auf sie basierenden Einteilung der Entwicklungsweisen in ametabole Entwicklung (keine Metamorphose), hemimetabole E. (Metamorphosis incompleta), holometabole E. (M. completa) festzuhalten.

Eine ametabole Entwicklung ist dem Gesagten zufolge nur bei flügellosen Insekten möglich, deren postembryonale Entwicklung dann nur unter dem Bild periodischer Häutungen verläuft. Wenn es bei nicht wenigen flügellosen Formen gleichwohl zur Metamorphose kommt, so hat das zumeist darin seinen Grund, daß die betreffenden Insekten (*Flöhe*, ungeflügelte *Schmetterlinge*, *Ameisen* etc.) von geflügelten Urformen abstammen und von ihnen die Metamorphose als eine fest eingewurzelte und daher auch nach dem Flügelverlust fortbestehende Entwicklungsweise ererbt haben.

Das Wesen der hemimetabolen Entwicklung besteht darin, daß der Unterschied zwischen dem frisch ausgeschlüpften Tier, der Larve, und dem geschlechtsreifen Insekt, der Imago, allmählich ausgeglichen wird (Fig. 425). Oft treten schon bei der zweiten Häutung die Flügel-

Fig. 425. Unvollkommene Metamorphose von *Perla nigra* (aus Huxley). A Flügellose Larve, B Larve mit Flügelscheide (1 u. 2). C ausgebildetes Tier, I—III Thoraxsegmente.

anlagen als kleine Falten im Chitinkleide des Meso- und Metathorax auf: sie wachsen mit jeder Häutung, bis sie mit der letzten die Größe, Form und Beweglichkeit der funktionsfähigen Flügel gewinnen. Man nennt diese Anlagen Flügelscheiden (B 1 u. 2), weil ihr Chitinüberzug eine Hülle bildet, in welcher zusammengedrängt und gefaltet die Flügelanlage des nächsten Stadiums und bei der letzten Häutung der definitive Flügel eingeschlossen liegt. Da die Larven durch den Mangel der Flugorgane unter andere Lebensbedingungen versetzt werden als die fliegenden Insekten, unter Lebensbedingungen, welche vielfach besondere Einrichtungen im Bau verlangen, so kann schon bei der hemimetabolen Entwicklung der Unterschied

zwischen Larve und Imago durch Ausbildung spezifischer Larvenorgane gesteigert werden, wie die *Libellen* und *Eintagsfliegen* lehren, deren im Wasser wohnende Larven von der Imago nicht nur durch den Flügelmangel unterschieden sind, sondern auch durch abweichende Gestalt, anderweitigen Bau der Mundgliedmaßen, vor allem aber durch die Anwesenheit der bei der letzten Häutung meist schwindenden Tracheenkiemen (Fig. 420).

Steigerung der Unterschiede in den Lebensbedingungen, denen sich Larve und Imago anzupassen haben, führt zu einer divergenten Entwicklung beider und damit Hand in Hand zu einer Vermehrung der Larvencharaktere. So kommt es zur vollkommenen Metamorphose (holometabolen Entwicklung). Um die Vorteile ihrer besonderen Anpassung an die Umgebung ausnutzen zu können, behalten die Larven möglichst lange ihre spezifische Gestalt bei; die allmähliche Annäherung an die Imago unterbleibt, und die zur Metamorphose nötigen Veränderungen der Gestalt und des Baues werden mehr und mehr in das Endstadium, in den Zeitraum zwischen den beiden letzten Häutungen, zurückgedrängt. In diesem Zeitraum vollzieht sich eine

so energische Umformung des Organismus, daß die Ausübung der gewöhnlichen Lebensverrichtungen, namentlich der Fortbewegung und Ernährung, behindert oder unmöglich gemacht wird. Das letzte Stadium des Larvenlebens wird somit zu einem Stadium der Ruhe, zum Puppenstadium, auf dessen Existenz daher bei der Definition der vollkommenen Metamorphose das Hauptgewicht gelegt werden muß. Je vollkommener der Zustand der Ruhe ist, um so ausgesprochener ist auch der Charakter der holometabolen Entwicklung. Von diesem Gesichtspunkt aus unterscheidet man nun verschiedene Formen der Puppen: *P. liberae*, *P. obtectae* und *P. coarctatae*. Bei den freien Puppen (*P. liberae*, Fig. 426) erheben sich die Extremitäten weit über die Körperoberfläche, so daß man nicht nur die Körpergliederung, sondern auch die Antennen (*at*), Beine ($p'-p'''$), Flügel (a', a''), vielfach auch die Mundwerkzeuge der Imago deutlich erkennen kann. Solche freie Puppen können ein gewisses Maß von Ortsbewegung besitzen, wie z. B. die Puppen vieler *Neuropteren* und *Mücken*, welch letztere im Wasser auf und nieder tauchen. — Die gedeckten Puppen (*P. obtectae*) haben im Moment der Verpuppung

Puppe.

Fig. 426. Larve (Engerling) und Puppe (in ventraler und seitlicher Ansicht) vom *Maikäfer*; *o* Augen, *at* Antennen, $p'-p'''$ Beine, a', a'' Vorder- und Hinterflügel, *st* Stigmen, *an* After.

noch hervortretende Extremitäten, welche aber beim Erhärten der Chitinhaut dem Körper dicht angepreßt werden, so daß man selbst bei genauem Zuschauen nur undeutliche Konturen (Fig. 427) wahrnehmen kann. Die Bewegungen beschränken sich auf Zuckungen des ganzen Körpers, wie man sie z. B. bei den Schmetterlingspuppen durch äußere Reize hervorrufen kann. — Völlig unbeweglich endlich erscheinen die Tönnchenpuppen (*P. coarctatae*), weil hier die Puppe (ihrem Bau nach eine *P. libera*) noch von einer weiteren Hülle, der letzten Larvenhaut, umschlossen wird (*Muscarien*).

Noch größer als bei den Puppen ist die Mannigfaltigkeit der Gestalt auf den früheren Larvenstadien. Hier stehen Bau und Körpergliederung so vollkommen unter dem Einfluß der Existenzbedingungen, daß je nach der Gleichartigkeit oder Verschiedenartigkeit derselben systematisch fernstehende Insekten ähnliche, verwandte Arten dagegen sehr verschieden gestaltete Larven haben können. Die Blätter nagenden Larven der *Schmetterlinge* und *Blattwespen* sind lebhaft gefärbte Raupen (Fig. 428), d. h. Larven, deren Brustextremitäten klein bleiben und durch Bauchextremitäten, die fleischigen *Pedes spurii* (*p. s.*), und die Nachschieber (*n*) unterstützt werden. Die vom Raub lebenden Larven vieler *Käfer* und *Netzflügler* haben lange Brustbeine und kräftige Mandibeln, dagegen keine Afterfüße. Andere Käferlarven, welche im Holz bohren oder in der Erde leben (Fig. 426), haben einen plumpen, weißlichen Körper mit oft rudimentären oder gänzlich fehlenden Beinen; sie leiten über zu den madenartigen Larven, bei denen auch die Mundgliedmaßen undeutlich werden und selbst der Unterschied von

Larve.

Kopf und Thorax schwinden kann. Solche weiße, weichhäutige, geringelte Säcke finden sich bei den meisten *Hymenopteren*, den *Entophagen* und *Aculeaten* (z. B. *Bienen*, Fig. 58), ferner bei einem Teil der *Dipteren* (Fig. 429); das sind Tiere, deren Larven in einem Überfluß von Nahrung leben, weil sie entweder Parasiten sind oder durch die Brutpflege der Mutter mit genügender Nahrung versehen werden.

Imaginal-
scheiben.

Bei einer äußerlichen Betrachtung der holometabolen Entwicklungsstadien gewinnt man den Eindruck, als ob alle die besprochenen Larvenformen das Gemeinsame hätten, daß nicht nur die Flügel, sondern auch die übrigen Gliedmaßen der Imago gänzlich fehlen oder daß die Gliedmaßen wenigstens eine völlig andere Gestalt besitzen; man möchte glauben, daß die Flügel und vielfach auch die Fühler, Beine und Kiefer erst im Moment der Verpuppung auftreten, dann aber gleich in einer auffallenden Größe und Vollkommenheit. Eine genauere Untersuchung lehrt jedoch, daß die

Fig. 427.

Fig. 428.

Fig. 429.

Fig. 427. Puppe von *Sphinx ligustri* (nach Leunis-Ludwig). 1 Auge, 2 Kopf, 3 Fühler, 4—6 Thoraxsegmente, 7 hintere, 8 vordere Flügel, 9 Beine, 10 Rüssel, 11 Abdominalsegmente, 12 Stigmen.

Fig. 428. Raupe von *Sphinx ligustri*. p Brustfüße, ps Pedes spurii, n Nachschieber, st Stigmen (nach Leunis-Ludwig).

Fig. 429. Larven von *Musca vomitoria* (nach Leuckart).

Anlagen zu allen diesen Teilen (den Flügeln, Mundwerkzeugen etc. der Imago) schon lange vor der Verpuppung, vielfach schon bei der ersten Larvenhäutung gebildet werden. Die Flügel eines *Schmetterlings* sind schon in der Raupe vorhanden als kleine, mit jeder Häutung wachsende Höcker oder Falten der Oberfläche, die nur deswegen äußerlich nicht wahrgenommen werden, weil sie durch Einstülpung in die Tiefe verlagert und in ein auf der Haut mündendes Säckchen eingeschlossen sind. Solche Anlagen nennt man „Imaginalscheiben“; durch ihren Nachweis wird der Unterschied zwischen vollkommener und unvollkommener Verwandlung einigermaßen verwischt, indem auch bei ersterer der Bau der Imago, wenn auch in verborgener Weise, von langer Hand vorbereitet wird. Trotz alledem bleibt für das Insekt während der Puppenruhe noch außerordentlich viel umzugestalten; die Muskeln müssen den neuen Fortbewegungsorganen, der Darm der neuen Ernährungsweise angepaßt, die Körpereinteilung und

das Nervensystem umgeformt werden. Da somit ein großer Teil der bisherigen Organisation eingeschmolzen wird, damit das so gewonnene Material zum Neuaufbau der Organe verwandt werden kann, erklärt sich die breiweiche Beschaffenheit des Puppeninhalts; letzterer kann bei raschem Verlauf der Umschmelzung zu einem so gleichförmigen Material undeutlich abgegrenzter Zellen werden, daß man fälschlich annahm, die Puppe sei auf den indifferenten Zustand des Eies zurückgekehrt („Histolyse“ der *Fliegen*).

Mit dem Geschlechtsleben der Insekten hängt die bei *Archipteren* (*Termiten*) und *Hymenopteren* (*Bienen*, *Hummeln*, *Wespen*, *Ameisen*) auftretende Staatenbildung zusammen; sie beruht darauf, daß zu den für die Vermehrung sorgenden Geschlechtstieren, den Männchen („Königen“, „Drohen“) und den Weibchen („Königinnen“, „Weiseln“) sich die „Arbeiter“ gesellen, welche für den Schutz und die Ernährung der Jungen und den Bau der oft äußerst komplizierten Nester zu sorgen haben, dagegen vermöge des rudimentären Charakters ihrer Geschlechtsorgane verhindert sind, an der Fortpflanzung sich zu beteiligen. Diese „Neutra“ sind bei *Hymenopteren* rudimentäre Weibchen, bei *Termiten* außerdem auch rudimentäre Männchen. Bei *Termiten*, *Wespen* und *Bienen* scheint die rudimentäre Beschaffenheit der Geschlechtsorgane ausschließlich durch ungenügende Fütterung während des Larvenlebens bedingt zu sein; für die *Ameisen* wird das gleiche von manchen Forschern behauptet, von anderen bestritten. Bei den *Ameisen* ist der Unterschied zwischen Geschlechtstieren und Arbeitern häufig durch Übergänge verwischt (ergatoide und ergatomorphe W.); aber auch da, wo der Unterschied am schärfsten ausgeprägt ist, wie bei den *Bienen*, können Arbeiterinnen nachträglich durch starke Fütterung zum Eierlegen gebracht werden („Drohenmütterchen“). Nicht selten findet man verschiedengestaltige (polymorphe) Arbeiter; sehr verbreitet ist die Differenzierung in kleinköpfige Arbeiter und großköpfige, mit mächtigen Mandibeln ausgerüstete „Soldaten“ (*Termiten*, *Ameisen*). — Bei *Wespen* und *Bienen*, wie vielen anderen *Hymenopteren* wirkt die Befruchtung geschlechtsbestimmend, insofern befruchtete Eier sich zu Weibchen, unbefruchtete sich zu Männchen entwickeln; wahrscheinlich gilt ähnliches auch für die *Ameisen*, obwohl die Einrichtung hier nicht mit gleicher Präzision wirkt; es steht fest, daß hier unter Umständen aus unbefruchteten Eiern auch Weibchen entstehen können.

Die Staaten der *Termiten* und *Ameisen* werden durch Aufnahme anderweitiger Tiere, sogenannter „Gäste“ oder „Symphilen“ aus den verschiedensten Ordnungen der Insekten, vornehmlich von *Käfern*, kompliziert; die Gäste werden samt ihrer Brut gepflegt und gefüttert wegen der süßen Säfte, welche sie erzeugen; die Staaten der Ameisen komplizieren sich noch weiter durch Aufzucht von Sklaven. In den Nestern mancher tropischer *Termiten*- und *Ameisen*-Arten findet man endlich die merkwürdigen Pilzgärten, Reinkulturen von Hutpilzen auf einer organischen Unterlage, die von den Ameisen aus gekauten Blättern hergestellt wird; die Pilze werden umkultiviert, so daß sie keine Fruchtkörper, sondern blumenkohlartige, zur Nahrung dienende Wucherungen erzeugen.

Diese verwickelten Leistungen Staaten bildender Insekten, die Fähigkeit, sich untereinander zu verständigen und Angehörige des Staates von Artgenossen anderer Staaten zu unterscheiden, das hohe Maß von Aufopferungsfähigkeit für den Staat waren lange Zeit Veranlassung, vornehmlich den *Ameisen* und *Bienen* eine hohe Stufe moralischer und intellektueller Entwicklung zuzuschreiben. Die Auffassung war verfehlt.

Staaten-
bildung.

Da die Tiere im wesentlichen dieselben Handlungen verrichten, wenn sie von ihresgleichen getrennt aus der Puppe gezogen wurden und somit nicht zur Arbeit angeleitet werden konnten, handelt es sich offenbar um angeborene komplizierte Reflexe, nicht um bewußte, erlernte Handlungen. Immerhin besteht ein gewisses Lernvermögen, ein Vermögen, unter außergewöhnlichen Verhältnissen die Handlungsweise zu modifizieren. — Merkwürdig ist, daß die so ähnlichen staatlichen Organisationen der *Termiten* und *Ameisen* sich vollkommen unabhängig voneinander entwickelt haben, ebenso die Staaten der einander so nahe verwandten *Vesparien* und *Apiarien*, da in jeder der beiden Familien es jetzt noch solitäre und soziale Arten gibt.

Systematik.

Bei der **Systematik** der Insekten verlangen 4 Momente besondere Berücksichtigung: 1. die Körpergliederung, bei welcher zu beachten ist, ob die Thorax- oder Abdominalsegmente gleichförmig aufeinander folgen oder ob sich der Thorax namentlich vermöge engerer Vereinigung seiner drei Ringe vom Kopf und Abdomen scharf abgegliedert hat; 2. die Beschaffenheit der Flügel, welche bei niederen Formen fehlen oder zarte, mit reichlichem Flügelgeäder versehene, an beiden Thoraxsegmenten gleichförmige Chitinblätter sind, während für höhere Formen teilweise Rückbildung des Flügelgeäders oder lederartige Erhärtung des Chitins, ferner divergente Entwicklung oder partielle Rückbildung der Vorder- und Hinterflügel charakteristisch ist; 3. Bau der Mundwerkzeuge und 4. Art der Entwicklung, zwei Momente, über welche schon oben das Nähere gesagt wurde. Unter gleichmäßiger Berücksichtigung der genannten Verhältnisse fällt es leicht, 6 scharf umschriebene, auch dem Laien ohne weiteres verständliche Ordnungen herauszuheben: 1. *Lepidopteren*, 2. *Dipteren*, 3. *Aphanipteren*, 4. *Rhynchoten*, 5. *Hymenopteren*, 6. *Coleopteren*. Der verbleibende Rest wurde früher auf die beiden Ordnungen der *Orthopteren* und *Neuropteren* verteilt; jetzt hält man diese Gruppen für wenig natürlich und hat versucht, sie in mehr oder minder zahlreiche Ordnungen aufzulösen. Hier soll diesen Bestrebungen insofern Rechnung getragen werden, als wir von den *Neuropteren* die *Pseudoneuropteren* oder *Archipteren*, von den *Orthopteren* die ungeflügelten Formen, die *Apterygoten*, trennen werden.

I. Ordnung. Apterygoten (Apterogenea) Urinsekten.

An die Spitze der *Insekten* müssen wir kleine unansehnliche, ametabole, flügellose Formen stellen, die sich von anderen flügellosen Formen darin unterscheiden, daß keine Hinweise existieren, daß jemals Flügel bestanden haben. Man hält sie daher für Reste von Urformen der *pterygoten Insekten*, wozu man um so mehr Ursache hat, als auch sonst ihre Organisation sehr primitiv ist; echte Facettenaugen fehlen meistens und können durch einzelne oder gehäufte Stemmata ersetzt sein; die Tracheen — bei den meisten *Collembolen* rückgebildet — bestehen in der Regel aus völlig getrennten Tracheenbüscheln. Vor allem aber existieren Reste von abdominalen Extremitäten und damit Hinweise auf nähere Verwandtschaft mit *Myriapoden*. Bei manchen *Myriapoden* (*Scolopendrella*) findet man kleine Griffel an der Extremitätenbasis und daneben ausstülpbare Säckchen. Griffel und Säckchen kehren bei *Campodea* und *Thysanuren* wieder, bei *Campodea* außerdem am 1. Abdominalsegment ein rudimentäres Beinpaar; 2 resp. 3 weitere Beinpaare finden sich bei *Acerentomon* und *Protopteron*. Anhänge am

hinteren Körperende, Cerci, werden ebenfalls als abdominale Gliedmaßen gedeutet. Die Mundgliedmaßen sind kauend oder stechend, häufig rudimentär.

I. Unterordnung. *Thysanuren*. Körper langgestreckt, mit langen Borsten (Cerci) am hinteren Ende versehen. *Lepisma saccharina* L., Zuckergast, auch Silberfischchen genannt wegen seines silberglänzenden Schuppenkleides; *Machilis maritima* Latr. (Fig. 406); *Campodea staphylinus* Westw. (Fig. 357), im Bau der Mundgliedmaßen den *Collembolen* ähnlich.

II. Unterordnung. *Collembolen*. Körper gedrunken, am hinteren Ende mit zwei gegliederten Anhängen (Furca), die als Springstangen benutzt werden, indem sie, bauchwärts eingeschlagen, den 1—3 mm langen Körper vorwärts schleudern. Auf dem Wasser lebt *Podura aquatica* L., auf dem Schnee und Eis die *Degeeria nivalis* L. (Schneefloh) und *Desoria glacialis* Nic. (Gletscherfloh).]

II. Ordnung. Archipteren oder Pseudoneuropteren, Urflügler.

Die *Archipteren* zeigen uns den Urtypus beflügelter Insekten. Ihr langgestreckter Körper besteht aus zahlreichen Segmenten und trägt meist noch die Schwanzborsten (Cerci) der *Thysanuren*. Die Flügel sind zarthäutig, glasartig, durchsichtig, von einem dichten Flügelgeäder gestützt und vollkommen gleich oder nahezu gleich an Mittel- und Hinterbrust entwickelt, öfters auch rückgebildet. Die Kiefer sind rechte Typen beißender Mundgliedmaßen; an den Maxillen und der Unterlippe sind Innen- und Außenlade gut entwickelt; an der Unterlippe weist häufig ein Einschnitt im Mentum auf die Verwachsung aus zwei Teilen (Stipites der zweiten Maxillen). Dem ursprünglichen Bau entspricht auch die ursprüngliche Art der Entwicklung, welche in der Regel eine hemimetabole ist. Der Unterschied der Larve von der Imago beschränkt sich auf den Mangel der Flügel, wozu sich noch die Anwesenheit wenig auffallender Larvenorgane (Kiemen der *Amphibiotica*) gesellen kann. Öfters wird die Entwicklung eine direkte, wenn nämlich die Imagines (bei einem Teil der *Termiten* und *Psociden*) flügellos sind.

Die *Archipteren* wurden früher wegen der Ähnlichkeit ihrer Flügel zu den holometabolen *Neuropteren* gestellt, später auf Grund ihrer Mundgliedmaßen und hemimetabolen Entwicklung von ihnen getrennt und den ihnen in beider Hinsicht gleichenden *Orthopteren* zugerechnet. Gegen eine Vereinigung mit den *Orthopteren* spricht die Beschaffenheit der Flügel.

I. Unterordnung. *Corrodentien*. Die Larven unterscheiden sich von den Imagines bei den geflügelten Formen, abgesehen von der Größe, durch den Flügelmangel, bei den ungeflügelten Formen nur durch ihre Kleinheit. — Die bekanntesten Vertreter sind die *Termiten* oder *weißen Ameisen*, deren deutscher Name leicht über die systematische Stellung der Tiere täuschen kann. Den echten *Ameisen* (*Hymenopteren*) gleichen sie in der Staatenbildung, sogar in auffälligen Besonderheiten derselben, wie Pilzkulturen, Aufnahme von Gästen (Termitophilen); sie unterscheiden sich von ihnen durch ihre gleichförmige Körpergliederung, die Beschaffenheit ihrer Mundwerkzeuge und ihre niemals holometabole Entwicklung, ferner dadurch, daß sich unter den „Arbeitern“ nicht nur Weibchen, sondern auch Männchen befinden. Ein meist aus vielen tausend Tieren bestehender Termitenstaat baut sich einen aus kunstvoll angelegten Gängen, Vorratskammern, Wochenstuben etc. bestehenden Bau. Als nächtliche Tiere graben

sie sich, ohne je an die Oberfläche zu kommen, in altes Holz (Balkengerüst der Häuser, Möbel, Bilderrahmen, Baumstämme des Waldes etc.) ein, wobei sie den Einsturz ihrer Wohnstätte veranlassen können; sie tapezieren die Räume mit einer festen, zementartigen Masse aus, dem gefressenen und durch den After wieder entleerten Abraum. Viele Arten bedürfen keiner Grundlage, sondern errichten ihre domartigen, manchmal 3—5 m hohen, 6—8 m im Durchmesser breiten Wohnungen aus gekauter Erde frei auf dem Boden. Im Termitenvolk unterscheidet man zunächst flügellose und geflügelte Tiere, jene mit direkter, diese mit hemimetaboler Entwicklung (Fig. 430). Jene sind häufig blind, mit kräftigen Mandibeln ausgerüstet und zerfallen in 2 Stände, die Arbeiter (3) und die großköpfigen Soldaten (4). Die geflügelten Tiere (1) besitzen funktionsfähige Geschlechtsorgane; sie schwärmen nach beendeter Metamorphose aus. Nach einiger Zeit werden die Flügel nahe der Basis abgeknickt und

Fig. 430. *Termes lucifugus*. 1 geflügeltes Geschlechtstier, 2 Weibchen nach Verlust der Flügel mit Resten derselben, 3 Arbeiter, 4 Soldat (aus Leunis-Ludwig).

abgeworfen, Männchen („Könige“) und Weibchen („Königinnen“) gründen entweder gemeinsam einen neuen Staat oder ziehen in einen vorhandenen ein. Nach der Begattung schwillt das Abdomen der „Königin“ unter enormer Eiproduktion zu einem unförmlichen Sack an. Da die ausschwärmenden Termiten von Vögeln und anderen Tieren verfolgt werden, kommt es vor, daß in manchen Stock kein Königspärchen zurückkehrt. In diesem Fall wird die Fortpflanzung durch Reservemännchen und -weibchen besorgt, Geschlechtstiere, welche die Metamorphose nicht beenden, sondern auf dem Stadium mit Flügelscheiden verharren; bei *Termes lucifugus* sollen sie allein die Fortpflanzung besorgen. Die *Termiten* besitzen die Fähigkeit, durch

Quantität und Qualität des Futters die Entwicklung der Larven zu modifizieren und zu bestimmen, welche Stände des Staates aus ihnen hervorgehen werden. — Gegen die echten Ameisen führen die Termiten erbitterte Kriege. *Termes lucifugus* Rossi in Südeuropa hat namentlich in La Rochelle und Rochefort im 18. Jahrhundert den Einsturz zahlreicher Häuser verursacht. *Termes fatalis* L. in Afrika baut mehrere Meter hohe Erdhügel.

Den Termiten nahe verwandt sind die vielfach flügellosen *Psociden*, Staub- und Bücherläuse. *Troctes divinatorius* Müll., ein weißliches, im Staub überall häufiges, flügelloses Tier von ca. 1 mm Länge. Wahrscheinlich reihen sich hier auch die *Mallophagen* an, flügellose, wie Läuse auf der Haut von Säugetieren und Vögeln lebende Tiere, die vielfach auch zu den Läusen gestellt wurden, sich aber durch kauende Mundgliedmaßen von ihnen unterscheiden. *Trichodectes canis* Deg., Hundelaus; *Philoaterus communis* Nitzsch., Federlaus, auf Finken.

II. Unterordnung. *Amphibiotica*. Drei Familien der *Archipteren*, die *Perliden*, *Ephemeriden* oder Eintagsfliegen und die *Libelluliden* (Odonaten) oder Wasserjungfern, obwohl anatomisch ganz erheblich voneinander unter-

schieden, haben das Gemeinsame, daß ihre Larven im Wasser leben und hier mit Tracheenkiemen atmen (Fig. 420). Letztere sind ventral gelagerte Büschel bei *Perliden*, flügelartige oder büschelförmige Anhänge an der Seite des Abdomens bei *Ephemeriden*, bei *Libelluliden* drei blattartige Anhänge am After oder reiche Tracheenverästelungen an dem Wasser aus- und einpumpenden Mastdarm. Sämtliche hierher gehörige Larven sind gefährliche Räuber, besonders die Larven der auch als Imagines äußerst gefräßigen Libellen (Fig. 431). Die Libellenlarven haben zum Einfangen der Beute ein Labium mit stark verlängertem Mentum und Submentum, welches in der Ruhe als „Maske“ unter dem Kopf zusammengeklappt liegt, zum Angriff aber blitzschnell hervorgeschleudert werden kann. — *Perla bicaudata* L., im Frühjahr sehr verbreitet. *Ephemera vulgata* L. (Fig. 432) tritt nebst anderen verwandten Arten zeitweilig in solchen Schwärmen auf, daß die Leichen der Tiere zum Düngen benutzt werden (Uferaaß). Die Imagines

nehmen keine Nahrung zu sich, sondern sterben nach der Begattung und Eiablage (wenige Stunden nach der Beendigung der über mehrere Jahre sich hinziehenden Metamorphose) ab; Ausnahme die lebendig gebärende, daher ca. 3 Wochen lebende *Chlocopsis diptera*. *Libellula depressa* L., *Aeschna grandis* L., *Calopteryx virgo* L. Männchen und Weibchen aller Libellen sind sowohl an den eigentümlichen Begattungswerkzeugen, als auch an ihren verschiedenen Färbungen leicht zu unterscheiden.

III. Unterordnung. *Physopoden* oder *Thysanopteren*, Tiere mit schmalen, beiderseits bewimperten Flügeln, mit Haftblasen an den Füßen und rudimentärer, zum Saugen eingerichteter Mundbewaffnung. Die Stellung der Gruppe im System ist sehr zweifelhaft. *Thrips cerealium* Halib., dem Getreide schädlich.

III. Ordnung. Orthopteren, Gradflügler.

Die *Orthopteren* teilen mit den *Archipteren* zwei schon bei diesen besprochene Merkmale: 1. Die hemimetabole Entwicklung, welche beim Mangel der Flügel zur ametabolen wird; 2. die kauenden Mundgliedmaßen, an denen besonders auffällt, daß die Außenlade der Maxillen die Form der „Galea“ hat, daß an der Unterlippe sämtliche Laden getrennt bleiben und daß das Mentum die Verschmelzung aus zwei Teilen noch erkennen läßt (Fig. 414). Dagegen hat die bei den *Archipteren* beschriebene primitive, zarte Beschaffenheit der Flügel einer pergamentartigen Härte Platz gemacht, welche den Namen „*Orthopteren*“ veranlaßt hat. Indem dieselbe sich an den schmalen Vorderflügeln,

Fig. 431.

Fig. 432.

Fig. 431. Larve von *Aeschna grandis* (nach Rösel v. Rosenhof). *m* Maske, *a¹* vordere, *a²* hintere Flügelscheiden, *st* Stigmen.

Fig. 432. *Ephemera vulgata* (aus Schmarda). Schwanzborsten (die paarigen Borsten sind die Cerci) nicht bis zum Ende ausgezeichnet.

welche die weicheren, meist einfaltbaren und zum Fluge besonders dienenden Hinterflügel decken, am meisten bemerkbar macht, erhalten viele *Orthopteren* eine große Ähnlichkeit mit den *Käfern*. Vor einer Verwechslung schützt die Untersuchung der bei den *Käfern* vereinfachten Unterlippe, sowie der Nachweis der Holometabolie bei letzteren. Am Abdomen findet man Cerci, öfters auch Styli. In der inneren Anatomie (Fig. 419) fällt besonders die große Zahl der Vasa Malpighii auf.

I. Unterordnung. *Cursorien* (*Blattiden*). Orthopteren mit mäßig langen, zum raschen Lauf geeigneten Beinen. Die Tiere ähneln den Käfern, einmal durch die Gestalt des Prothorax, zweitens durch die elytrenartigen Vorderflügel. Die Flügel können je nach den Arten in beiden Geschlechtern vorhanden sein oder fehlen. Rückbildung der Flügel ist beim Weibchen häufiger als beim Männchen. *Periplaneta orientalis* L., Brotschabe, schwarzbraun, besonders in Bäckerhäusern; *Blatta germanica* L., Küchenschabe, kleiner und lichter gefärbt. *Blabera gigantea* C. in den Tropen.

II. Unterordnung. *Dermapteren*. Die Vorderflügel sind kurze Elytren, unter denen die selten zum Flug verwandten Hinterflügel durch vielfache Faltung geborgen werden; Flügel bei manchen Arten rudimentär. Die Ohrwürmer oder *Forficuliden* erinnern in ihrem Habitus an Käfer mit rudimentären Elytren (*Staphylinen*), von denen sie aber leicht an den Zangen (den „Cerci“) unterschieden werden. Im Bau der Mundgliedmaßen und in ihrer Entwicklung den übrigen Orthopteren ähnlich, entfernen sie sich vom durchschnittlichen Habitus der Gruppe durch die ganz eigentümliche Beschaffenheit der Flügel so sehr, daß sie öfters zu einer besonderen Ordnung erhoben werden. *Forficula auricularia* L., Ohrwurm, mit Unrecht gefürchtet als dem Trommelfell des Ohres gefährlich, *Labidura minor* L.

III. Unterordnung. *Gressorien* mit langen, dünnen, nur einen langsamen Gang gestattenden Beinen. — Die 2 Familien der Gressorien, die *Mantiden* und *Phasmiden*, sind voneinander nicht unerheblich verschieden. Namentlich erhalten die *Mantiden* ein besonderes Gepräge durch den langen Prothorax und die zum Greifen und Zerschneiden der Beute dienenden Raubfüße, welche vor dem Prothorax getragen werden und den Namen

Fig. 433. *Locusta caudata* (nach Brunner v. Wattenwyl). l Legebohrer; nur die Beine der linken Seite abgebildet.

„Gottesanbeterinnen“ veranlaßt haben. *Mantis religiosa* L., *Empusa pauperata* Rossi in Südeuropa. Die vorwiegend tropischen *Phasmiden* (Fig. 12) sind durch ihre Mimikry bekannt. Die *Bacillen* (*Acanthoderus Wallacei*, *Bacillus Rossi* Fabr., in Südeuropa, durch Parthenogenesis ausgezeichnet) ahmen Zweige, die *Phylliden* (*Phyllium Seydhe*, *Ph. siccifolium* L.) Blätter nach.

IV. Unterordnung. *Saltatorien*. Hintere Extremitäten meist lange, kräftige Sprungbeine. — In der Gruppe herrscht ein auffallendes Mißverhältnis in der Länge der zwei ersten und des 3. Beinpaars (Fig. 433);

an letzterem ist der Femur dick und muskelstark, die Tibia lang und durch ihre Festigkeit zum Stützen geeignet. Indem beide spitzwinkelig im Gelenk gegeneinander gestellt, dann mit großer Energie plötzlich gestreckt werden, wird der Körper weithin geschleudert. Die Flügel unterstützen die Bewegung und können bei vielen Arten, wie den Wanderheuschrecken, das Tier zu andauerndem Flug hoch in die Luft tragen. Sehr verbreitet ist in der Gruppe die Fähigkeit, schrille Geräusche zu erzeugen, indem die Vorderflügel gegeneinander (*Locustiden*, *Grylliden*) oder gegen die Hinterschenkel (*Acrididen*) gerieben werden. Desgleichen finden sich tympanale Gehörorgane: bei den *Locustiden* (Fig. 435) und vielen *Grylliden* an den Tibien der Vorderbeine, bei den *Acrididen* (Fig. 434) am ersten Bauchring. Eine ringförmige Verdickung im Chitin bildet einen Rahmen, in welchem ein dünnes Chitinhäutchen wie ein Trommelfell ausgespannt ist. Von innen tritt eine Trachee an das Trommelfell heran und schwillt zu einer als Resonanzapparat fungierenden Blase an. Der Hörnerv bildet eine *Crista acustica*, die stets an die Tracheenblase angrenzt, bei den *Acrididen* sogar zwischen sie und das Trommelfell eingelagert ist.

Fig. 434.

Fig. 435.

Fig. 434. Seitenansicht von *Acridium* nach Entfernung der Flügel. *st* Stigmen, *t* Tympanum.

Fig. 435. Tibia des Vorderbeines einer *Locustide* in Seiten- und Vorderansicht mit Trommelfell (*t*) (aus Hatschek nach Fischer).

An der Fähigkeit der Tonproduktion erkennt man die Männchen: die Weibchen sind noch leichter zu erkennen an dem zur Eiablage dienenden, besonders bei *Locustiden* stark entwickelten Legebohrer (Fig. 433). Als Vertreter der 3 hierher gehörigen Familien sind zu nennen: für die langfühlerigen *Locustiden* oder Laubheuschrecken *Locusta viridissima* L., *Decticus verrucivorus* L., für die kurzfühlerigen *Acrididen* oder Feldheuschrecken außer zahlreichen einheimischen Formen (*Oedipoda caerulea* L., *Tettix subulata* L.) die Felder verheerende Wanderheuschrecke *Pachytylus migratorius* L., für die *Grylliden* oder Grabheuschrecken (Körper walzenförmig) die Feldgrille *Gryllus campestris* L. und das Heimchen *Gr. domesticus* L., *Gryllotalpa vulgaris* Latr., Werre oder Maulwurfsgrille.

IV. Ordnung. Neuropteren, Netzflügler.

Die *Archipteren* besitzen eine Parallelgruppe in den *Neuropteren*, mit denen sie früher sogar vereinigt wurden. Die *Neuropteren* haben nicht nur die jenen zukommende Flügelstruktur, sondern zeigen auch im gesamten Habitus vielfach mit ihnen eine große Ähnlichkeit, wie z. B.

die Ameisenlöwen (Fig. 436) an die Libellen, die Chrysopiden an die Perliden erinnern. Die Neuropteren sind jedoch holometabol und besitzen ein Ruhestadium, wenn auch ihre freien Puppen kurz vor dem Ausschlüpfen des Insekts eine nicht unbedeutende Fähigkeit zur Ortsveränderung entfalten.

I. Unterordnung. *Planipennien*. Die Mundgliedmaßen sind kauend, Mandibeln kräftig, Unterlippe vereinfacht. Am bekanntesten sind die *Myrmeleontiden*, deren Larven auf Insekten, besonders Ameisen, Jagd machen, was den Namen „Ameisenlöwen“ veranlaßt hat. Die mit langen, zangenartigen Mandibeln versehenen Larven (Fig. 436, 2) bauen im Sand einen Trichter und vergraben sich am Grund desselben, so daß nur die Kiefer hervorragen, welche Insekten, die den Abhang der Fallgrube heruntergleiten, packen und töten. *Myrmeleo formicarius* L., *Ascalaphus italicus* Fabr. Nahe verwandt sind *Chrysopa perla* L., *Sialis lutaria* L., *Raphidia ophidiopsis* Schum., Kamelhalsfliege, — Durch schnabelartige Verlängerung des Kopfes und eine Greifzange am hinteren Ende des Männchens, welche ähnlich wie der Skorpionstachel über den Rücken aufgebogen wird, zeichnen sich die Skorpionfliegen aus (*Panorpa communis* L.).

Fig. 436.

Fig. 436. *Myrmeleo formicarius*. 1 Imago, 2 Larve, 3 Puppe in ihrer Wiege (aus Schmarda).

Fig. 437.

Fig. 437. *Phryganea grandis* (aus Schmarda).

II. Unterordnung. *Trichopteren*. Die nur durch die *Phryganiden* (Fig. 437) vertretene Gruppe ähnelt den Schmetterlingen im Bau der Geschlechtsorgane, ferner, indem die Mandibeln rudimentär, die übrigen Kiefer zu einem, wenn auch kurzen, Saugrüssel vereint sind, und indem die Flügel stark behaart oder beschuppt und öfters wie Mottenflügel gezeichnet sind. Die zumeist im Wasser lebenden Larven atmen durch büschelförmige Kiemen, haben starke Spinndrüsen und bauen sich durch Zusammenkitten von allerhand Fremdkörpern ein Gehäuse, aus dem sie zum Zwecke der Fortbewegung nur mit Kopf, Thorax und Beinen herauskommen. Bei der Verpuppung wird die Öffnung durch ein Gespinnst geschlossen. *Phryganea grandis* L., *Hydropsyche variabilis* Pictet.

V. Ordnung. Coleopteren, Käfer.

Die Käfer beschließen den Kreis der Insekten mit kauenden Mundgliedmaßen, unter denen sie den *Orthopteren* am meisten verwandt sind. Wie diese, besitzen sie kräftige Mandibeln und wohlentwickelte

Maxillen mit Außen- und Innenlade (erstere oft zweigliedrig, tasterartig, Fig. 439); dagegen ist ihre Unterlippe vereinfacht: ein gewöhnlich als Mentum bezeichnetes Submentum, hinter welches sich das rudimentäre Mentum mit seinen Palpen, Paraglossen und oft zur Ligula verschmolzenen Glossen zurückzieht. (In der Gattung *Nemognatha* sind ausnahmsweise die Außenladen der Maxillen zu Saugorganen umgebildet.) Ein zweiter, die Käfer von den Orthopteren trennender Charakter ist die holometabole Entwicklung, in deren Verlauf stets typische freie Puppen auftreten, während die Larven je nach der Lebensweise eine große Mannigfaltigkeit der Gestalt zeigen (Fig. 426). Was aber am meisten den Tieren ein leicht kenntliches Gepräge verleiht, ist die Beschaffenheit der Flügel. Die an ihrer Basis durch ein Scutellum getrennten Vorderflügel sind harte, zum Flug ungeeignete Elytren; unter ihrer Decke werden die zarten, mehrfach gefalteten Hinterflügel, die eigentlichen Flugorgane, geborgen; sie können fehlen, besonders bei Käfern mit verwachsenen Elytren. Indem nun von den Elytren die zwei hinteren Thoraxringe und in der Regel fast sämtliche Bauchringe bedeckt werden, erhalten die Ringe auf der Rückenseite eine gleichartige, weichhäutige Beschaffenheit. Zugleich wird äußerlich eine Dreiteilung des Käferkörpers vorgetäuscht (Fig. 438), welche mit der für

Fig. 438.

Fig. 439.

Fig. 440.

Fig. 438. *Calosoma sycophanta* (nach Leunis-Ludwig).Fig. 439. Maxille von *Procrustes coriaceus*. *c* Cardo, *st* Stipes, *le*, *li* Lobus externus und internus, *pm* Palpus maxillaris.Fig. 440. Tarsusformen, *a* pentamere von *Dytiscus marginatus*, *b* cryptotetramere von *Coccinella septempunctata*, *t* Tibia, * reduziertes Tarsalglied.

die Insekten charakteristischen Sonderung in Kopf, Thorax und Abdomen nicht zusammenfällt, eine Sonderung in: 1. Kopf; 2. einen scharf abgesetzten Prothorax; 3. einen dritten Abschnitt, welcher vermöge der Flügelbedeckung einheitlich erscheint, tatsächlich aber dem Meso- und Metathorax + Abdomen entspricht.

Der Tarsus der Käfer zeigt eine wechselnde Beschaffenheit, worauf früher das System der Käfer basiert wurde; er besteht bei den *Pentameren* aus 5 Gliedern, einem keulenförmigen, die Klauen tragenden Endglied und 4 herzförmig ausgeschnittenen, an die Tibia anschließenden Stücken (Fig. 440 *a*). Während das Klauenglied überall konstant bleibt, erfahren die vorhergehenden Glieder bei vielen Käfern eine Rückbildung; bei den

Tetrameren wird das vorletzte Glied rudimentär, bei den *Trimeren* wird von den zwei vorletzten das eine rudimentär, das andere schwindet ganz (Fig. 440b). Da man früher die rudimentären, bei gewöhnlicher Lage des Tarsus von der Umgebung verdeckten Stücke ganz übersah, zählte man nur 4 resp. 3 Tarsalglieder und kam so zu den Namen *Tetramera* und *Trimera*, welche besser *Cryptopentamera* oder *Pseudotetramera* und *Cryptotetramera* oder *Pseudotrimera* heißen sollten. Die Bezeichnung „*Heteromera*“ für die IV. Unterordnung endlich bedeutet, daß der Tarsus des dritten Beinpaares von den vorhergehenden fünfgliedrigen abweicht, indem er pseudotetramer ist.

I. Unterordnung. *Pentameren*. Diese umfangreichste Gruppe enthält die Lauf- und Sandkäfer, *Carabiden* (*Calosoma sycophanta* L. [Fig. 438], *Cicindela campestris* L.), die Wasserkäfer, *Hydrophiliden* und *Dytisciden*, die *Lamellicornier* (*Lucanus cervus* L., Hirschkäfer, *Geotrupes stercorarius* L., Mistkäfer, *Melolontha vulgaris* L., Maikäfer, *Dynastes hercules* L.), *Malacodermen* (*Lampyrus noctiluca* L., Leuchtwürmchen), *Staphyliniden*, *Elateriden* (*Pyrophorus noctilucus* L., starke Leuchtorgane am Prothorax) etc.

II. Unterordnung. *Heteromeren*. Von den wenigen hierher zu rechnenden Familien sind am bekanntesten die Familien der *Meloideen*, weil sie aus ihrer Haut eine scharfe, Cantharidin enthaltende Flüssigkeit abgeben (nach einigen Forschern Blut, nach anderen in die Leibeshöhle übertretende Darmsekrete, nach dritten Sekret von Hautdrüsen). Die Flüssigkeit ist Grund, daß die getrockneten und zerstampften Körper der *Lytta vesicatoria* L. („spanische Fliege“) zur Bereitung von Blasenpflastern dienen. *Meloe proscarabaeus* L., *Tenebrioniden* (*Tenebrio molitor* L., Larve als Mehlwurm bekannt).

III. Unterordnung. *Tetrameren* (*Cryptopentameren*). Vier sehr artenreiche Familien machen die III. Unterordnung aus, alle 4 als Pflanzen-

Fig. 441. *Xenos Rossii* (nach Boas). 1 Weibchen, 2 Männchen, 3 Larve, I, II, III die Thoraxsegmente, a^1 rudimentärer erster, a^2 wohlentwickelter zweiter Flügel.

feinde von großer Wichtigkeit. Die durch lange Fühler ausgezeichneten Bockkäfer, *Cerambyciden*, werden durch ihre im Holz bohrenden Larven den Waldungen schädlich (*Cerambyx heros* L., *Aromia moschata* L.). Noch verheerender wirken die Borkenkäfer, *Bostrychiden*, da Larven und geschlechtsreife Tiere im Baste bohren, wo sie Figuren erzeugen, welche an Lettern erinnern (*Bostrychus typographus* L., *Hylurgus piniperda* L.).

Durch das Abfressen der Blätter schaden den Pflanzen die *Chrysomelinen* (*Doryphora decemlineata* Say., der Koloradokäfer an Kartoffeln, *Donacia sericea* L.). Die Früchte endlich leiden häufig durch *Curculioniden*, Rüsselkäfer, indem manche Arten mit ihrem rüsselartig ausgezogenen vorderen Körperende Nüsse (*Balaninus nucum* L.), Äpfel (*Rhynchitis Baccus* L.) etc. anbohren und in die Kanäle ihre Eier legen, aus denen die Larven auskriechen, um die Frucht aufzufressen.

IV. Unterordnung. *Trimeren*. Aus dieser kleinsten Hauptabteilung der Käfer sind am bekanntesten die *Coccinelliden* oder Marienkäferchen,

Coccinella septempunctata L., welche ebenso wie ihre Larven durch die Jagd auf Blattläuse nützlich sind.

Anhangsweise seien hier die höchst merkwürdig gebauten *Strepsipteren* erwähnt, Parasiten, die auf *Hymenopteren* wohnen und nur eine Familie bilden, die *Stylopiden*. Die lebhaft springenden sechsbeinigen Larven (Fig. 441 3) dringen zwischen die Bauchschielen von Bienen- und Wespenlarven ein und verpuppen sich hier. Aus der Puppenhaut schlüpfen nur das pfeilschnell fliegende Männchen (2) aus, das einigermaßen an Käfer erinnert, da es nur Rudimente von Vorderflügeln, dafür um so kräftigere Hinterflügel und einen entsprechend langen Metathorax hat. Das flügel- und beinlose, madenartige Weibchen (1) verbleibt in der Puppenhülle und wird hier befruchtet; es ist lebendig gebärend. Eine mit einer Strepsiptere behaftete Biene oder Wespe heißt stylopisiert. *Stylops melittae* Kirby, *Xenos Rossii* Kirby.

VI. Ordnung. Hymenopteren. Hautflügler, Immen.

Die *Hymenopteren*, zu denen als bekannteste Formen die *Bienen*, *Wespen*, *Ameisen* etc. gehören, haben der Mehrzahl nach kräftige, zum Kauen geeignete Kiefer, an denen sich aber vielfach schon Merkmale erkennen lassen, welche zu den leckenden Mundgliedmaßen überleiten: Streckung von Maxillen und Unterlippe, Verschmelzung der inneren Lippenladen zur Glossa. Eine Minderheit der Hymenopteren ist mit vollkommen ausgebildeten Saugorganen ausgerüstet. Bei *Bienen* und *Hummeln* (Fig. 415) ist die Glossa eine lang ausgezogene Rinne, deren Ränder umgebogen und fast zu einer Röhre geschlossen sind; sie steckt in einem Futteral, welches von den stark verlängerten Labialtastern und den Laden der Maxillen gebildet wird. Der langgestreckte Apparat wird durch doppelte Einknickung unter dem Kopf verborgen. Oberlippe und Mandibeln sind an der Bildung des Saugorgans nicht beteiligt.

Da die Beschaffenheit der Mundgliedmaßen wechselt, ist bei der Systematik größerer Wert auf Körpergliederung und Flügelstruktur zu legen. Die Flügel sind häutig, d. h. sie sind zarte, von wenigen Adern durchzogene Membranen (Fig. 442); sie wirken beim Flug durchaus wie ein einziges Paar, indem die Vorderflügel mit den Hinterflügeln durch häkchenartige Haftsporen fest verbunden sind. Da jene wesentlich größer sind als diese, übertrifft auch der zugehörige Mesothorax an Ausbildung die beiden anderen Thoraxringe, welche — besonders der Prothorax — als kleine Stücke den Anschluß an den kräftigen Mesothorax suchen. An den Thorax schließt sich ferner das erste Abdominalsegment an, bei den *Entophagen* und *Aculeaten* so innig, daß es wie ein Teil des Thorax aussieht. Die tiefe Kerbe, welche dann Abdomen und Thorax trennt (Wespentaille), schneidet zwischen 1. und 2. Abdominalsegment ein. Ist letzteres (Petiolus) lang ausgezogen, so resultiert das gestielte Abdomen. Weibliche und männliche Tiere sind leicht an der Genitalbewaffnung zu unterscheiden. Dieselbe ist beim Weibchen der auf S. 436 schon geschilderte Anhang, der entweder als Legebohrer, *Terebra*, benutzt wird und dann meist über das hintere Körperende hervorragt (Fig. 442) oder als Angriffswaffe, Stachel oder *Aculeus*, dient und dann stets in der Ruhe in den Körper zurückgezogen wird (Fig. 444). Der *Aculeus*, der naturgemäß dem Männchen fehlen muß, steht mit einer Giftdrüse in Ver-

bindung, welche Ameisensäure enthält; Ursache der giftigen Wirkung ist eine nicht näher bekannte basische Substanz, welche vielleicht in einer kleineren akzessorischen Drüse bereitet wird.

Die Unterschiede von *Terebra* und *Aculeus* liefern systematisch gut verwertbare Merkmale; von weiterer systematischer Bedeutung ist die Entwicklung, welche eine holometabole ist. Zwar sind die Puppen überall im wesentlichen gleich (*P. liberae*), dagegen kennt man zweierlei Larvenformen. Einige *Hymenopteren* haben Larven mit wohlentwickelten Beinen, vielfach sogar Raupen von lebhaft grüner Färbung, die sich von Schmetterlingsraupen durch die große Zahl der Afterfüße unterscheiden; andere *Hymenopteren* besitzen fußlose Maden (Fig. 58). Raupen finden sich, wo sich die Larve selbst ihr Futter sucht, Maden dagegen, wo die Larve im Übermaß von Nahrung aufwächst, sei es, daß sie dieselbe von den Imagines zugetragen bekommt, sei es, daß sie parasitisch lebt. Auf Grund der Unterschiede im Bau der Larven und der Anhänge des weiblichen Abdomens kann man 3 Unterordnungen aufstellen:

Fig. 442. *Sirex gigas* (nach Taschenberg).

I. Unterordnung. *Terebrantien*. Weibchen mit Legeröhre, Larven raupenartig oder doch wenigstens mit Thoracalfüßen versehen, erstes Abdominalsegment nicht mit dem Thorax verwachsen. Die Eier werden an Blätter oder an Holz abgelegt, wobei es gewöhnlich nicht zur Gallenbildung kommt. Die Larve bedarf daher, um sich zu ernähren, der Ortsbewegung. Die *Tenthrediniden*-Larven (Blattwespen) fressen wie Schmetterlingsraupen Blätter und sehen ihnen daher auch ähnlich (*Lophyrus pini* L. auf Fichten); die *Uroceriden*-Larven (Holzwespen) bohren im Holz und haben wie alle im Dunkeln lebenden Larven weißliche Farbe. *Sirex gigas* L. (Fig. 442).

II. Unterordnung. *Entophagen*. Weibchen ebenfalls noch mit einer Legeröhre versehen, Larve dagegen madenartig, ohne Beine, parasitisch in Gallen oder in Tieren. Die *Entophagen* benutzen zum Teil ihre Legeröhre, um ihre Eier in Blätter, Wurzeln oder Stengel von Pflanzen einzubohren; unter dem Einfluß der sich entwickelnden Larven entstehen Gallen, krankhafte Auswüchse, von denen sich die Larven ernähren. Zum Teil impfen sie ihre Eier mit der Legeröhre anderen Insekten und Insektenlarven ein oder kleben sie ihnen äußerlich an. Die ausschlüpfenden jungen Tiere fressen das Innere ihres Wirtes aus und verursachen dessen Tod, der bei vielen Insektenlarven schon vor Beendigung der Metamorphose eintritt. Gallen erzeugende Hymenopteren sind die *Cynipiden* (*Cynips gallae tinctoriae* Oliv. ist die Ursache zur Bildung der zur Tintenfärbung dienenden Galläpfel, *Rhodites rosae* L. Ursache des Rosenkönigs). Bei vielen *gallicolen* *Entophagen* findet sich Heterogonie, indem verschieden gebaute und durch verschiedene Form der Gallen unterschiedene geschlechtliche und parthenogenetische (agame) Generationen miteinander alternieren. So erzeugt die geschlechtliche Generation *Teras terminalis* an jungen Eichentrieben schwammige Gallen, die dazu gehörige agame Generation *Biorhiza aptera* Wurzelgallen. Als Insektenfeinde sind von großer Bedeutung die *Ichneumoniden* (*Pimpla instigator* Fabr.) und *Braconiden* (*Microgaster glome-*

ratus L.), indem sie oft der Ausbreitung von verheerenden Insekten (wie der Nonnen, der Kohlweißlinge) ein Ziel setzen.

III. Unterordnung. *Aculeaten*. Weibchen mit Stachel, Larven madenartig. — Der Stachel dient zum Angriff und zur Verteidigung, beides im Interesse der jungen Brut, welche hilflos ohne Extremitäten auf das ihnen zugetragene Futter angewiesen ist. Die Grabwespen, *Fossorien* (*Sphex marillosa* Fabr.), bauen in der Erde oder im Holz tönnchenartige Behälter, in welche sie die Eier legen. In die Behälter tragen sie zur Nahrung andere Insekten hinein, welche sie durch einen Stich in das Bauchmark lähmen oder töten. Die gleiche Brutversorgung findet sich noch bei manchen *Vesparien* (Gattung *Eumenes*). Bei den meisten Wespen und Bienen, *Vesparien* (*Diptopteren*) und *Apiarien*, dagegen herrschen andere Verhältnisse; es werden kunstvollere Bauten errichtet aus gekautem Holz (*Wespen*), oder aus zurechtgeschnittenen Blättern, Erde etc., oder aus Wachsblättchen, welche die Tiere zwischen den Abdominalschienen selbst ausscheiden (*Bienen*). Die Behälter, welche die junge Brut mit ihrer Nahrung beherbergen sollen, sind entweder einzelne Tönnchen oder hexagonale Zellen, welche zu horizontal (*Wespen*) oder senkrecht (*Bienen*) stehenden Waben vereint sind. Da zur Nahrung vorwiegend oder ausschließlich vegetabilische Substanzen, wie Honig, Blütenstaub, gekaute Früchte, dienen, ist nunmehr die einzige Aufgabe des Stachels die Abwehr der Feinde. Es gibt außer solitären *Wespen* zahlreiche solitäre *Apiarien* (*Xylocopa violacea* Holzbienne, *Chalicodoma muraria* Mörtelbienne, *Megachile cetuncularis* Rosenschneiderin). Der Umstand, daß die Mutter bei ihrer Brut verbleibt, bis dieselbe aus der Puppe

Fig. 443. Köpfe von *Apis mellifica*. a Königin, b Arbeiterin, c Drohn mit großen, median zusammenstoßenden Facettenaugen (nach Boas).

ausschlüpft (*Halictus*-Arten), hat wahrscheinlich die bei Hummeln, Wespen und Bienen zu verschiedengradiger Vollkommenheit gediehene Staatenbildung veranlaßt. Das Bienenvolk (*Apis mellifica* L.), welches in einem gemeinsamen Stock lebt, besteht aus dreierlei, durch verschiedenen Bau des Kopfes und anderweitige Merkmale unterschiedenen Individuen (Fig. 443): einer Königin (Weisel), einigen hundert Drohnen, den männlichen Bienen, und etwa 30 000 (kurz vor der Schwärmzeit sogar 60 000) Arbeitsbienen. Letztere sind Weibchen und als solche mit dem Stachel versehen; sie haben aber funktionsunfähige, rudimentäre Geschlechtsorgane und nur die Aufgabe, den Stock zu bauen, zu verteidigen und in ihm Futter für den Winter und zur Aufzucht der Brut zu sammeln, Honig, den sie aus den Nectarien der Blumen mit ihrem Rüssel aufsaugen, Pollen, den sie mit dem stark-behaarten ersten Tarsalglied (Bürstchen) abkehren und in dem Körbchen, einer Grube der Tibia (beide am letzten Beinpaare), nach Hause tragen (Fig. 445). Das Geschäft des Eierlegens bleibt der Königin vorbehalten, welche nur einmal beim Beginne ihres Regiments begattet wird, wenn sie sich mit den Drohnen auf den Hochzeitsflug begeben hat; für ihre vierjährige Lebensdauer bewahrt sie das Sperma im Receptaculum seminis. Je nachdem aus demselben die Eier bei der Ablage mit Sperma versehen

werden oder nicht, entwickeln sie sich zu weiblichen oder männlichen Bienen. Eine Königin, die nicht befruchtet wurde oder ihr Receptaculum völlig entleert hat, ist „drohnenbrütig“; sie kann nur Drohneier produzieren. Das weitere Schicksal der befruchteten Eier hängt von der Ernährung der Larven ab; sie werden bei spärlicher Kost zu Arbeiterinnen, zu Königinnen dagegen, wenn sie in besonders großen Zellen (Weiselwiegen) abgelegt und demgemäß auch mit reichlicherem und besserem Futter versehen werden. 7—8 Tage bevor aus einer Weiselwiege eine junge Königin ausschlüpft, verläßt die vorhandene Königin mit einem Teil des Volkes (Vorschwarm) den Stock, um einen neuen Staat zu gründen. Das Schwärmen kann sich noch ein-, auch noch zweimal wiederholen (Nachschwärme), wenn genug Bienenvolk vorhanden ist, andernfalls wird eine übermäßige Verkleinerung des Arbeiterbestandes durch Töten der noch nicht ausgeschlüpften Königinnen verhindert. Die Staaten der bei uns vorkommenden *Wespen* und *Hummeln* sind einjährig und werden in jedem Frühjahr durch ein überwintertes befruchtetes Weibchen neu gegründet; in den Tropen gibt es perennierende Staaten, wie bei den *Bienen*.

Fig. 444.

Fig. 445.

Fig. 444. Stachel der Biene herauspräpariert und von unten betrachtet. *d* Giftdrüse, *g* Ausführungsgang derselben, *bl* Giftblase, *ga* letztes Ganglion des Bauchmarks, darüber akzessorische Drüse, *1* Stilet, *2* Stachelrinne (schwarz), *3* Stachelscheide. *I* Winkelstück, *II* quadratische Platte, Angriffspunkte für die den Stachel bewegendes Muskeln (nach Packard und Cheshire).

Fig. 445. Hinterbein der Arbeitsbiene. A von außen, B von innen (nach Hommel). *ti* Tibia, *k* Körbehen, *ta¹* erstes Tarsalglied auf der Innenseite mit dem Bürstchen, *ta⁵* fünftes Tarsalglied.

Noch vorgeschrittener in der Staatenbildung als die *Bienen* sind die *Ameisen*, *Formicarien*, welche sich von den übrigen *Hymenopteren* am meisten entfernen, indem die Flügel bei einem Teil, den Arbeitern (selten auch bei einem der beiden Geschlechtstiere), verloren gehen. Ein Stachel findet sich im funktionsfähigen Zustand bei *Myrmicinen* und *Ponerinen*; bei den *Dorylinen* und mehr noch den *Dolichoderinen* ist er in Rückbildung begriffen; den bei uns am meisten verbreiteten Arten, den *Camponotinen* fehlt er; dieselben beißen und spritzen das Sekret (Ameisensäure) der Giftdrüse, welche trotz Rückbildung des Stachels erhalten bleibt, in die Wunde. Die Bauten der Ameisen sind weniger kunstvoll als die der Bienen, ihre staatlichen Einrichtungen häufig komplizierter. Man unterscheidet ungeflügelte Arbeiter (rudimentäre Weibchen mit Flügelanlagen im Larvenleben, welche bei der Verpuppung verloren gehen), häufig sogar verschiedene Formen derselben (großköpfige Soldaten und kleinköpfige Arbeiter, „Honigtöpfe“ von *Myrmecocystis*), und geflügelte Geschlechtstiere, die sich auf dem Hochzeitsflug begatten. Die begatteten Weibchen (Königinnen) gründen neue Kolonien, indem sie sich nach Verlust der

Flügel ein allseitig geschlossenes Nest, den „Kessel“ erbauen; sie können (z. B. bei *Dorylinen*) ähnlich den Termitenweibchen so enorm anschwellen, daß sie für Repräsentanten ganz anderer Gattungen gehalten wurden. Da in einem Staat häufig eine größere Zahl von Königinnen vorhanden ist, liegt kein Grund vor, durch Ausschwärmen das Volk zu teilen. Daher kann ein Ameisenvolk sich ganz enorm vermehren und Kolonien aussenden, welche ihre Zusammengehörigkeit mit dem Mutterstaat bewahren, oder auch zu unabhängigen Staaten sich organisieren können. Meist stehen mit den Ameisenstaaten anderweitige Insekten (Myrmecophilen) in Verbindung, wie die *Aphiden*, welche wegen ihrer Honig enthaltenden Fäkalien gepflegt werden. Viele Ameisen ziehen die geraubten Puppen anderer Arten auf und benutzen die auskriechenden Imagines als Sklaven. *Polyergus rufescens* Latr. ist sogar auf diese Sklaverei angewiesen, da sie von den Sklaven gefüttert wird und ohne sie verhungert. Sehr interessant sind die Ameisen durch ihre planmäßig unternommenen Kriegszüge (*Eciton*: *E. legionis* Bates), durch ihre Beziehungen zu Pflanzen, denen einige Arten (*Atta cephalotes* Fab., „Blattschneiderameisen“) die Blätter rauben, während andere (*Azteca instabilis* Smith) sie wieder gegen die Angreifer verteidigen. Den verteidigenden Ameisen bietet die schutzbedürftige Pflanze meist Zufluchtsstätten in Hohlräumen der Internodien oder der Stacheln, welche sich durch besondere Mündungen, die Ausfalltore der Verteidiger, nach außen öffnen. Die Blattschneiderameisen zerkauen die geraubten Blätter, um auf dem so gewonnenen Material in unterirdischen Galerien Pilze zu züchten, von denen sie leben.

VII. Ordnung. Rhynchoten, Schnabelkerfe.

Die *Rhynchoten* sind in ihrem äußeren Habitus am ähnlichsten den *Orthopteren* und *Archipteren*. Ähnlich ist die Art, wie Kopf, Thorax und Abdomen aneinandergesetzt sind, ähnlich die hemimetabole Entwicklung, die bei Rückbildung der Flügel zur ametabolen wird. *Rhynchoten* mit starren, lederartigen Flügeln, wie die *Cicaden*, können, besonders wenn sie noch Sprungbeine besitzen, leicht mit Heuschrecken verwechselt werden, während andere Arten, wie die *Aphiden*, durch die zarte Struktur und die Gleichartigkeit ihrer Flügel an *Archipteren* erinnern. Unterscheidend sind in allen Fällen die zu einem Stechrüssel umgewandelten Mundgliedmaßen. Die Unterlage des Rüssels ist eine meist viergliedrige, von der Unterlippe gebildete Rinne, deren Spalt durch die Oberlippe geschlossen wird, während im Innern Mandibeln und Maxillen — letztere noch zu einem besonderen Saugrohr vereint — als 4 Stechborsten liegen. Nach der Ausbildung der Flügel sind leicht 3 Unterordnungen zu unterscheiden.

I. Unterordnung. *Hemipteren* (*Heteropteren*), Wanzen. Die Wanzen (Fig. 446) besitzen eine nur ihnen zukommende Beschaffenheit der Vorderflügel; dieselben sind Hemielytren, d. h. sie sind lederartig an der Basis, weich und elastisch an der Spitze. Zwischen den Hemielytren liegt ein ansehnliches Scutellum (s), ein dreieckiges Stück, welches bei Schildwanzen den Rücken mehr oder minder vollkommen deckt. Da nun Scutellum wie Hemielytren, wenn auch selten, rückgebildet sein können, muß als weiteres, weitverbreitetes Merkmal der Stinkapparat erwähnt werden, ein Drüsenapparat, welcher den Wanzen ihren meist widerlichen Geruch verleiht und ventral am Metathorax (bei Larven dorsal am Ab-

domen) mündet. Nach dem Aufenthaltsort gruppiert man die zahlreichen Familien in die Wasser- und Landwanzen, *Hydrocores* und *Geocores*. Zu den ersteren gehören die äußerst schmerzhaft stechenden, großen Scorpionwanzen, *Nepiden* (*Nepa cinerea* L., *Ranatra linearis* L., *Notonecta glauca* L.), zu letzteren die Schild- oder Baumwanzen, *Pentatomiden* (*P. rufipes* L. [Fig. 446]), und die Hautwanzen, *Membranaceen*. Die bekannteste Hautwanze (der Name bezieht sich auf die Abplattung des Körpers) ist die Bettwanze *Acanthia lectularia* L. Auf der Oberfläche von Teichen etc. leben die *Hydrodromici* (*Hydrometra lacustris* L.).

II. Unterordnung. *Homopteren*. Die Vorder- und Hinterflügel der Homopteren sind, sofern nicht ein oder beide Paare rückgebildet sind,

Fig. 446. *Pentatoma rufipes*. a mit ausgebreiteten, b mit geschlossenen Flügeln, s Scutellum (aus Hayek).

von gleichartiger Struktur, wenn auch nicht immer von gleicher Größe; entweder sind sie ähnlich den Flügeln der Heuschrecken pergamentartig: *Cicadarien*, oder sie sind äußerst zart: *Phytophthiren*. Sehr häufig sondern die Tiere durch Hautdrüsen wachsartige Substanzen ab, welche den Körper mit einem Flaum überziehen und nicht selten technisch verwertet werden. — Zu den *Cicadarien* gehört vor allem die Familie der *Stridulantien*,

welche im männlichen Geschlecht laut schallende Tonapparate besitzen (von einem Deckel geschützte Trommelfelle am Abdomen, die durch Muskeln in Schwingungen versetzt werden). *Cicada plebeja* Scop., die Singcicade Südeuropas; *Cicada orni* L. (Fig. 447), bewirkt durch ihren Stich an Eschen den Ausfluß von Manna. Eine weitere Familie hat einen an eine Laterne erinnernden, jedoch nicht leuchtenden Aufsatz: *Fulgorineen* (*Fulgora laternaria* L.). — Die *Phytophthiren* (Fig. 449) sind den Pflanzen schädlich, deren Blätter, Stämme und Wurzeln sie anstechen, wobei häufig Gallen entstehen. Man kennt 2 Familien, *Cocciden* und *Aphiden*. Bei den *Cocciden* oder Schildläusen sterben die flügellosen Weibchen nach der Eiablage ab und decken die Eier mit ihrem schildförmigen Körper, der bei manchen Arten zuvor eine Wachsschicht ausgeschieden hat; sie produzieren vielfach Farbstoffe von großer Beständigkeit. Bei den mit Flügeln ausgerüsteten Männchen kommt eine Art Puppenstadium vor. *Coccus cacti* L., Cochenillelaus, *Coccus lacca* Fabr. auf *Ficus religiosa*; erstere liefert das Rohprodukt für den Karmin, letztere den Schellack. *Aspidiotus perniciosus* Comst., St. José-Schildlaus, Obst- und anderen Bäumen gefährlich. Die *Aphiden* oder Blattläuse sind weichhäutig, erzeugen häufig Gallen und bilden durch ihre klebrigen, süßen, Honig enthaltenden Exkremente auf Blättern ein günstiges Substrat für Pilzwucherungen (schädlicher Mehltau). Zwei über den Körper hervorragende sogenannte Honigröhren sondern eine wachsartige, zur Verteidigung dienende Substanz ab. Die allgemein vorherrschende, bei manchen Arten (*Chermes viridanus*) vielleicht ausschließlich vorkommende parthenogenetische Fortpflanzung ist Ursache einer enormen Vermehrung, die lange Zeit lokalisiert bleibt, da die meisten (häufig viviparen) Weibchen flügellos sind. Zeitweilig auftretende geflügelte Weibchen führen dann zur weiteren Ausbreitung (Fig. 449, 1). Im Herbst erscheint die Geschlechtsgeneration, deren große befruchtete

Eier überwintern. *Aphis rosae* L. Die besondere Unterfamilie der *Chermiden* oder Rindenläuse, an Wurzeln und Stengeln saugend, ist berüchtigt durch die dem Weinstock so verderbliche Reblaus, *Phylloxera vastatrix* Pl. (Fig. 449). In ihrem Mutterland Amerika erzeugt eine oberirdische Reblausgeneration Blattgallen, die unterirdische Wurzelanschwellungen. Zeitweilig auftretende geflügelte Tiere liefern die Geschlechtsgeneration. In Deutschland fehlt die oberirdische und die Geschlechtsgeneration. *Chermes abietis* Kltb. erzeugt die wie kleine Zapfen aussehenden Tannengallen. Bei manchen *Phytophthiren* scheint in Korrelation zur geringen Körpergröße das Herz rückgebildet zu sein.

Fig. 447.

Fig. 448.

Fig. 449.

Fig. 447. *Cicada orni* (aus Schmarda).Fig. 448. *Phthirus inguinalis* (nach Leuckart).

Fig. 449. *Phylloxera vastatrix*. 1 geflügelte Generation, 2 ein Stück Wurzel mit Nodositäten (a) von einem von *Phylloxera* befallenen Weinstock, 3 ungeflügelte Wurzelgeneration (aus Leunis-Ludwig).

III. Unterordnung. *Apteren*, Läuse, flügellose Tiere mit Klammerfüßen und direkter Entwicklung, bekannt durch die auf dem Menschen schmarotzenden blutsaugenden *Pediculiden*. Die auffallend großen Eier (Nissen) werden an die Haare angeklebt. *Pediculus capitis* de Geer und *P. vestimentorum* Burm., beide mit langgestrecktem Abdomen, letztere Art bei enormer Vermehrung Ursache der Phthiriasis oder Läuseucht. *Phthirus inguinalis* L. (*pubis* Redi) mit gedrungenem Abdomen (Fig. 448).

§VIII. Ordnung. Dipteren. Zweiflügler.

Mit den *Rhynכותen* werden die *Dipteren* von manchen Zoologen als Pungentien, d. h. Insekten mit stechenden Mundteilen, vereinigt. In der Tat ist eine Ähnlichkeit der Mundgliedmaßen nicht zu verkennen, da die Unterlippe gemeinsam mit der Oberlippe einen Rüssel (Haustellum) bildet, in welchem Mandibeln, Maxillen und ein Fortsatz der Unterlippe, der Hypopharynx, als Stilets eingeschlossen liegen. Im einzelnen sind jedoch manche Unterschiede vorhanden, so z. B. daß die

Maxillen wohlentwickelte Taster tragen (Fig. 417), daß ferner zur Bildung des Saugrohrs Oberlippe (nebst Epipharynx) und Hypopharynx, oft auch Mandibeln zusammentreten. Mandibeln und Maxillen sind häufig rückgebildet (*Musciden*), besonders im männlichen Geschlecht. Zu diesen untergeordneten Differenzen kommen noch 3 sehr wichtige weitere Merkmale, die eine völlige Sonderung der *Dipteren* nötig machen (Fig. 451, 452): 1. Von den Flügeln ist nur das vordere Paar gut entwickelt, das zweite ist von den Halteren ersetzt, kleinen, wie Paukenschlägel mit einer Anschwellung endenden Fortsätzen, welche durch ihren Reichtum an Nerven sich als Sinnesorgane zu erkennen geben und für die Erhaltung des Gleichgewichts beim Flug von Wichtigkeit sind. 2. Ähnlich wie bei *Hymenopteren* ist der Thorax ein gegen Kopf und Abdomen scharf abgesetztes einheitliches Stück, dessen 3 Ringe oft untereinander verschmolzen sind. 3. Die Entwicklung ist eine holometabole; in ihrem Verlauf treten zweierlei Larven und zweierlei Puppen auf. Die Larven sind stets fußlos, haben aber entweder einen

Fig. 450.

Fig. 451.

Fig. 452.

Fig. 450. Larve von *Anthomyia canicularis* (nach Leuckart).Fig. 451. *Cecidomyia* Weibchen (nach Nitsche), *Fl*^I Vorderflügel, *Fl*^{II} Halteren.Fig. 452. *Gastrophilus equi*, *h* Halteren (nach Hayek).

besonderen Kopfabschnitt mit beißenden Mundgliedmaßen oder sie sind kopflos und haben einen rudimentären Saugapparat öfters mit 2 Haken (Fig. 450). Die Puppen sind in entsprechender Weise entweder freie Puppen mit großer Beweglichkeit oder sie sind Tönnchenpuppen. Gibt uns somit die Entwicklungsgeschichte auffallende, systematisch gut verwertbare Merkmale an die Hand, so werden dieselben wesentlich ergänzt durch Unterschiede in der Länge oder Kürze der Beine, der Fühler, des Rüssels und durch Unterschiede in der Körpergestalt (Mücken- und Fliegentypus).

I. Unterordnung. *Nemoceren*. Mücken. Die Tiere sind langgestreckt mit langen, vielgliederigen Fühlern, langem Rüssel, langen Beinen. Die Larven leben an feuchten Orten oder im Wasser, wo sie beim Mangel der Füße mittelst zuckender Körperbewegungen schwimmen und mit kräftigen Freßwerkzeugen Beute erjagen. Die freie Puppe kann ebenfalls lebhaft im Wasser herumschwimmen. Die wasserbewohnenden Larven haben zwei Atemröhren am hinteren Ende, die Puppen vorn auf dem Rücken. Die bekanntesten Mücken sind die unschädlichen *Tipuliden* (*Tipula gigantea* Schr.) und die empfindlich stechenden Kriebelmücken (*Simuliden*) und Stechmücken oder Schnaken, auch *Moskitos* genannt,

Culiciden (ca. 500 Arten, darunter *Culex pipiens* L. und die die Malaria verbreitenden *Anopheles*-Arten; *Stegomyia fasciata* vermittelt die Übertragung des gelben Fiebers). Durch ihre Pädogenese haben einige *Cecidomyiden* (Fig. 451) der Gattung *Miastor* das Interesse auf sich gelenkt (Fig. 424). *Cecidomyia destructor*, Hessefliege, dem Getreide schädlich.

II. Unterordnung. *Tanytomen*. In der gedrunghenen Körpergestalt und den meist kurzen Fühlern und Beinen gleichen die *Tanytomen* den *Muscarien*, mit denen sie früher vereinigt wurden; sie unterscheiden sich von ihnen und nähern sich den *Nemoceren* durch den langen Rüssel und durch ihre Entwicklung. Larven und Puppen leben beweglich in feuchter Erde: erstere haben beißende Mundgliedmaßen. *Tabaniden*, Bremsen, *Tabanus bovinus* L. Die weiblichen Tiere verfolgen mit ihren schmerzhaften Stichen Rinder, Pferde und Menschen.

III. Unterordnung. *Muscarien* (*Brachyceren* nach Ausschluß der *Tanytomen*). Die „Fliegen“ haben einen gedrunghenen Körper, kurze, dreigliedrige Fühler mit einer Borste (Arista), kurze Beine, die mit Haftlappen (Pulvillen) enden. Ihre kopflosen Larven leben in faulenden Substanzen oder parasitisch in anderen Tieren: die Puppen sind Tönnchenpuppen. *Musciden*: *Musca domestica* L. *Musca (Calliphora) vomitoria* L., Schmeißfliege, legt die Eier an Leichen oder rohem Fleisch ab; *Tachina fera* L.: Larven leben in Schmetterlingsraupen; *Anthomyia canicularis* L.: die gewöhnlich auf faulenden pflanzlichen Stoffen lebende Larve (Fig. 450) kann im menschlichen Darm schmarotzen; *Sarcophaga carnaria* L. vivipar. *Glossina morsitans* überträgt die Nagana-seuche, *Gl. palpalis* die Schlafkrankheit (S. 187). *Oestriden*: die Larven leben stets parasitisch, z. B. in den Dasselbeulen des Rindes (*Hypoderma bovis* L.) oder in Geschwüren des Pferdema-gens (*Gastrophilus equi* Fab.) (Fig. 452). *Dermatobia cyaniventris* Macquart, Larven in den Tropen häufig in der Haut des Menschen. *Syrphiden*: *Eristalis tenax* L., Larven mit langer schwanzartiger Atemröhre in Kloaken.

Fig. 453. *Pulex irritans* (nach Blanchard).

IV. Unterordnung. *Pupiparen*. Die sehr beweglichen Tiere leben parasitisch auf dem Körper von Säugetieren und Insekten und haben häufig ihre Flügel gänzlich eingebüßt. Die Larvenentwicklung verläuft im Uterus der Mutter, so daß die Larven kurz nach der Geburt sich verpuppen können. *Braula coeca* Nitzsche, Bienenlaus, ein sehr verbreiteter Parasit der Honigbiene; *Melophagus ovinus* L.; *Hippobosca equina* L.

IX. Ordnung. Siphonapteren, Aphanipteren, Flöhe.

Mit den *Dipteren* wurden trotz des Mangels der Flügel die *Aphanipteren* (*Siphonapteren*) oder Flöhe vereinigt, weil man mit Recht annahm, daß die Tiere von beflügelten Formen abstammen. Letzteres läßt sich aus der holometabolen Entwicklung schließen, in deren Verlaufe lange, fußlose, in faulendem Holz oder Kehrlicht lebende Larven und freie Puppen auftreten, beide allerdings ohne Andeutung von Flügelrudimenten. Wichtige Einwände gegen die Vereinigung mit den *Dipteren* ergeben sich jedoch aus der breiten Verbindung des Thorax mit Kopf und Abdomen (Fig. 453), ferner aus dem Umstand, daß das Haustellum fehlt. Das Saugrohr wird von den Oberkiefern und der Oberlippe gemeinsam gebildet, während die messerartigen Maxillen

zum Einschneiden der Haut dienen. Außer dem Menschenfloh *Pulex irritans* L. kennt man viele auf anderen Tieren schmarotzende *Puliciden*. Ein auch den Menschen befallender Parasit der Tropen ist der Sandfloh, *Sarcopsylla penetrans* L., dessen Weibchen sich mit dem vorderen Ende in die Finger- und Zehenhaut unter den Nägeln einbohrt und hier die Eier ablegt.

X. Ordnung. Lepidopteren, Schmetterlinge.

Unter sämtlichen Insekten ist die Ordnung der *Lepidopteren* oder Schmetterlinge am schärfsten umschrieben. Die Flügel, welche in beiden Paaren gut entwickelt sind oder nur selten — den Weibchen der *Psychiden*, von *Orgyia*, *Solenobia* — fehlen, haben mehr oder minder lebhaft und prächtige Farben; sie sind mit Schuppen bedeckt, welche nichts anderes sind als blattartig umgewandelte Haare. Häufig sind die Hinterflügel mit Borsten (Frenulum) an das Retinaculum der viel stärkeren Vorderflügel befestigt. Da der Mesothorax demgemäß sehr ansehnlich ist, fügen sich der kleine Pro- und Metathorax ihm an und bilden mit ihm einen besonders gegen den Kopf scharf gesonderten Körperabschnitt. Die Mundgliedmaßen (Fig. 416) haben eine höchst eigentümliche, allerdings bei *Phryganiden* schon vorbereitete und andererseits bei manchen *Microlepidopteren* noch nicht voll entwickelte Beschaffenheit, indem die Mandibeln rudimentär sind oder fehlen, die stark verlängerten Maxillarladen dagegen den einrollbaren Rüssel erzeugen. Kiefer- und Lippentaster sind vorhanden, erstere aber sehr viel kleiner als letztere, manchmal ganz rückgebildet. Die Entwicklung ist holometabol; die homonom gegliederten Raupen (Fig. 428) haben kauende Mundgliedmaßen, besonders kräftige Mandibeln, endlich im Innern die Sericterien, ein Paar Drüsen, die gemeinsam an der Unterlippe münden und namentlich bei der Verpuppung zum Aufhängen des Körpers oder zur Bildung des Cocons ein zu Seidenfäden erhaltendes Sekret liefern. Meist sind außer den 3 Thoracalbeinen 3—5 mit Haken bewaffnete Pedes spurii vorhanden. Die Puppen sind gedeckt, selten frei (*Micropteryx*).

I. Unterordnung. *Microlepidopteren*, Motten. Kleine, meist unscheinbare Schmetterlinge, welche beim Sitzen die Flügel horizontal zusammenschlagen, die vorderen über die hinteren; Maxillartaster auffallend groß, Rüssel klein. *Tineiden*, Schaben: die Raupen bauen sich aus ihrem Futtermaterial eine Röhre, welche sie mit sich herumtragen. *Tinea pellionella* L., Kleider- und Pelzmotte; *Tortriciden*, Wickler; die Raupen wickeln oft Blätter zu einer Röhre zusammen (*Tortrix viridiana* L.). Die Larven mancher *Tortriciden* veranlassen die Wurmstichigkeit der Früchte (*Carpocapsa pomonella* L. in Äpfeln, *Graptolitha funebrana* L. in Zwetschgen). Primitive Formen sind die *Erycephaliden* und die durch ihre Puppen an *Trichopteren* erinnernden *Micropterygiden*.

II. Unterordnung. *Geometrinen*, Spanner. Schmetterlinge schlank, mit Flügeln, die durch Schnitt und Farbe an die Tagschmetterlinge erinnern, aber horizontal zusammengeschlagen werden; weitere Unterschiede sind die kleine Rollzunge und die borstenförmigen Fühler. Raupen mit nur 2, selten 3 Paar Afterfüßen, durch eigentümliche Fortbewegung ausgezeichnet. *Geometra papilionaria* L. *Abraxas grossulariae* L.

III. Unterordnung. *Noctuinen*, Eulen. Schmetterlinge von gedrungenem Körperbau mit meist grauen, durch Flecke und zickzackförmige

Linien ausgezeichneten Vorderflügeln, welche in der Ruhe die manchmal lebhaft gefärbten Hinterflügel (Ordensbänder: *Catocala fraxini*, *C. nupta* L. etc.) decken. *Noctua (Tryphaena) promuba* L.

IV. Unterordnung. *Bombycinen*, Spinner. Körper plump, wollig behaart, mit meist trübgefärbten, breiten, ab und zu im weiblichen Geschlecht (*Psychiden*, *Orgyia*) fehlenden Flügeln, Rüssel häufig rudimentär, Fühler beim Männchen doppelt gekämmt; Raupen haarig, durch stark entwickeltes Spinnvermögen ausgezeichnet. Zur Seidenfabrikation werden verwertet die Cocons von *Bombyx mori* L. (Europa, aus China zu Zeiten Justinians eingeführt), *Attacus polyphemus* (Nordamerika), *Saturnia cyynthia* (Japan und China). Große Verheerungen in Wäldern verursachen *Gastropacha pini* L., Kiefernspinner, *Ocneria monacha* L., Nonne, *Cnethocampa processionaria* L., Prozessionsspinner. Die oft parthenogenetisch sich fortpflanzenden *Psychiden* bauen sich als Larven sackförmige, bei *Ps. helix* L. spiral gewundene Gehäuse; sie stehen wie die *Xylotropha* (Weidenbohrer *Cossus ligniperda*) den Motten nahe.

V. Unterordnung. *Sphingiden*, Schwärmer. Der dicke Körper trägt langgestreckte, schlanke Vorderflügel und kürzere Hinterflügel, Rüssel sehr lang, Fühler spitz, prismatisch; Raupen glatt mit Afterhorn. *Sphinx convolvuli* L., Windig, *Deilephila euphorbiae* L., *Acherontia atropos* L., Totenkopf. Die *Sesien* ahmen durch ihre glashellen Flügel Bienen, Wespen und Hornissen nach, sollen ebenfalls den Motten nahe stehen.

VI. Unterordnung. *Rhopaloceren*, Tagfalter (Fig. 11, 13). Körper schlank, Flügel beim Sitzen aufwärts geschlagen, damit die gewöhnlich dunklen Unterseiten die bunt gefärbten Oberseiten verdecken; Rüssel gut entwickelt, Fühler mit keulenförmigen Enden, Raupen meist dornig, Puppen nur mit einem Faden aufgehängt. Nur selten überwintern die Imagines. *Vanessa urticae* L., Fuchs, *Pieris brassicae* L., Kohlweißling, *Doritis Apollo* L., *Papilio Machaon* L., Schwalbenschwanz.

V. Klasse.

Arachnoideen, Spinnentiere.

Unter dem Namen *Arachnoideen* faßt man eine Anzahl größerer und kleinerer Ordnungen zusammen, die sich um die Hauptabteilung der Weberspinnen oder *Araneen* gruppieren. Letztere zeigen die Merkmale der Klasse am schönsten ausgebildet, während bei anderen Ordnungen, so namentlich bei *Solpugen*, das Charakteristische erst in Entwicklung begriffen ist, bei dritten Formen dagegen, wie den *Milben* und *Zungenwürmern*, sich schon wieder verwischt hat. Bei der allgemeinen Besprechung werden wir uns daher an die *Araneen* und verwandte Formen zu halten haben (Fig. 454).

Der Spinnenkörper ist durch eine deutliche, häufig sogar tief eingeschnittene Kerbe in den Cephalothorax (Prosoma) und das Abdomen (Opisthosoma der neueren Autoren) abgeteilt. Da das Abdomen keine Extremitäten trägt, kann die Zahl seiner Segmente beim ausgebildeten Tier nur dann, wenn die Grenzen noch erhalten sind, sicher bestimmt werden. In diesen Fällen, die im allgemeinen selten sind, schwankt die Zahl zwischen 6—8 bei den *Phalangien* und 13 bei den echten *Scorpionen*. Der Cephalothorax ist ein zusammenhängendes Stück, das mindestens aus 6 Segmenten besteht, da es 6 Paar Extremitäten besitzt, von welchen 4 Paar zur Fortbewegung verwandt werden; sie sind sehr lang und aus sieben Gliedern zu-

Körper-
bildung.

Extremi-
täten.

sammengesetzt, von denen das letzte 2 Klauen trägt. Wie für die Insekten die Sechszahl der Beine, so ist für die Arachnoideen die Achtzahl charakteristisch. — Vor den Beinen liegen zwei weitere Extremitätenpaare in der Umgebung des Mundes (Fig. 455): 1. die Kieferfühler (Cheliceren) und 2. die Kiefertaster (Maxillipalpen, früher auch Pedipalpen genannt). Die Kiefertaster sind langgestreckt und beinähnlich; ihr Basalglied (*l*) ist öfters zu einer Kaulade umgewandelt; die übrigen Glieder bilden den Palpus (*p*), der entweder ein Klauen- oder ein Scherentaster ist. Beim Klauentaster ist das letzte Glied eine scharfe, einschlagbare Klaue; beim Scherentaster ist es das bewegliche (im Gegensatz zu dem Flußkrebs) äußere Blatt der Schere, während das innere unbewegliche Blatt durch einen Fortsatz des vorletzten Gliedes geliefert wird (Fig. 360). — Der kurze Kieferfühler besteht bei *Scorpionen*, *Bücherscorpionen*, *Solpugen*, *Schneiderspinnen* und einigen *Pedipalpen* aus 3, sonst nur aus 2 Stücken, der Basis und der einschlagbaren Endklaue (Klauen-

Fig. 454.

Fig. 455.

Fig. 454. *Epeira diadema* (nach Taschenberg). a das Tier, b die Augen vergrößert.

Fig. 455. Mundgliedmaßen von *Epeira diadema*. 1 Kieferfühler, 2 Kiefertaster, *l* Kaulade, *p* Palpus.

fühler); bei manchen Arten wird er zum Scherenfühler, wenn das vorletzte Glied zu einem feststehenden Scherenblatt auswächst. Die Endklaue der Kieferfühler wird beim Angriff dem Gegner in den Körper geschlagen und verursacht eine gefährliche Wunde, da in dem Klauenglied bei weitaus den meisten *Arachnoideen* eine ansehnliche Giftdrüse mündet.

Im Cephalothorax findet sich das Entosternum, eine fibröse feste Masse, welche für die meisten Muskeln als Punctum fixum dient. Im Besitz dieses Skelettstücks sowie in der Zahl und Anordnung der Extremitäten stimmen die *Arachnoideen* in ganz auffälliger Weise mit den *Xiphosuren* überein. Mit Rücksicht hierauf, sowie auf Ähnlichkeiten im Bau der Atmungswerkzeuge und der inneren Organisation halten viele Zoologen beide Gruppen für nahe verwandt (vgl. S. 474 die Limulustheorie). Man bezeichnet beide Gruppen gemeinsam als *Aceraten*, weil keine Antennen vorhanden sind. Man kann diesen Mangel in zweierlei Weise erklären. Entweder sind die Cheliceren die umgewandelten Antennen — dafür würde ihre präorale Lage sprechen — oder sie entsprechen

den Mandibeln, während die Antennen verloren gegangen sind — dafür spricht der entwicklungsgeschichtliche Nachweis, daß, wenn auch keine Antenne, so doch ein ihr korrespondierendes Ganglion gebildet wird, und daß das Chelicerenganglion wie das der II. Crustaceen-Antenne postoral entsteht und erst sekundär hinaufückt.

Da die *Arachnoideen* ihre Beute meist aussaugen, ist ihr Anfangsdarm oft mit Saugvorrichtungen versehen. Der folgende Magen besitzt meist 3—5, oft bis in die Extremitäten eindringende (bei *Scorpionen* fehlende) Blindsäcke. Auch der im Abdomen liegende Darm ist mit Blindsäcken versehen, deren reiche Verästelungen „Leber“ genannt werden. Der Enddarm ist oft zur Rectalblase erweitert. Vor der letzteren münden in den Darm die Vasa Malpighii, die wegen ihrer entodermalen Herkunft von den ectodermalen gleichnamigen Organen der *Insekten* scharf zu unterscheiden sind, wenn sie auch mit ihnen in der exkretorischen Funktion übereinstimmen. Als Exkretionsorgane werden ferner die Coxaldrüsen gedeutet, gewundene, den Nephridien der *Anneliden* und *Crustaceen* homologe Kanäle, welche aber offenbar in Rückbildung begriffen sind, da immer nur 1 Paar entwickelt wird, dessen Mündung am 1. oder 3. Bein liegt, vielfach aber postembryonal nicht mehr nachweisbar ist.

Der Ösophagus ist stets von einem sehr engen Schlundring umfaßt, der dorsal aus dem Hirn besteht, ventral aus einer großen Ganglienmasse, in welcher mindestens alle Ganglienpaare des Cephalothorax, meist auch die des Abdomens enthalten sind (Fig. 362 D). Von den Sinnesorganen sind außer den Tasthaaren nur noch die Augen gut bekannt, 2—12 mit großer Linse, zelligem Glaskörper und einer ansehnlichen Retina ausgerüstete Stemmata (Fig. 363). Die große Zahl der Stäbchen in der Retina macht es wahrscheinlich, daß die Augen sehr gut funktionieren. Auch das Gehör scheint gut entwickelt zu sein. Ob aber gewisse mit Nerven in Verbindung stehende Haare, die an verschiedenen Stellen der Taster und der Beine stehen, Sitz der Tonempfindung sind, wie man vermutet hat, ist zweifelhaft. Zweifelhaft ist auch die Funktion der „leierförmigen Sinnesorgane“, welche in der Haut des Rumpfes und der Extremitäten bei den wichtigsten Gruppen gefunden werden.

Die Respirationsorgane unterscheiden sich von denen der Insekten schon durch die auffallende Lage der Stigmen, welche ventral meist im vorderen Abschnitt des Abdomens zu 4, häufig sogar nur 2 oder 1 Paar, seltener im Cephalothorax liegen. Die Stigmen führen entweder in Tracheenbüschel, wie sie auch sonst bei *Tracheaten* vorkommen (Fig. 458), oder in die für die *Arachnoideen* eigentümlichen Fächertracheen oder Tracheenlungen. Eine Tracheenlunge (Fig. 457, 459) sitzt dem Stigma als rundlicher Körper auf, der aus zahlreichen Blättern besteht. Dieselben grenzen an einen durch das Stigma nach außen

Fig. 456. Darm von *Cteniza caementaria* (aus Lang nach Dugès). *g* Gehirn, *dt* Darmblindsäcke, *da* Lebergänge, *rb* Rectalblase mit Vasa Malpighii (*vm*), *an* After, *a* Abdomen.

Nieren-system.
Sinnesorgane.

Respira-tionsorgane.

mündenden Luftraum, wie die Blätter eines Buches an den Rücken des Einbandes. Jedes Blatt enthält ein von Chitin ausgekleidetes, spaltförmiges, mit dem Luftraum des Stigma zusammenhängendes Lumen und wurde früher als eine abgeplattete Röhre gedeutet; nach der noch zu besprechenden Limulustheorie würden dagegen die Blätter den in das Körperinnere zurückgezogenen Kiemen der *Xiphosuren* entsprechen.

Wir kennen nun Arachnoideen, welche nur Tracheenbüschel, und andere, welche nur Tracheenlungen haben, dazu endlich Formen, bei denen Tracheenlungen und Tracheenbüschel nebeneinander vorkommen. Dieses Vicariieren von Tracheenbüscheln und Tracheenlungen ist ein Zeichen, daß beide dieselben morphologischen Gebilde sind, entweder die Tracheenlungen modifizierte Tracheenbüschel oder die Tracheenbüschel modifizierte Tracheenlungen; es ist ferner für die Beschaffenheit der Zirkulationsorgane wichtig. Je mehr die Atmung durch Lungen erfolgt und auf eng begrenzte Partien des Abdomens lokalisiert wird, um so vollkommener ist das System von Blutgefäßen, welches sich zum Herzen gesellt, am vollständigsten bei den ausschließlich durch Lungen atmenden *Scorpionen*. — Das im Abdomen liegende, selbst bis in den

Fig. 457.

Fig. 458.

Fig. 459.

Fig. 457. Längsschnitt durch eine Spinnenlunge, schematisiert (nach Mac Leod). *bl* Lungenblätter, *do* dorsale, *ve* ventrale Seite, *h* hintere Wand des Lungensacks, *l* Luftraum an das Stigma angrenzend, *l'* Luftkammern, *l''* dorsale Luftkammer, *ch* Chitinschicht der Körperoberfläche.

Fig. 458. Anfänge des linken und rechten Tracheenbüschels von *Anyphaena accentuata* mit unpaarem Stigma (*st*) (nach Bertkau).

Fig. 459. Lunge von *Zilla cadophyla*. *st* Stigma, *b* Blätter der Lunge, *a* das zuletzt gebildete Blatt (nach Bertkau).

Cephalothorax sich erstreckende Herz empfängt durch seitliche Spaltöffnungen das Blut aus dem Pericardialsinus, einem das Herz umgebenden Teil der Leibeshöhle, und gibt es durch eine hintere und vordere verästelte Hauptarterie, sowie durch seitliche paarige Gefäße an den Körper ab. Bei kleineren Formen, wie vielen *Milben*, oder bei Parasiten, den *Linguatuliden*, fehlt das Gefäßsystem gänzlich; ebenso pflegt dann auch die Tracheenatmung durch Hautatmung ersetzt zu sein.

Geschlechtsorgane.

Die Geschlechtsorgane der nur ausnahmsweise hermaphroditen *Arachnoideen* sind sehr verschiedenartig, haben aber folgende Grundzüge gemein: paarige, im Abdomen eingeschlossene Geschlechts-

drüsen geben nach vorn paarige Ausführgänge ab, die sich gewöhnlich an der Basis des Abdomens zu einer unpaaren Mündung vereinen. Wenn die Geschlechtsdrüsen an ihrem hinteren Ende verbunden sind, so wird der ganze Geschlechtsapparat zu einem Ring geschlossen.

Die *Arachnoideen* sind eierlegend, selten lebendig gebärend (*Scorpione* und manche *Milben*); sie sorgen vielfach für ihre Eier und verteidigen sie gegen Angriffe. Die *Scorpione* dehnen diese Fürsorge sogar auf die ausgekrochenen Jungen aus, welche die Mutter auf ihrem Körper mit sich herumträgt. Selten, und auch dann nur bei den weniger charakteristischen Formen der Klasse, wie den *Linguatuliden* und *Acarinen*, findet sich eine Art Metamorphose; dieselbe beschränkt sich darauf, daß zunächst nur 2 oder 3 Extremitäten angelegt werden und daß die fehlenden erst später nachwachsen.

I. Ordnung. Arthrogastres.

Bei einer Reihe von Formen sind die typischen Merkmale der *Arachnoideen* noch nicht ausgeprägt, sei es, daß das Abdomen gegliedert oder in Unterabschnitte geteilt ist oder einige Segmente des Cephalothorax sich getrennt erhalten, sei es, daß das vorderste der vier Beinpaare noch palpusartig gestaltet ist. Man bildet aus diesen Formen die Ordnung der Arthrogastres und zählt zu derselben einige artenarme, unter sich sehr verschieden gestaltete Gruppen, welche wir in der Reihenfolge besprechen wollen, in der sich der spinnenähnliche Habitus ausprägt.

I. Unterordnung. Solpugen oder Walzenspinnen.

Bei den *Solpugen* ist noch kein Cephalothorax gebildet, da nur die 3 ersten Segmente verschmolzen sind, die 3 folgenden Thoraxsegmente dagegen sich getrennt erhalten. Die in dieser Körpergliederung zutage tretende Ähnlichkeit mit Insekten wird noch weiter dadurch gesteigert, daß nur die 3 thoracalen Extremitäten (Fig. 460 4—6) Klauen tragen und zum Laufen dienen, während das 1. Paar Spinnenbeine (3) den Kiefertastern (2) ähnlich ist und zum Tasten verwandt wird. Die Cheliceren (1) sind kräftige, weit über den Kopf hinausragende Scherenfühler. Die Tiere atmen mit 4 Paar anastomosierenden Tracheenbüscheln, von denen eines am ersten freien Thoraxsegment mündet, das letzte Paar mit einem unpaaren Stigma am 4. Abdominalsegment. Wie der Name sagt, sind die *Solpugen* (*Solifugen*) nächtliche Tiere, welche tagsüber

Fig. 460. *Solpuga lethalis*, Männchen. 1 Kieferfühler mit der für das Männchen charakteristischen Geißel, 2 Kiefertaster, 3 erstes tasterartiges Bein, 4—6 die Laufbeine. c Cephalothorax, t die 3 freien Thoraxringe, a Abdomen.

in ihren im Sand gebauten Nestern leben und nach Sonnenuntergang auf Raub herumschweifen. Sie bewohnen die Steppen, namentlich Südrußlands, und besitzen daher das schmutziggelbe Kolorit des Sandes. Lange Haare geben ihnen ein widriges Aussehen; ihr Biß wird von den Einheimischen gefürchtet, ist aber nicht giftig, da die Chelicere keine Giftdrüse hat. *Galeodes araneoides* Pall., *Solpuga lethalis* Koch (Fig. 460).

II. Unterordnung. **Phrynoideen, Pedipalpen, Geißelscorpione.** Die *Phrynoideen* haben in der Ausbildung der typischen Arachnoideenmerkmale im Vergleich zu den *Solpugen* einen Fortschritt erzielt, indem alle 6 vorderen Segmente zum Cephalothorax verschmolzen sind; sie gleichen aber noch den *Solpugen* und unterscheiden sich von den übrigen Arachnoideen, indem nur die 3 hintersten Extremitätenpaare (4—6) zur Fortbewegung dienen, das 3. Paar der Reihe (3) dagegen noch nicht. Dasselbe trägt einen langen, geringelten Anhang, die für die Ordnung charakteristische Tarsengeißel. An die *Scorpione* erinnern die *Phrynoideen* durch die kräftige Ausbildung der zum Ergreifen der Beute dienenden Kiefertaster (2), nur daß dieselben ebenso wie die Kieferfühler (1) nur bei einem Teil der Arten mit Scheren ausgerüstet sind. Zur Atmung dienen 2 Paar Lungen.

Fig. 461.

Fig. 461. *Telyphonus caudatus* L. 1 Kieferfühler, nebenan stärker vergrößert, 2 Kiefertaster, 3 erstes Bein, geißelförmig, 4—6 die übrigen Beinpaare.

Fig. 462.

Fig. 462. *Buthus occitanus*, von unten gesehen; von den Extremitäten und dem Postabdomen nur der Anfang dargestellt. I Kieferfühler, II Kiefertaster, 1—4 Beine, a Kämme, b Lungengstigen, c Geschlechtsöffnung.

Die *Phrynoideen* sind wegen ihrer Giftigkeit gefürchtete Bewohner der Tropen, ihre verbreitetsten Gattungen sind *Phrynichus* und *Telyphonus*, von denen *Telyphonus* leicht daran zu erkennen ist, daß sich vom Abdomen ein besonderes, kurzes Postabdomen abgesondert hat, welches in einen langen Faden ausläuft. *Phrynichus* (*Phrynus*) *reniformis* L., *Telyphonus caudatus* L. (Fig. 461). (Zu einem langen, an *Scorpione* erinnernden Schwanz ist das Postabdomen bei den *Microtelyphoniden* oder *Palpigraden* (*Koenenia*) ausgezogen, kleinen Tieren, die, im Besitz zweier freier Thorax-segmente, an *Solpugen* erinnern).

III. Unterordnung. **Scorpionideen, Scorpione.** Die *Scorpione* (Fig. 359, 462) haben eine äußerliche Ähnlichkeit mit dem Flußkrebse und wurden auch lange irrthümlich für Verwandte desselben gehalten, weil sie wie dieser mit 4 Beinpaaren (3–6) sich fortbewegen und davor kräftige Scheren zum Ergreifen der Beute (2) tragen, welche den Kiefertastern der übrigen Arachnoideen entsprechen; scherenförmig sind auch die kleinen Kieferfühler (1). Die Kiefertaster und die 2 ersten Beinpaare sind an ihrer Basis mit Kauladen versehen. Was nun den Scorpionen eine Ausnahmestellung unter den *Arachnoideen* verleiht, ist die eigentümliche Beschaffenheit des Abdomens. An demselben kann man 7 breitere, vordere, dem Cephalothorax dicht angefügte Segmente (Fig. 359 A) und 6 hintere, schmalere, den Schwanz oder das Postabdomen (P), unterscheiden. Das letzte Segment des Postabdomens ist ventralwärts in einen spitzen Haken (st) umgebogen und umschließt ein Paar mächtiger Giftdrüsen; es ist der Giftstachel, welcher selbst bei kleineren Arten dem Menschen äußerst schmerzhaft Wunden verursachen und ihm bei den großen tropischen Arten vielleicht sogar todbringend werden kann. Für gewöhnlich ernähren sich die Scorpione von Insekten; sie fassen dieselben mit den Scheren, halten sie über den Kopf und stoßen die Spitze des über den Rücken aufwärts gekrümmten Postabdomens in ihr Opfer. Auf der Bauchseite der Scorpione liegt ein Paar Anhänge (Fig. 462 a), Reste abdominaler Gliedmaßen; da sie einen Stab mit einseitig ansitzenden Zinken bilden, nennt man sie Kämme und vermutet in ihnen wegen der Nähe der Geschlechtsmündung (c) und wegen ihres Reichtums an Nerven Reizorgane bei der Begattung. Dicht dahinter folgen 4 Paar Stigmen (b). Da die Scorpione nur durch Tracheenlungen atmen, ist ihr langgestrecktes, mit vielen Ostien versehenes Herz mit einem komplizierten Blutgefäßapparat verbunden. Am Magen fehlen die Blindsäcke, dagegen ist die „Leber“ sehr gut ausgebildet. Für das Nervensystem ist charakteristisch, daß 6 Paar abdominaler Ganglien sich von der einheitlichen Ganglienmasse des Cephalothorax getrennt erhalten. In Europa (Süddeutschland und Italien) finden sich *Euscorprius karpathicus* L. und *E. italicus* Hbst.; in heißen Gegenden, namentlich den Tropen, leben bis zu 12 cm lange Arten der Gattungen *Androctonus* und *Buthus*: *A. australis* L. in Afrika, *B. occitanus* Amor. in den Mittelmeerländern.

IV. Unterordnung. **Pseudoscorpionideen, Afterscorpione.** Die kleinen Afterscorpione (Fig. 463) gleichen den echten *Scorpionen* in ganz auffälliger Weise, da sie wie diese Scherenfühler (1) und vor allem sehr große Scherentaster (2) haben; ferner ist das geringelte Abdomen dem Cephalothorax breit angewachsen. Dagegen fehlt das Postabdomen und mit ihm der Giftstachel vollkommen; auch atmen die Tiere durch Tracheen (2 Paar) anstatt durch Lungen. Der deutsche Name Bücher-scorpione bezieht sich darauf, daß man die höchstens 2–3 mm langen Tiere mit Vorliebe in alten, eingestaubten Büchern oder auch in Herbarien findet. Dem Aufenthaltsort sind die Tiere in Gestalt und Bewegung vortrefflich angepaßt; sie laufen nach Art der Krabben mit großer Behendigkeit in seitlicher Richtung nach links und

Fig. 463. *Chelifer Bravaisii*.
1 Kieferfühler, 2 Kiefertaster,
3–6 Beine (aus Schmarda).

rechts. Sie machen dabei Jagd auf die den Büchern und Herbarien so schädlichen Milben. *Chelifer cancrroides* L.

V. Unterordnung. **Phalangioiden, Afterspinnen.** Bei den Afterspinnen ist das Abdomen weniger deutlich als bei den bisher betrachteten Formen gegliedert und auch vom Cephalothorax, an dem es breit angewachsen ist, nicht scharf abgesetzt. Der kleine Körper wird von 4 Paar häufig auffallend langen Beinen getragen. Die zweiten Extremitäten sind Taster wie bei den echten Spinnen, die ersten Extremitäten sind in lange, hornartige Fortsätze ausgezogen. Die Männchen besitzen einen auffallend langen Penis, die Weibchen eine lange Legeröhre. Die Tiere unterscheiden sich von den echten Spinnen dadurch, daß sie nur 2 auf Stirnhöckern sitzende Augen haben, durch Tracheen atmen und keine Spinnwarzen besitzen. Am bekanntesten sind die Weberknechte, nächtliche Tiere, deren lange Beine einige Zeit, nachdem sie vom Körper abgetrennt worden sind, noch zuckende Bewegungen ausführen. *Phalangium opilio* L.

II. Ordnung. Sphaerogastres, Araneen, Weberspinnen.

In keiner Abteilung der Arachnoideen ist die Sonderung des Körpers in Cephalothorax und Abdomen so deutlich wie bei den Weberspinnen, da beide Abschnitte weichhäutige, ungegliederte, voneinander durch eine tiefe Kerbe getrennte Stücke sind (Fig. 454). Die 4 hinteren Extremitätenpaare dienen zur Fortbewegung, zu raschem Sprung oder zu gewandtem Lauf; nur das letzte Beinpaar hat dabei noch die Nebenfunktion des Spinnens; sie enden mit 1 Paar „Kammklauen“, Klauen, welche auf ihrer konkaven Seite mit Zinken versehen und dadurch zum Lauf auf Spinnnetzen besonders geeignet sind; häufig besitzen sie außerdem noch Afterklauen, welche beim Spinnen zum Führen des Fadens verwendet werden können. — Von den beiden Mundextremitäten (Fig. 455) trägt der Kieferfühler eine spitze Klaue, welche, ausgerüstet mit dem Ausführgang einer Giftdrüse, die Spinnen in den berechtigten Ruf der Giftigkeit gebracht hat, wenn auch nur wenige, wie die *Malmignatte* (*Latrodectes formidabilis* L., *L. tedeceinguttatus* Fabr.), die *Taranteln* und die *Vogelspinnen*, dem Menschen schädlich oder unbequem werden können. Die Kiefertaster dienen zum Betasten und Zerkleinern der Speise; letzteres geschieht mit dem Basalglied.

Beim Männchen ist das Ende des Tasters verdickt, indem sein Endglied einen birnförmigen Behälter trägt, an welchem man es leicht vom Weibchen unterscheiden kann. Bevor das Männchen sich dem Weibchen zur Begattung nähert, wird der Behälter an der am Abdomen befindlichen Geschlechtsöffnung mit Spermatozoen gefüllt. Ist der Inhalt von Sperma in die gleichgelagerte Geschlechtsöffnung des Weibchens entleert, so zieht sich das Männchen schleunigst zurück, da es sonst befürchten muß, vom stärkeren Weibchen getötet zu werden.

Am hinteren Ende des Abdomens kurz vor dem After liegen die systematisch wichtigen Spinnwarzen der *Araneen*, meist 2–3 Paar gegliederte Stummeln (Fig. 464), welche schräg abgestutzt mit dem Spinnfeld enden, auf dem sich zahlreiche, an Haare erinnernde Spinnröhrchen erheben. Aus jedem Spinnröhrchen ragt eine kurze Spinnspule hervor, das modifizierte Ende vom Ausführgang einer Spinnröhre. Man unterscheidet verschiedene Arten von Spinnröhren, die je nach der Bestimmung des Fadens in Tätigkeit gesetzt werden.

Die Spinnwarzen entwickeln sich aus 2 Paar Abdominalextremitäten; daß sie so häufig in Sechszahl vorkommen, ist dadurch bedingt, daß sich von den hinteren Extremitäten zwei Höcker abgliedern als Anlagen der mittleren Spinnwarzen. Durch eine analoge Abgliederung von den vorderen Extremitäten ist es wohl zu erklären, daß sich bei den *Liphistiden* ein viertes vorderstes Paar findet oder aus Umbildung desselben das Cribellum, ein vor den Spinnwarzen gelegener, bei vielen Spinnen fehlender querer Wulst, auf dem ebenfalls Spinndrüsen münden. — Je nach Zahl und Art der in Tätigkeit gesetzten Spinndrüsen zeigen die Spinnfäden verschiedene Beschaffenheit; demgemäß dienen sie auch sehr mannigfachen Zwecken: zum Austapezieren des Nestes, zum Einhüllen der Eier in Cocons und vielfach auch zu Gespinsten, in denen Insekten aufgehalten werden sollen, damit die Spinne sie töten und dann weiter noch fest umspinnen kann. Auch beim Abstürzen verhütet die Spinne die Gefahr des Falles, indem sie sich rasch mit einem Faden verankert, den sie so weit verlängert, bis sie am Boden ankommt.

Der Charakteristik der Spinnen sind nur noch wenige Punkte nachzutragen. Das Nervensystem besteht aus dem Hirn und einer großen Ganglienmasse des Cephalothorax, zu der bei den *Mygaliden* noch ein kleines abdominales Ganglion kommt. Systematisch wichtig sind durch ihre Anordnung die 6—8 Punktaugen, die in 2—3 Querreihen nahe beieinander auf dem Cephalothorax (Fig. 454 u. 465) stehen. Im ganzen sind 2 Paar Atmungsorgane vorhanden: bei den *Tetrapneumones* münden 2 Paar Lungen an der Basis des Abdomens mit 2 Paar Stigmen; bei den *Dipneumones* ist nur das vordere Lungenpaar vorhanden, außerdem 2 (1 Paar) Tracheenbüschel. Letztere können dann an der Stelle der zweiten Lungen der *Tetrapneumones* sitzen (*Tetrasticten*), oder sie münden vor den Spinndrüsen mit einem unpaaren Stigma (*Tristicten*) (Fig. 458). Selten kommt es vor, daß alle Lungen durch Tracheen ersetzt sind.

Fig. 464. Spinnapparat von *Epeira diadema* (nach Warburton). 1 vordere, 2 mittlere, 3 hintere Spinnwarzen, f Fäden.

Fig. 465. *Cteniza caementaria* in ihrer Röhre, den Deckel zuziehend. a Augen, stärker vergrößert, b Deckel von innen mit den Griffpunkten für die Klauen, c Eicooon.

I. Unterordnung. *Tetrapneumones*. Spinnen mit 4 Lungen, in der Regel 4 Spinnwarzen und 8 in 2 Reihen hintereinander gestellten Augen. *Mygale avicularia* L., Vogelspinne. Die ohne die Beine 4—5 cm lange, dichtbehaarte Spinne wohnt in den Wäldern des tropischen Südamerika und tapeziert sich Erdlöcher oder andere Schlupfwinkel mit dichtem Gespinst zu einem Neste aus. Sie schleicht sich an andere Tiere heran, überfällt sie im Sprung und kann auf diese Weise selbst Wirbeltiere, wie kleine Vögel und Mäuse, töten. *Cteniza caementaria* Latr., Minierspinne

(Fig. 465) Südeuropas, treibt in Mauern horizontale, röhrlige Stollen und schließt die kreisförmige Öffnung mit einem Deckel von Seidengespinnst, der genau auf die Öffnung paßt und auf seiner äußeren Seite, um den Schlupfwinkel unkenntlich zu machen, mit dem Material der Maueroberfläche bedeckt ist. Der Deckel ist mittelst Seidenfäden am oberen Rand des Loches befestigt und fällt daher zum Schließen herab; er wird bei drohender Gefahr von der Spinne angepreßt, indem sie mit den Vorderklauen in kleine Henkel des Gespinnstes eingreift und den Deckel fest anzieht. In Deutschland *Atypus piceus* Sulz.

II. Unterordnung. *Dipneumones*. 1 Paar Lungen, neben denen noch Tracheen bestehen, meistens 6 Spinnwarzen. — Hierher gehören fast alle unsere einheimischen Spinnen und zahlreiche tropische Formen. Zum Teil (*Vagabundae*) haben dieselben noch die Lebensweise der *Mygaliden* und benutzen ihre Webefertigkeit nur zum Einspinnen der Eier in Eiersäckchen, welche am eigenen Körper oder an sicheren Orten untergebracht werden, und zur Auskleidung der Schlupfwinkel, während sie die Beute durch raschen Lauf einholen (*Citigradae*) oder beschleichen und im Sprung fangen (*Saltigradae*). Zum anderen Teil bauen sie aus den Seidenfäden noch weitere mehr oder minder kunstvolle Netze zum Einfangen fliegender Insekten (*Sedentariae*). 1. *Vagabundae*. a) *Saltigradae*: *Attus falcatus* L.; b) *Citigradae* oder Laufspinnen: *Lycosa tarantula* L. (*Tarantula Apuliae*), die Tarantel, deren Biß eine schmerzhaftige Entzündung verursacht. Früher glaubte man irrtümlich, daß der Biß Ursache sei von Tobsuchtsanfällen, zu deren Beseitigung man die „Tarantella“ spielte. — 2. Die *Sedentarien* unterscheiden sich voneinander durch die Art ihres Netzbaues. Die *Tubitelen* spinnen eine Röhre und davor ein horizontales Gewebe zum Insektenfang; *Tegenaria domestica* L., Hausspinne, *Segestria sexoculata* L., Kellerspinne, *Argyroneta aquatica* L., Silberspinne genannt, weil sie, im Wasser lebend, mit Hilfe einer silberglänzenden Luftblase atmet, die sie mit sich am Abdomen herumträgt. — Die kunstvollsten Gespinste bilden die *Orbitelen*, die Kreuzspinnen, *Epeiriden*: *Epeira diadema* L., welche ihren deutschen Namen der Zeichnung des Abdomens verdankt, einer weißen, undeutlich kreuzförmigen Figur auf dunklem Grund (Fig. 454). — *Inäquitelen*: *Latrodectes tredecimguttatus* Fabr., Malmignatte, sehr giftig.

III. Ordnung. Acarinen, Milben.

An die Araneen reihen wir die *Acarinen* und *Linguatuliden*. Der Bau der letzteren ist durch Parasitismus so sehr abgeändert, daß man am ausgebildeten Tiere die Merkmale der Klasse nicht mehr mit Sicherheit nachweisen kann. Für das Verständnis dieser aberranten und degenerierten Arachnoideen liefern uns die *Milben* oder *Acarinen* den Schlüssel. Dieselben (Fig. 360) haben durch Verschmelzung von Abdomen und Cephalothorax die letzte Andeutung von Gliederung verloren. Gleichwohl ist ihre nahe Verwandtschaft mit den Spinnen unzweifelhaft: vor allem wird sie bewiesen durch die Anwesenheit von 6 Extremitätenpaaren, 4 Paar Beinen, durch welche sich parasitische Milben sofort von parasitischen sechsbeinigen *Insekten* unterscheiden, und 2 Paar Mundgliedmaßen, welche gemeinsam einen allen Milben zukommenden, zum Saugen von Tier- und Pflanzensäften dienenden Stechrüssel bilden. Die Scheide des Stechrüssels besteht aus der Oberlippe und den basalen Gliedern der Kiefertaster, welche sich rinnenartig einbiegen und zu einer Röhre zusammenlegen, während die

übrigen Glieder den frei hervorstehenden Palpus darstellen; in der Röhre liegen die Kieferfühler als klauen- oder scherenförmige, oft mit Widerhaken versehene Stilets.

Da die Milben sehr klein sind und eine halb oder ganz parasitische Lebensweise führen, ist ihr innerer Bau vereinfacht; häufig fehlen Herz und Atmungsorgane (Tracheen) gänzlich; wenn vorhanden, münden letztere in der Gegend des Cephalothorax, oft nahe den Cheliceren; am Darm finden sich zwar Magenblindsäcke und Malpighische Gefäße, dagegen keine Leber. — Aus der Entwicklungsgeschichte der Milben verdient besondere Beachtung, daß den aus dem Ei schlüpfenden Larven das letzte Beinpaar noch fehlt; sie ähneln dadurch parasitischen Insekten mit undeutlich gegliedertem Körper wie den Läusen; häufig findet man bei Milben auch cystenartige Ruhezustände (Puppen). Manche Milben (*Eriophyiden*) erzeugen Gallen.

Im ausgebildeten Zustand freilebend sind die meist lebhaft rot gefärbten Laufmilben, *Trombididen* (*Trombidium holosericeum* L.), und die Wassermilben, *Hydrachniden* (*Hydrachna eruenta* Müll.). Die dreibeinigen Larven dieser Tiere aber sind Schmarotzer; die Larven von *Trombidien*, als *Leptus autumnalis* bekannt, befallen auch den Menschen und erzeugen namentlich bei Erntearbeitern häufig juckende Ausschläge. — Halb parasitisch sind die *Ixodiden*, Zecken; *Ixodes ricinus* L., Holzbock, lebt versteckt in Wäldern, das Weibchen befällt Menschen und andere Säugetiere, saugt sich in der Haut fest und schwillt durch Blutaufnahme zu bedeutender Größe (11 mm) an, um dann abzufallen. Die viel kleineren Männchen sitzen am Weibchen fest und nehmen keine Nahrung auf. *Argas persicus* lebt ähnlich den Bettwanzen in Wohnungen tags versteckt, nachts Blut saugend, soll giftig sein (in Persien und Ägypten). Nahe verwandt ist der in Taubenschlägen wohnende *Argas reflexus* Latr., der auch öfters den Menschen befällt, und *A. americanus* Pack., den Hühnern gefährlich. — *Boophilus bovis* überträgt das Texasfieber (S. 195). — *Gamasiden*: *Dermanyssus avium* Dug., am Tage versteckt, nachts auf Singvögeln; *Gamasus coleopratorum*, dauernd parasitisch auf Käfern (Fig. 360). — Dauernde Parasiten sind in der Regel die *Sarcoptiden*, die fast mikroskopisch kleinen Krätzmilben; sie graben Gänge in die Epidermis von Säugetieren und Vögeln: *Sarcoptes scabiei* Latr., 0,3–0,5 mm groß, Ursache der Krätze des Menschen (Fig. 466); nahe verwandt die Käsemilbe, *Tyroglyphus siro* Latr. — In degenerierten Talgdrüsen („Mitessern“) schmarotzen die auffallend langgestreckten Balgmilben oder *Demodiciden*: *Demodex folliculorum* Henle in Talgdrüsen des Menschen (Fig. 467).

Fig. 466.

Fig. 467.

Fig. 466. *Sarcoptes scabiei*, Weibchen (nach Leuckart).Fig. 467. *Demodex folliculorum* (nach Leunis-Ludwig).

Langgestreckte Acarinen, wie der *Demodex folliculorum*, leiten uns über zu den *Linguatuliden* oder *Zungenwürmern*, Parasiten,

welche in unserer Gegend als geschlechtsreife Tiere die Stirnhöhle von Fleischfressern bewohnen, als eingekapselte Jugendformen dagegen in der Leber und Lunge von Pflanzenfressern, besonders *Nagetieren*, angetroffen werden. Aus den Tropen kennen wir die geschlechtsreifen *Linguatuliden* auch als Parasiten von *Löwe*, *Tiger*, *Schlangen* etc. Wie ihr deutscher Name erkennen läßt, hat man die mehrere Zentimeter langen Tiere früher für Würmer gehalten und in die Nähe der Bandwürmer gestellt, weil einige abgeplattet sind und eine an die Proglottiden der Bandwürmer erinnernde Ringelung zeigen (Fig. 113, S. 155). Anatomie und Entwicklungsgeschichte sprechen mit einiger Wahrscheinlichkeit für Verwandtschaft mit den Arachnoideen. Am vorderen Ende der geschlechtsreifen *Linguatuliden* findet man die Mundöffnung am Grunde einer Chitinkapsel, welche man früher mit dem Saugrüssel der

Fig. 468. Larve von *Pentastomum proboscideum*. *st* Stilet, *y* hinterer Larvenhaken, *1* und *2* Beine, *m* Mund, *d* Darm, *e* Drüsenzellen (nach Stiles).

Milben verglichen hat; auf jeder Seite derselben stehen zwei Haken auf einem komplizierten Chitingerüst; man deutet sie als die Klauen des ersten und zweiten Spinnenbeins. Im Innern des Körpers ist eine geräumige Leibeshöhle, welche einen geradegestreckten Darm ohne Anhänge beherbergt. Um den Anfangsdarm bildet das Nervensystem einen ventral zum Bauchmark verdickten Ring, während das Hirn bei dem gänzlichen Mangel von Sinnesorganen so rudimentär ist, daß es nicht einmal als eine Anschwellung im Schlundring angedeutet ist. Sehr kompliziert ist der Geschlechtsapparat, dessen unpaarer Ausführgang beim Männchen vorn mündet, beim Weibchen dagegen umbiegt und in vielen mit Eiern prall gefüllten, durch die Körperwand durchschimmernden Windungen zur Genitalöffnung am hinteren Körperende verläuft.

Die an *Linguatuliden* erkrankten Hunde und Wölfe leiden an einem heftigen Katarrh der Nasenhöhle und entleeren mit dem Schleim auch in Menge die embryonenhaltigen Eier. Werden von Kaninchen, Hasen oder auch von Menschen mit dem infektiösen Schleim besudelte Pflanzen verzehrt, so schlüpfen die Larven aus, um in Lunge und Leber einzuwandern und sich einzukapseln, bis sie durch Verfüttern wieder in den Körper eines Hundes zurückgelangen; sie können sich aber auch in Pflanzenfressern entwickeln. Die Larven (Fig. 468) besitzen am vorderen Ende einen Bohrrapparat (*st* und *y*) und außerdem 2 Beinpaare (*1* und *2*), welche wahrscheinlich den hinteren Beinpaaren der Spinnen entsprechen, während der Metamorphose wieder verloren gehen und durch die zwei Haken des ausgebildeten Tieres ersetzt werden. *Pentastomum taenioides* Rud., geschlechtsreif in den Sinus frontales von Hund, Wolf, Fuchs, ausnahmsweise auch des Menschen, als Larve in Leber und Lunge von Nagetieren und Menschen. Weitere Arten sind *Pentast. constrictum* von Sieb. in der Leber von Nagern, *Pentast. momiliforme* Dies. in der Lunge von Schlangen.

Anhang.

Im Anhang zu den *Arachnoideen* sollen noch 3 Gruppen von viel umstrittener systematischer Stellung besprochen werden, von denen eine, die

Xiphosuren, ein ganz hervorragendes morphologisches, eine andere, die *Tardigraden*, ein größeres biologisches Interesse besitzt, während für die *Pantopoden* oder *Pycnogoniden* keines von beiden gilt.

1. Die *Xyphosuren* oder Pfeilschwünze mit der einzigen lebenden Gattung *Limulus* (*L. moluccanus* Latr., Molukkenkrebs) wurden lange Zeit allgemein den *Crustaceen* zugerechnet, weil sie, im Meere an sandigen Küsten lebend, durch Kiemen atmen, die auf blattartigen, spaltfüßigen Pleopoden sitzen (Fig. 469 und 470 8). Jetzt werden sie von vielen Zoologen unter dem Namen *Cheliceraten* mit den *Arachnoideen* vereint, mit denen sie in Körpergliederung, Bau der vorderen Extremitäten und vielen Merkmalen der inneren Anatomie übereinstimmen. Ihr Körper besteht aus einem mächtigen, halbmondförmigen Cephalothorax,

Fig. 469.

Fig. 470.

Fig. 471.

Fig. 469. *Limulus moluccanus*, vom Rücken betrachtet. a Abdomen, ct Cephalothorax, o¹ einfache, o² zusammengesetzte Augen (nach Rymer-Jones).

Fig. 470. *Limulus moluccanus*, ventrale Ansicht, nur zum Teil dargestellt, 1—6 die Extremitäten des Cephalothorax, 6a Anhang am 6. Beinpaar, 7 Kiemendeckel, 8 Kiemen, 9 Basis des Stachels (aus Leunis-Ludwig).

Fig. 471. *Macrobiotus hufelandi* (nach Zeichnungen von Greef und Plate). I—IV die 4 Beinpaare, mk Mundkapsel, st Stilet, ph Pharynx, sp Speicheldrüse, m Magen, r Enddarm, ov Ovar, d Anhangsdrüsen, vm Vasa Malpighii; in der Leibeshöhle Blutzellen.

einem etwas kleineren, seitliche Stacheln tragenden Abdomen und einem als Hebel dienenden Schwanzstachel. Der Cephalothorax entsteht aus Verwachsung von 6 Segmenten; er trägt auf der Rückenseite vorn nahe der Mittellinie 2 Ocellen, etwas weiter rückwärts und seitlich 2 sehr primitive zusammengesetzte Augen. Das Abdomen ist bei den das Ei verlassenden Larven (Trilobitenstadium) noch in 8 Segmente abgeteilt, welche später verschmelzen. Dem Cephalothorax gehören wie bei *Arachnoideen* 6 Paar Extremitäten an, 1 Paar präoraler, vom Bauchmark aus innervierter Cheliceren und 5 Paar beinartiger, zu beiden Seiten der Mundöffnung gestellter Extremitäten, von denen die 4 ersten mit Kau-

laden beginnen und wie die Cheliceren mit Scheren (beim Männchen mit Klauen) enden. Kleine, als Chilarien bezeichnete Anhänge werden als ein 7. Extremitätenpaar gedeutet. Das Abdomen trägt blattartige, aus Basis, Innen- und Außenast bestehende Extremitäten, von denen die erste mit dem Cephalothorax verschmilzt und den derben Kiemendeckel liefert; die fünf folgenden tragen auf ihrer Rückseite feine Kiemtblättchen, die senkrecht zur Oberfläche der Extremität und quer zur Körperachse wie Blätter eines Buches hintereinander stehen. Was den inneren Bau anlangt, so besitzen die *Xiphosuren* ein hochentwickeltes Blutgefäßsystem, dessen Bauchsinus das Bauchmark umhüllt, eine ansehnliche Leber und wie die *Arachnoideen* 1 Paar Coxaldrüsen und das Entosternum. Die Geschlechtsorgane münden an der Basis des Kiemendeckels. — Mit *Xiphosuren* sind nahe verwandt die paläozoischen *Gigantostraken* oder Eurystomen: sie besaßen einen Cephalothorax mit 6 Beinpaaren, 2 einfachen und 2 zusammengesetzten Augen. Ihr Abdomen trug die blattförmigen Kiemextremitäten, nur daß es dauernd in 6 vordere und in 6 hintere Segmente (das in einen Schwanzstachel auslaufende Postabdomen) gegliedert war. *Pterygotus anglicus* Ag.

Die besprochene Ähnlichkeit der *Xiphosuren* mit *Arachnoideen* hat zur „Limulustheorie“ geführt, zur Lehre, daß die *Arachnoideen* durch Vermittlung limulusartiger Vorfahren von primitiven *Crustaceen* abstammen und somit diesen näher stehen als den übrigen *Tracheaten*. Die Theorie macht die Annahme nötig, daß die Tracheenlungen als die in das Innere des Abdomens eingestülpten, mit Kiemtblättchen bedeckten Pleopoden des *Limulus* aufzufassen sind, wofür ihre Lage und Entwicklung bei *Scorpionen* spricht. Die verästelten Tracheen müßten dann entweder aus den Tracheenlungen, oder aus anderweitigen Strukturen (? Chitinsehn von Muskeln), entstanden sein und könnten nicht den Tracheen der übrigen *Tracheaten* entsprechen. Der Theorie erwachsen Schwierigkeiten aus der Tatsache, daß die verästelten Tracheen der *Arachnoideen* und der übrigen *Tracheaten* den gleichen feineren Bau besitzen (Spiralfaden), daß bei *Solpugen* und *Milben* Stigmen am Cephalothorax vorkommen (bei manchen Milben in der Gegend der Cheliceren), wo sie der Limulustheorie zufolge nicht vorkommen dürften. Das Vorkommen von Coxaldrüsen bei *Xiphosuren* und *Arachnoideen* verliert an Wert durch die Erwägung, daß die Drüsen Reste von Segmentalorganen sind, wie sie auch bei *Protracheaten* und *Crustaceen* vorkommen und neuerdings auch bei *Apterygoten* gefunden wurden.

2. Die *Tardigraden* oder *Bärtierchen* sind mikroskopisch kleine Organismen, welche im Süßwasser oder in feuchter Erde oder Moos zusammen mit *Protozoen* und *Rotatorien* leben und ihren langsamen täppischen Bewegungen ihren Namen verdanken. Bei ihren Wanderungen strecken sie (Fig. 471 I—IV) 4 Paar mit Krallen bewaffnete Extremitätenstummel aus. Diese 8 Beine sind das einzige, was die Tiere unzweifelhaft mit den Spinnen gemein haben; sonst unterscheiden sie sich durch die Einmündung des Geschlechtsapparats in den Darm, durch das aus 4 Ganglienpaaren bestehende Bauchmark und durch den Mangel von Herz und Tracheen. Am vorderen Ende des Darms liegt eine Chitinkapsel und in derselben 2 Stilets; man könnte darin den ins Innere zurückgezogenen Saugrüssel der *Acarinen* erblicken. In weiteren Kreisen sind die *Tardigraden* durch zweierlei bekannt geworden. Da ihre Durchsichtigkeit eine genaue Verfolgung der Nerven bis an die quergestreiften Muskelfäden leicht gestattet, entdeckte Doyère an den günstigen Beobachtungsobjekten die Endigungsweise der Nerven am Muskel, den Doyèreschen Nervenhügel. Die

zweite Eigentümlichkeit teilen die *Tardigraden* mit manchen anderen Wasserbewohnern. Wenn das Wasser austrocknet, bleiben die Tiere, geschützt von ihrer festen, das Eintrocknen verhindernden Chitinhaut, am Leben; sie stellen ihre Lebensfunktionen ein und erwachen erst wieder, wenn Wasser aufgegossen wird. Da die Tiere durch Eintrocknen lange am Leben erhalten werden können, heißt eine Art *Macrobotus hufelandi* Sieg. Schultze, zu Ehren des berühmten Arztes Hufeland, der eine Makrobiotik, eine Anweisung zur Verlängerung des Lebens, geschrieben hat.

3. Wie die *Tardigraden* unter den Süßwassertieren, so nehmen in der Meeresfauna die *Pycnogoniden* eine merkwürdige Stellung ein. Die Tiere, im Mittel etwa so groß wie eine Schneiderspinne, haben einen rundlichen Körper, der vorn in einen rüsselförmigen Fortsatz, hinten in einen abdomenartigen Anhang ausgeht und 4 Paar sehr lange Beine trägt. Vor den 4 Beinpaaren findet sich konstant eine Art Scherenfühler; vielfach können aber auch nach demselben 2 weitere Extremitäten folgen, was dann die für die Arachnoideen nicht passende Gesamtzahl 7 ergeben würde. Dagegen würde gut passen, daß vom Darm Blindsäcke ausgehen, welche weit in die Extremitäten hineindringen. Respirationsorgane fehlen, ein Herz ist vorhanden. Bei der systematischen Beurteilung stehen sich drei Anschauungen gegenüber: 1. die *Pycnogoniden* gehören zu den *Crustaceen*, 2. sie gehören zu den Arachnoideen, 3. sie bilden eine besondere Gruppe. *Pycnogonum littorale* Müll.

Zusammenfassung der Resultate über Arthropoden.

1. Die **Arthropoden** sind Tiere mit deutlicher innerer und äußerer Gliederung.

2. Die innere Gliederung spricht sich aus im Bau des Nervensystems (Strickleiternnervensystem) und des Herzens und in der Anordnung der Segmentalorgane und der Tracheen, sofern solche vorhanden sind.

3. Die äußere Gliederung spricht sich aus in der vermöge der Chitinpanzerung besonders deutlichen Ringelung des Körpers und in der metameren Anordnung der Extremitäten.

4. Von den ebenfalls gegliederten Anneliden unterscheiden sich die Arthropoden durch den Besitz der gegliederten Extremitäten, von denen höchstens ein Paar auf ein Segment kommt; nach ihrer Funktion werden die Extremitäten als Antennen, Kiefer, Kieferfüße, Füße und Afterfüße unterschieden.

5. Ein weiterer Unterschied ist die nur bei Protracheaten, Myriapoden und niederen Crustaceen unvollkommen ausgebildete Heteronomie des Körpers, die Sonderung in Kopf, Brust und Hinterleib.

6. Der Kopf (Cephalon) trägt die tastenden und kauenden, die Brust (Thorax) die lokomotorischen Extremitäten (Pereiopoden); der Hinterleib (Abdomen) trägt die Pedes spurii (Pleopoden) oder er ist extremitätenlos.

7. Durch Verschmelzung von Kopf und Brust entsteht der Cephalothorax, durch Abgliederung der Endsegmente des Hinterleibes das Postabdomen.

8. Die Augen der Arthropoden sind entweder Stemmata oder zusammengesetzte Augen (Facettenaugen).

9. Die Geschlechtsorgane sind nur ausnahmsweise hermaphrodit; die Fortpflanzung erfolgt nur durch Eier, die sich häufig parthenogenetisch, seltener pädogenetisch entwickeln; die Furchung der Eier ist gewöhnlich eine superficielle.

10. Nach der Atmung teilt man die Arthropoden in die wasseratmenden Crustaceen und die luftatmenden Tracheaten.

11. Die **Crustaceen** haben außer der Kiemenatmung noch folgende Merkmale:

- a) ihre Extremitäten sind Spaltfüße oder Modifikationen von Spaltfüßen;
- b) sie haben 2 Paar Antennen;
- c) ihr Chitinskelett ist meist verkalkt.

12. Man teilt die Crustaceen in niedere, **Entomostraken** und höhere, **Malacostraken**.

13. Die **Entomostraken** haben variable Segmentzahlen, als Exkretionsorgan die Maxillar- oder Schalendrüse, als Larve den Nauplius.

14. Die **Malacostraken** haben 20 Segmente (davon 7 abdominale); die männliche Geschlechtsmündung liegt am 13., die weibliche am 11. Körpersegment; als Exkretionsorgan fungiert die Antennendrüse, als Larve äußerst selten der Nauplius, meist die Zoëa.

15. Die wichtigsten Ordnungen der Entomostraken sind die spaltfüßigen *Copepoden*, die kiemenfüßigen *Branchiopoden*, die muschelschaligen *Ostracoden*, die festsitzenden, meist hermaphroditen *Cirripeden*, die fossilen *Urkrebse* oder *Trilobiten*.

16. Die **Malacostraken** zerfallen in **Edriophthalmen** seu **Arthrostraken** und die **Podophthalmen** seu **Thoracostraken**.

17. Die **Edriophthalmen** (*Isopoden* und *Amphipoden*) haben sitzende Facettenaugen und heißen **Arthrostraken**, weil 7 freie Thoraxsegmente vorhanden sind.

18. Die **Podophthalmen** (*Stomatopoden*, *Schizopoden*, *Decapoden*) haben gestielte Augen und heißen **Thoracostraken**, weil ein Teil oder sämtliche Thoraxsegmente mit dem Kopf zum Cephalothorax verschmolzen sind.

19. Die **Tracheaten** atmen durch Tracheen (Luftröhren, die auf der Körperoberfläche mit Stigmen münden), haben ein Paar Antennen und einreihige Extremitäten.

20. Sie zerfallen in Protracheaten, Myriapoden, Insekten, und Arachnoideen.

21. Die **Protracheaten** (*Peripatus*) sind Mittelformen zwischen Anneliden und Tausendfüßern, indem sie undeutlich gegliederte, parapodienartige Extremitäten haben und gleichzeitig die Segmentalorgane der Anneliden und die Tracheen der Insekten besitzen.

22. Die **Myriapoden** haben zahlreiche mit Beinen versehene Segmente (Tausendfüße), davor einen Kopfabschnitt, an dem 1 Paar Antennen und 2–3 Paar Kiefer sitzen.

23. Von den beiden hierher gehörigen wichtigeren Gruppen sind die *Diplopoden* durch Doppelsegmente, Kürze der Beine und Antennen und nach vorn gelagerte Geschlechtsmündung ausgezeichnet.

24. Die *Chilopoden* haben einfache Segmente, lange Beine und Antennen, rückwärts mündende Geschlechtsorgane; dem Kopf dicht angeschlossen liegt ein Paar mit Giftdrüsen versehener Raubfüße.

25. Die **Insekten** haben drei Hauptabschnitte des Körpers: Kopf, Thorax, Abdomen.

26. Das Abdomen hat eine wechselnde Zahl meist gut getrennter Segmente, an denen keine Extremitäten sitzen.

27. Der Thorax besteht aus drei meist gut getrennten Ringen (Pro-, Meso-, Metathorax) und hat daher 3 Beinpaare (**Hexapoden**), meist außerdem 2 Flügelpaare, ein vorderes am Mesothorax, ein hinteres am Metathorax.

28. Der Kopf besteht aus mindestens 4 verschmolzenen Segmenten, an denen 4 Extremitätenpaare sitzen: Antennen, Mandibeln, erste Maxillen, zweite zur Unterlippe (Labium) verschmolzene Maxillen.

29. Der Unterlippe gegenüber liegt die nicht als Extremität zu deutende Oberlippe (Labrum).

30. Die Mundgliedmaßen haben je nach der Ernährung verschiedenen Bau und sind entweder kauende, leckende, saugende oder stechende Mundgliedmaßen.

31. Am Kopf befinden sich zwei große Facettenaugen, zu denen noch 1—3 Stemmata kommen können.

32. Da die Insekten durch reichlich verästelte Tracheen atmen, ist das Blutgefäßsystem bis auf das dorsale Herz rückgebildet.

33. Flügellose Insekten haben meist eine direkte, unter periodischen Häutungen verlaufende Entwicklung (ametabole Insekten).

34. Geflügelte Insekten und viele flügellose, aber von beflügelten abstammende Formen haben eine Metamorphose, bei welcher sich die Larven von der Imago mehr oder minder auffallend unterscheiden (metabole Insekten); niemals sind die jungen Larven geflügelt.

35. Eine unvollständige Metamorphose (*M. incompleta*, hemimetabole Entwicklung) tritt ein, wenn die Larven mit jeder Häutung der Imago ähnlicher werden, indem sie frei hervortretende Flügelanlagen erhalten, welche bei jeder Häutung heranwachsen.

36. Bei der vollständigen Metamorphose (*M. completa*, holometabolen Entwicklung) wird der größte Teil der Umbildung in das letzte Häutungsstadium verlegt, welches ein Ruhe- oder Puppenstadium ist.

37. Die Systematik der Insekten gründet sich auf die Beschaffenheit der Mundgliedmaßen und der Flügel, ferner auf die Art der Körpergliederung und der Entwicklung.

38. Die *Apterygoten* sind flügellose Insekten mit kauenden Mundgliedmaßen ohne Metamorphose.

39. Die *Archipteren* haben kauende Mundgliedmaßen mit meist unvollkommen verwachsener Unterlippe, netzförmige Flügel, eine unvollkommene Metamorphose.

40. Die *Orthopteren* gleichen den Archipteren im Bau der Kiefer und in der Entwicklungsweise, haben aber lederartige Flügel.

41. Die *Neuropteren* haben wie die Archipteren Netzflügel, sind aber holometabol; die Mundgliedmaßen sind erheblich modifiziert.

42. Die *Coleopteren* sind kauende Insekten und haben die vorderen Flügeldecken zu Elytren umgewandelt; von den ihnen häufig ähnlichen Orthopteren sind sie durch den vereinfachten Bau der Unterlippe und die vollkommene Verwandlung unterschieden.

43. Stechende Mundgliedmaßen haben *Rhynchoten*, *Dipteren* und *Aphanipteren*. Sie unterscheiden sich aber voneinander durch die Entwicklung, indem die zum Teil geflügelten, zum Teil flügellosen *Rhynchoten* hemimetabol oder ametabol, die *Dipteren* und *Aphanipteren* holometabol sind. Von letzteren beiden Ordnungen sind die *Aphani-*

pteren flügellos, die *Dipteren* haben nur Vorderflügel, während die Hinterflügel zu Halteren umgewandelt sind.

44. Parasitische Rhynchoten sind *Acanthia lectularia* und die *Pediculiden* (Läuse), parasitische Dipteren die Larven der *Oestriden* und anderer Fliegen; die Aphanipteren (*Puliciden* oder Flöhe) sind ausschließlich parasitisch.

45. Die *Hymenopteren* haben teils kauende, teils leckende Mundgliedmaßen; sie besitzen häutige, mit spärlichem Geäder versehene Flügel; ihre Entwicklung ist holometabol.

46. Die weiblichen Tiere haben einen Abdominalanhang, der bei den *Terebrantien* und *Entophagen* als Legeröhre, bei den *Aculeaten* (Bienen und Wespen) als Giftstachel benutzt wird.

47. Die *Lepidopteren* haben beschuppte Vorder- und Hinterflügel, rudimentäre Ober- und Unterlippe und Mandibeln, während die Maxillarladen zu einem Rüssel umgewandelt sind; die Entwicklung ist holometabol.

48. Der Körper der *Arachnoideen* besteht aus Cephalothorax und Abdomen.

49. Der Cephalothorax trägt 6 Paar Extremitäten, von rückwärts nach vorn gezählt: 4 Beinpaare, ein Paar Kiefertaster, ein Paar Kieferfühler; er hat ferner mehrere Paare hoch entwickelter Einzelaugen.

50. Am Abdomen — selten am Cephalothorax — liegen 1 bis 4 Paar Stigmen, welche entweder in verästelte Tracheen oder in Tracheenlungen (Fächertracheen), oder zum Teil in Tracheen, zum Teil in Lungen führen.

51. Das Abdomen ist bei Gliederspinnen oder *Arthrogastres* gegliedert, einheitlich bei Rundspinnen, *Araneen* oder *Sphaerogastres*, mit dem Cephalothorax verschmolzen bei *Acarinen* oder *Milben*.

52. Unter den *Arthrogastres* sind 2 Gruppen dadurch ausgezeichnet, daß das erste Paar Spinnenbeine noch nicht zur Fortbewegung, sondern zum Tasten benutzt wird: *Solpugen* (mit 3 freien Thoraxsegmenten), *Pedipalpen* (mit entwickeltem Cephalothorax).

53. Durch große Scheren an den Tastern und ein mit einem Giftstachel versehenes Postabdomen sind die *Scorpione* charakterisiert, durch Scheren ohne Postabdomen die *Pseudoscorpione*, durch spinnenartigen Habitus die *Phalangioideen*.

54. Die *Sphaerogastres*, Webspinnen oder *Araneen*, tragen am hinteren Ende des Abdomens auf 4 bis 6 Spinnwarzen zahlreiche mit Drüsen versehene Spinnröhrchen.

55. Nach der Zahl der Spinnwarzen und der Lungen unterscheidet man *Tetrapneumones* (2 Paar Lungen, 2 Paar Spinnwarzen), *Dipneumones* (1 Paar Lungen, 1 Paar Tracheenbüschel, 3 Paar Spinnwarzen).

56. Die *Acarinen* besitzen zu einem Stechrüssel umgewandelte Mundgliedmaßen.

57. Menschliche Parasiten unter den Milben sind *Ixodes ricinus*, *Argas persicus*, *Sarcoptes scabiei*, *Demodex folliculorum*, ferner die Larven von Trombidien (*Leptus autumnalis*).

58. Vollkommen parasitisch sind die bandwurmartigen, extremitätenlosen *Linguatuliden*, deren Jugendformen in Lunge und Leber leben.

59. In der Zahl der Beine stimmen mit den Arachnoideen überein die sonst sehr abweichend gebauten *Tardigraden* und *Pycnogoniden*.

60. Die *Xiphosuren* erinnern durch Kiemenatmung an *Crustaceen*, durch Körpergliederung und Zahl der Extremitäten an *Arachnoideen*.

VII. Stamm.

Vertebraten oder Wirbeltiere.

Die Wirbeltiere gehören wie die *Arthropoden* und *Anneliden* zu den gegliederten Tieren, unterscheiden sich aber von ihnen durch den gänzlichen Mangel der äußeren Gliederung, der Ringelung der Körperoberfläche. Nur die segmentale Anordnung der inneren Organe: der Muskeln (Myotome, Myomere, Myocommata, Muskelsegmente, beim Embryo Urwirbel), der Nerven (Neurotome), des Skeletts (Sclerotome) und der Blutgefäße läßt die Metamerie des Körpers erkennen, am deutlichsten bei den niederen Formen, den *Fischen*, weniger deutlich und für die meisten Organe nur in der Embryonalanlage nachweisbar bei *Vögeln* und *Säugetieren*. Zum Teil hat der Mangel der äußeren Gliederung seinen Grund in der ausgesprochenen Heteronomie des Wirbeltierkörpers und in der hiermit zusammenhängenden, die Grenzkonturen verwischenden Vereinigung der Segmente zu Segmentkomplexen oder Körperregionen, deren man mindestens 3 (Kopf, Rumpf und Schwanz), meist sogar 6 (Kopf, Hals, Brust, Lenden oder Bauchregion, Becken- oder Sacralregion und Schwanz) unterscheidet. Noch wichtiger jedoch ist für die äußere Erscheinung die Beschaffenheit des Skeletts. Das Cuticularskelett, welches bei den *Arthropoden* Veranlassung für die deutliche Ringelung ist, fehlt den Wirbeltieren gänzlich; die Haut bleibt weich oder ist nur in untergeordnetem Maße, mehr zum Schützen als zum Stützen an der Skelettbildung beteiligt (Hautskelett der *Fische*, *Krokodile*, *Schildkröten* etc.). Dafür bildet sich in der Achse des Körpers festes Gewebe aus, welches uns bei den aller-niedersten Wirbeltieren und auf frühen Embryonalstadien als Rücken-saite oder Chorda dorsalis entgegentritt, sonst aber sich zu Wirbelsäule und Schädel höher entwickelt. Es war ein Zeichen großen systematischen und vergleichend-anatomischen Scharfblickes, daß Lamarck den Namen „*Wirbeltiere*“ einführte. Noch heute wird mit Recht die durch Cuviers Typentheorie zur allgemeinen Geltung gelangte Bezeichnung beibehalten, wenn wir auch mit Rücksicht auf die wenigen Formen, welche an Stelle der Wirbelsäule nur die Chorda dorsalis besitzen, gezwungen sind, die Definition weiter zu fassen, als Lamarck, und anstatt von Tieren mit Wirbelsäule von Tieren mit Achsenskelett zu sprechen.

Wenn wir den *Amphioxus* ausnehmen, welcher noch von einem einschichtigen Zylinderepithel bedeckt ist, unterscheidet sich die Haut der Wirbeltiere (Fig. 26, S. 65) von dem Integument aller wirbellosen Tiere durch zwei Merkmale: 1. die Vielschichtigkeit der Epidermis (*Ep*), 2. die bedeutende Dicke der Lederhaut (*Co*). Die Epidermis ist nur bei den *Fischen* und *Amphibien* noch von einer zarten Cuticula bedeckt, solange nämlich die Schichten der Epidermis vorwiegend von protoplasmatischen, hinfalligen Zellen gebildet werden (Fig. 26a). Meist ist eine solche cuticulare Abgrenzung überflüssig und schwindet daher, indem — besonders bei Landbewohnern — die oberflächlichen Zellenlagen der Verhornung unterliegen, d. h. eine Umwandlung ihrer weichen Zellsubstanz in Keratin erfahren und dadurch auch ohne Cuticula die genügende Widerstandsfähigkeit erhalten (Fig. 26b). Man unterscheidet dann am Epithel zwei Hauptschichten, das tiefere Stratum Malpighii (s. *M*.) und das oberflächliche Stratum corneum (*sc*). — Der zweite

Bestandteil des Integuments, die Lederhaut oder das Corium (*Co*), gehört seiner Entstehung nach dem Mesoderm an. Es besteht aus vielen, oft sehr regelmäßig übereinander geschichteten Lagen straff-faserigen Bindegewebes und ist meist von den tiefer gelegenen Organen, namentlich den Muskeln, durch lockeres, lymphgefäßreiches Gewebe, das subkutane Bindegewebe, getrennt. — Beide Hauptabschnitte des Integuments können dem Wirbeltierkörper, abgesehen von der ihnen selbst innewohnenden Festigkeit, noch besondere Schutzapparate liefern. Die Hornschicht der Epidermis erreicht stellenweise eine besondere Mächtigkeit und bildet so das Schildpatt der *Schildkröten*, die Hornschuppen und Hornschilder der *Schlangen* und *Eidechsen*, die Federn der *Vögel*, die Haare und Hörner der *Säugetiere*. Endlich sind Epidermoidalprodukte auch die Krallen, Hufe und Nägel, die bei *Reptilien*, *Vögeln* und *Säugetieren* vorkommen. Die Lederhaut kann Sitz von Verknöcherungen werden, welche man trotz ihrer von Hornschuppen ganz abweichenden Struktur und Entwicklungsweise bei *Fischen* ebenfalls Schuppen, bei *Amphibien*, *Reptilien* und *Säugetieren* Hautknochen nennt. Sie bilden im Gegensatz zum Achsenskelett das Hautskelett.

Fig. 472. Sagittalschnitt durch die Schuppe von *Scyllium stellare* (nach einer Zeichnung von Hofer). *d* Dentin, *sch* Schmelz, *p* Pulpa-höhle, *b* Basalplatte.

Dem Gesagten zufolge kann erhöhte Festigkeit der Wirbeltierhaut in dreierlei Weise erzielt werden: 1. In der Lederhaut bilden sich Knochenschuppen, welche das Epithel vorbuchten und von ihm aus einen festen Hornüberzug, die Hornschuppen, erhalten (Fig. 474 II); 2. es fehlen die Knochenschuppen, dagegen sind Hornschuppen vorhanden (I); 3. es sind Knochenschuppen vorhanden, dagegen ist die Epidermis weich und schleimig, weil ihr die Hornschicht noch fehlt. — Hufe, Krallen und Nägel (Fig. 473 I, II, III) sind Gebilde, welche sich auf terminale, die Spitzen der Zehen umfassende Hornschuppen zurückführen lassen. Eine derartige Schuppe muß aus einem oberen und unteren Teil bestehen. Ersterer, die Krallenplatte (*p*) ist der wichtigste; sein Wachstum wird bei Säugetieren mehr und mehr an die Basis, in die Krallenwurzel (*w*) verlegt, von wo aus sich das Gebilde über die obere Seite der Zehe, das Krallenbett, hinüberschiebt. Die Krallenplatte ist bei der Kralle (*unguis*) sowohl in querer wie longitudinaler Richtung gekrümmt (III), wodurch der untere Abschnitt, die lockere Krallensohle (*s*) eingeengt wird. Beim Huf (*ungula*) ist die Platte (I) in querrer Richtung stark gekrümmt, die Krallensohle zu einem schmalen, dem Plattenrand folgenden Streifen reduziert. Die geringste Krümmung der Platte ist für den Nagel (II) charakteristisch; indem hier die Sohlenplatte außerordentlich verkümmert, macht der Plattnagel (*lamna*) den Eindruck einer rein dorsalen Bildung.

Von großer Bedeutung für das Verständnis der Hautossifikationen ist die Erkenntnis, daß alle Fischschuppen sich auf eine Ausgangsform,

die Placoidschuppe der Selachier, zurückführen lassen. Dieselbe ist ein rhombisches Blättchen (Fig. 472, 508), welches in seiner Mitte einen spitzen Höcker, den „Hautzahn“, trägt, so genannt, weil er in Bau und Entwicklungsweise mit den echten Zähnen der Mundhöhle übereinstimmt. Wie diese, besitzt er in seinem Innern eine von blutgefäßreichem Gewebe erfüllte Pulpahöhle; dieselbe ist von einer Schicht Elfenbein (Dentin) umgeben, auf welche nach außen eine homogene, wahrscheinlich als Schmelz (Substantia adamantina) zu deutende Schicht folgt. Hautzähne und echte Zähne sind dieselben Gebilde, welche infolge verschiedener Lagerung und der dadurch bedingten Verschiedenartigkeit der Funktion eine verschiedene Entwicklung genommen haben.

Die Schuppen der Fische sind noch von weiterem anatomischem Interesse, da sich auf sie außer den Knochenplatten, welche den Schildkröten, Krokodilen und manchen Säugetieren (Gürteltieren) einen widerstandsfähigen Panzer liefern, noch wichtige Teile des Achsenskeletts, die sekundären Knochen oder Belegknochen, zurückführen lassen.

Fig. 473.

Fig. 474.

Fig. 473. Längsschnitte: I durch den Huf eines Pferdes, II durch den Nagel eines Affen, III durch die Kralle eines Hundes. *w* Wurzel, *p* Krallenplatte, *s* Krallenschhle, *b* Zehenballen, 2, 3 zweite und dritte Phalange.

Fig. 474. Längsschnitte durch Reptilienschuppen, I einer Natter, II einer Blindschleiche (Schemata), 1 Stratum corneum, 2 Stratum Malpighi, 3 Lederhaut, 4 Knochen-schuppen.

Unter Belegknochen versteht man Knochenplatten, welche, durch Verschmelzung von Hautverknöcherungen entstanden, in tiefere Schichten verlagert werden und zur Ergänzung des Achsenskeletts beitragen. Nach dem, was über das Verhältnis von Hautzähnen zu echten Zähnen gesagt wurde, ist es begreiflich, daß die Bildung von Belegknochen auch von der mit Zähnen ausgerüsteten Schleimhaut der Mundhöhle ausgehen kann.

Bei der Betrachtung des Achsenskeletts beginnen wir mit der Chorda dorsalis, jenem wichtigen Zellenstrang, dem wir schon bei den Tunicaten begegnet sind, der ungeschmälert beim *Amphioxus* und den *Cyclostomen* fortbesteht, von da an aber allmählich durch die in seinem Umkreis entstehende Wirbelsäule verdrängt wird. Der Zellstrang ist entodermaler Abkunft (Fig. 9, S. 32). Anfänglich ein Längsstreifen im Epithel des Urdarms (*I. ch*), scheidet er aus der Begrenzung desselben aus und kommt dabei zwischen Darm (*dh*) und Nervensystem (*n*) in die Längsachse des Körpers zu liegen (II, III.); hier bildet er später

Achsen-skelett:
Chorda dor-salis.

einen runden Stab, welcher aus der früher schon beschriebenen, durch den blasigen Charakter ihrer Zellen an Pflanzengewebe erinnernden zelligen Bindesubstanz besteht (Fig. 37, S. 74). Auf einem Querschnitt (Fig. 475) sieht man den Stab von 3 Hüllen umgeben, zu innerst von der faserigen Chordascheide (*Cs*), dann einer fast immer vorhandenen elastischen Membran (*Ee*), endlich der skelettogenen Schicht (*SS*), welche auch äußere Chordascheide genannt wird. Letztere ist ein dem Mesoderm entstammendes Bindegewebe, setzt sich daher in die übrigen bindegewebigen Scheiden, wie sie die Muskeln, das Nervensystem und die übrigen Organe umgeben, fort und verdient besondere Beachtung, weil in ihr der Knorpel und der Knochen für Wirbelsäule und Schädel entstehen. Zellen der skelettogenen Schicht können ferner durch die Elastica in die faserige Chordascheide eindringen und diese in Faserknorpel umwandeln, wodurch die Chordascheide befähigt wird, sich am Aufbau des Wirbelkörpers zu beteiligen (*Selachier*).

Fig. 475. Querschnitt durch das Achsenskelett von *Petromyzon*. *F* Fettgewebe, *SS* skelettogene Schicht, *Ob*, *U* obere und untere Fortsätze derselben, *M* Rückenmark, *P* Umhüllung desselben, *C* Chorda, *Cs* Chordascheide, *Ee* Elastica (aus Wiedersheim).

Da die Chorda und ihre Hüllen elastisch und nachgiebig sind und ohne großen Widerstand sich unter dem Zug der Muskeln biegen, sind sie vollkommen ungegliedert. Die Gliederung des Achsenskeletts beginnt erst, wenn derbere Gewebe, wie Knorpel und Knochen, auftreten. Dann kommt es zur Sonderung einzelner in der Längsachse aufeinanderfolgender Stücke, zur allmählichen Ausbildung von Wirbelsäule und

Fig. 476.

Fig. 477.

Fig. 476. Ein Stück Wirbelsäule des Störs in seitlicher Ansicht und bei Betrachtung auf dem Querschnitt. *sp* Processus spinosi, *ob* obere Bögen, *n* Neuralkanal, *s* Chordascheide, *ch* Chorda, *ub* untere Bögen, *r* Rippen, *i* dorsale und ventrale Intercalaria, *f* Durchtrittsstellen der Nerven. Knorpel punktiert, Knochen weiß.

Fig. 477. Schwanzwirbel eines Karpfen. *A* der Länge nach in sagittaler Richtung durchgeschnitten. *B* ein einzelner Wirbel in halb seitlicher Ansicht. *ob* obere (Neural-)Bögen, *ub* untere (Hämalkanal-)Bögen, *n* Neuralkanal, *h* Hämalkanal, *ch* Hohlräume, die der Chorda zur Aufnahme dienen.

Schädel. Für beide Teile des Achsenskeletts kann man eine zusammenhängende Entwicklungsreihe aufstellen, wenn man von den niederen Klassen zu den höheren aufsteigt und zugleich auch die ontogenetischen Tatsachen berücksichtigt.

Die in der Wirbeltierreihe zuerst auftretenden Stücke der Wirbelsäule sind die oberen (*Cyclostomen*) und unteren Bögen (*Störe*) (Fig. 476), feste Spangen, welche der Chorda symmetrisch zur Sagittalebene aufsitzen und in der skelettogenen Schicht jedes Segmentes gewöhnlich zu 1 Paar, öfters auch zu 2 und mehr Paaren (eigentliche Bögen und Schaltstücke, *Intercalaria*) vorhanden sind. Die oberen Bögen (die *Arcus vertebrae* der menschlichen Anatomie) umgreifen das dorsal von der Chorda gelegene Rückenmark und bilden den Rückgratskanal, indem sie über dem Rückenmark sich zu den oberen Dornfortsätzen oder *Processus spinosi* (häufig sich selbständig anlegende Stücke des Achsenskeletts) vereinen; sie werden daher auch *Neurapophysen* genannt. Ebenso können die unteren Bögen in der Schwanzgegend den die Schwanzblutgefäße bergenden Caudalkanal erzeugen und sich ebenfalls in *Processus spinosi* (die unteren Dornfortsätze) verlängern (Fig. 477). In der Rumpffregion verhalten sich jedoch die unteren Bögen anders. Da hier die viel geräumigere Leibeshöhle mit ihren an Umfang sehr wechselnden Organen (Darm, Geschlechtsapparat) lagert, erstrecken sich die unteren Bögen weit nach abwärts und zerfallen in zwei Stücke, ein oberes Tragestück, die *Apophyse* (Basalstumpf), und ein unteres bewegliches Stück, die *Rippe*. Auch unterbleibt die Vereinigung zu den unteren *Processus spinosi*; die Rippen endigen entweder frei (*Fische*), oder sie hängen, zum Teil wenigstens, ventral durch ein besonderes Verbindungsstück, das *Brustbein* oder *Sternum* (*Amnioten*), zusammen (Fig. 478 *St*). Letzteres ist ein Derivat der Rippen; entwicklungsgeschichtlich verschmelzen nämlich die unteren Rippenenden jeder Seite zu einer Längsleiste. Diese linken und rechten „Sternalleisten“ vereinigen sich dann weiter zum unpaaren Sternum.

Fig. 478. Brustwirbel und Rippe in ihrem Verhältnis zum Brustbein von einem *Säugetier*. *Wk* Wirbelkörper, *Ps* *Processus spinosus*, *Pt* *Processus transversus*; *Ca* Köpfchen, *Co* Hals, *Tb* Höcker der Rippe, *Cp* knöcherne, *Kn* knorpelige Rippe, *St* Sternum (aus Wiedersheim).

Die unteren Bögen liegen bei *Teleostiern* und *Ganoiden* nach einwärts von den Längsmuskeln des Rumpfes unter dem Peritoneum. Wir wollen sie Hämälhbögen, die aus ihnen hervorgehenden Fortsätze und Rippen Hämäpophysen und Hämälrippen (Pleuralrippen Goettes) nennen. Die Rippen aller übrigen Wirbeltiere (*Selachier*, *Amphibien*, *Amnioten*, demgemäß auch des *Menschen*) haben eine andere morphologische Bedeutung. Wir wollen sie *Lateralrippen* nennen. Sie entwickeln sich unabhängig von der Wirbelsäule in einem horizontalen Bindegewebsseptum, welches sich quer durch die Längsmuskulatur hindurch vom Achsenskelett zur Lederhaut ausspannt und die Muskulatur in eine dorsale (epichordale) und ventrale (hypochordale) Masse sondert (Fig. 92); sie entspringen bei den *Selachiern* von den Hämäpophysen, bei den *Amphibien* und *Amnioten* dagegen von den *Processus transversi*, welche von den *Neurapophysen* ausgehen, wahrscheinlich aber abgegliederte und dorsal verschobene Stücke

der Hämapophysen sind. In der Caudal-, vielfach auch Cervical-, Lumbal- und Sacralregion verschmelzen die Lateralrippen mit den Processus transversi zu den Seitenfortsätzen. Letztere finden sich in der Caudalregion vieler *Amphibien*, *Reptilien* und mancher *Säugetiere* gleichzeitig mit Hämalbögen, die als „Os en chevron“ hier wie bei *Fischen* den Caudalkanal erzeugen. Bei *Crossopterygiern* findet man sogar beide Rippenarten (Lateral- und Hämalrippen) gleichzeitig in demselben Segment vor; sie werden auch entwicklungsgeschichtlich unabhängig voneinander angelegt. — Das Vorkommen der zweiten, Intercalaria genannten Neur- und Hämapophysen bei *Cyclostomen*, *Haie*n und *Ganoiden* spricht dafür, daß von Haus aus jedem Segment ein Doppelwirbel zukommt. Paläontologische und entwicklungsgeschichtliche Befunde an *Reptilien* geben dieser Auffassung weitere Stützen.

Indem nun entweder die basalen Enden der oberen und unteren Bögen sich um die Chorda herum ausbreiten und miteinander verschmelzen, oder indem sich unabhängig von ihnen perichordaler Knorpel bildet, entsteht ein fester Stützpunkt für beide Bogensysteme in den Wirbelkörpern. Letztere vergrößern sich auf Kosten der in ihrem Innern verlaufenden Chorda; sie können dieselbe bis auf äußerst geringe Spuren vollkommen verdrängen, wie die Wirbelsäule der *Säugetiere* zeigt, oder die Verdrängung der Chorda ist unvollkommen, wie bei den *Fischen*. Die *Fische* haben amphicöle Wirbelkörper (Fig. 477), d. h. Wirbelkörper, deren vordere und hintere Enden nach Art von Doppelbechern tief ausgehöhlt sind. In den Aushöhlungen erhält sich selbst beim erwachsenen Tier die Chorda weiter; sie kann als feiner Verbindungsstrang die Wirbelmitte durchsetzen und so, abwechselnd sich verdünnend und verdickend, die Form eines Rosenkranzes annehmen. Histologisch besteht die Wirbelsäule entweder aus Knorpel oder aus Knochen; das gewöhnliche Verhalten ist, daß sich zuerst Knorpel bildet, welcher dann von Knochen ersetzt wird. Unterbleibt die Verknöcherung, so ist die Wirbelsäule dauernd knorpelig; ist die Verknöcherung unvollständig, so findet man Knochen und Knorpel nebeneinander. Indem sich diese Unterschiede der histologischen Struktur mit den Unterschieden kombinieren, die sich aus der verschiedenen Persistenz der Chorda und der verschiedenen Gestalt der Wirbelkörper und ihrer Anhänge ergeben, resultiert eine große Mannigfaltigkeit im Bau der Wirbelsäule.

Bei *Vögeln*, *Reptilien* und *Amphibien* entwickelt sich Intervertebralknorpel, Knorpel an der Grenze zweier Wirbel und verdrängt hier die Chorda. Um auch dann der Wirbelsäule die nötige Gelenkigkeit zu bewahren, entstehen Gelenke im Intervertebralknorpel: 1. „Opisthocöle“ Wirbel besitzen eine Gelenkgrube am hinteren Ende, in welche das vordere konvexe Ende des folgenden Wirbels als Gelenkkopf eingefügt ist. 2. „Procöle“ Wirbel zeigen umgekehrt die Gelenkgrube am vorderen Ende. 3. Die Wirbel artikulieren miteinander durch „Sattelgelenke“ (*Vögel*). Wird der Intervertebralknorpel rudimentär, so treten wieder amphicöle Wirbel auf. Bei *Säugetieren* finden sich zwischen zwei Wirbeln die elastischen Ligamenta intervertebralia. — Ferner tragen die Neurapophysen außer den Processus transversi noch Processus articulares, vordere und hintere Gelenkfortsätze, mittelst deren zwei aufeinanderfolgende Wirbel untereinander gelenkig verbunden sind.

Noch früher als die Wirbelsäule, nämlich schon bei den keine Wirbelkörper besitzenden *Cyclostomen*, tritt in der Reihe der Vertebraten der Kopfabschnitt des Achsenskeletts, der nur dem *Amphioxus* fehlende Schädel auf. Derselbe umhüllt das Hirn, wie die Wirbelsäule das Rückenmark; auch tritt seine erste Anlage in der skelettogenen Schicht im Umkreis des vorderen Chordaendes auf. Der Schädel teilt daher mit der Wirbelsäule die Lagebeziehungen zu den wichtigsten Nachbarorganen, so daß man beide Abschnitte des Achsenskeletts im allgemeinen einander gleichwertig oder homodynam setzen kann, wenn es auch unrichtig ist, mit Goethe und Oken, den Begründern der Wirbeltheorie des Schädels, zu sagen, daß der Schädel durch Verschmelzung von 3—4 aufeinanderfolgenden Wirbeln entstanden sei. Vielmehr sind die Wirbel einerseits, der Schädel andererseits Teile des Achsenskeletts, welche sich aus der durch die Chorda dorsalis und die skelettogene Schicht gegebenen gemeinsamen Anlage nach verschiedenen Richtungen hin entwickelt haben: die Wirbelsäule zu einer gegliederten Skelettbildung, weil die segmental angeordneten, an ihr inserierenden Muskeln sonst wirkungslos geworden wären, der Schädel zu einer einheitlichen Kapsel, weil am Kopf die wichtigsten Sinnesorgane ihr Unterkommen fanden und die Entwicklung lokomotorischer Muskeln beeinträchtigten. Viele entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Befunde (besonders das Verhalten der Nerven, vgl. S. 501) sprechen aber dafür, daß mit dem auf Wirbel nicht zurückführbaren Grundstock des Schädels, wie er bei *Cyclostomen* allein vorkommt, dem *Palaeocranium*, sekundär Wirbel verschmolzen sind; in dieser Weise scheint der Occipitalteil des Schädels, das den meisten Wirbeltieren zukommende *Neocranium*, entstanden zu sein. — Man unterscheidet 3 Entwicklungszustände des Schädels: 1. das häutige, 2. das knorpelige Primordialcranium, 3. das knöcherne Cranium. Das häutige Primordialcranium, welches aus Bindegewebe besteht, findet sich vornehmlich auf frühen Embryonalstadien, dagegen gar nicht mehr oder nur in Resten beim ausgebildeten Wirbeltier; es wird von der höheren Entwicklungsstufe, dem knorpeligen Primordialcranium, verdrängt, welches sich bei niederen Fischen (*Haien*, *Stören*) dauernd und unverändert erhalten kann. Bei den meisten Wirbeltieren tritt jedoch Verknöcherung ein, welche das Primordialcranium entweder zum Teil (*Fische*, *Amphibien*) oder in ganzer Ausdehnung (*Vögel*, *Säugetiere*) ergreift und es im letzteren Falle bis auf geringe Reste von Knorpel in eine knöcherne Kapsel verwandelt. Im knöchernen Cranium unterscheidet man nach ihrer Entwicklung zwei Arten von Knochen: primäre und sekundäre Knochen. Die primären Knochen entstehen im Anschluß an das Knorpelcranium selbst, entweder im Innern des Knorpels (Enchondrostosen) oder in dem umhüllenden Perichondrium (Ekchondrostosen). Die sekundären Knochen, die Belegknochen, sind dagegen ihrer ursprünglichen Anlage nach dem Achsenskelett fremd und bilden sich aus den beim Hautskelett besprochenen Verknöcherungen der Haut (Schuppen) und der Mundschleimbaut (Zähne); sie rücken in die Tiefe, lagern sich von außen auf das Achsenskelett und ergänzen dasselbe besonders an Stellen, wo aus Mangel von Knorpel keine primären Knochen entstehen können (Parostosen). Es ist jedoch strittig, ob eine scharfe Scheidung von beiderlei Knochen durchführbar ist oder ob nicht vielmehr auch die primären Knochen Belegknochen sind, welche in das Knorpelskelett, dasselbe verdrängend,

eingewuchert sind. Dieser Auffassung zufolge wäre es denkbar, daß dieselben Knochen in einer Klasse der Wirbeltiere als Belegknochen, in der anderen als primäre Knochen entständen, was für die vergleichend-anatomische Beurteilung und Benennung mancher Knochen von Wichtigkeit ist.

Das knorpelige Cranium ist am vollkommensten unterhalb des Hirns ausgebildet. Dieser Abschnitt, die Schädelbasis, liegt in der Verlängerung der Wirbelkörper und umhüllt zum Teil noch das vordere Ende der Chorda dorsalis (Parachordalia), zum Teil ragt er in Form von zwei Spangen nach vorn weit über die Chorda hinaus (prächordaler Teil der Schädelbasis, Prächordalia, Rathkesche Schädelbalken). Die Seitenwände des Schädels werden durch die knorpeligen Umhüllungen zweier Sinnesorgane, der Nase und des Gehörorgans, verstärkt, durch die Nasenkapseln am vorderen, durch die Gehörkapseln am hinteren Abschnitte; die dazwischen gelegene Region ist eingebuchtet zur Aufnahme der Augen, welche im Interesse ihrer Funktion beweglich bleiben müssen, deren Hülle daher, auch wenn sie verknorpelt oder verknöchert, mit dem Schädel nicht verwächst. — Nur bei wenigen Tieren ist das Knorpelcranium vollkommen geschlossen; meist finden sich in ihm dorsale, zuweilen auch ventrale, nur von Bindegewebe geschlossene Lücken. Namentlich wird in der Gegend des Schädeldaches das Bindegewebe (häutiges Primordialcranium) um so ausgiebiger zum Verschuß herangezogen, je mehr sich das Gehirn bei Zunahme der Intelligenz vergrößert und der Binnenraum der Schädelkapsel sich ausdehnt. Relativ am kleinsten ist daher das auf das Embryonalleben beschränkte Knorpelcranium bei *Reptilien*, *Vögeln* und *Säugetieren*. Da es sich hier dorsal nur in der Hinterhauptsgegend schließt, weiter nach vorn dagegen klapft, müssen bei der Verknöcherung die Belegknochen zur Vervollständigung der Schädelkapsel ganz bedeutend herangezogen werden.

Der knöcherne Schädel der Wirbeltiere bietet dem vergleichend-anatomischen Verständnis große Schwierigkeiten, einestheils wegen seines verschiedenen Aussehens in den einzelnen Tierabteilungen, anderenteils wegen der großen Zahl und komplizierten Anordnung der ihn zusammensetzenden Knochen. Um so mehr muß von Anfang an betont werden, daß von den *Knochenfischen* an aufwärts im großen und ganzen die gleichen Knochenstücke in den verschiedensten Wirbeltierklassen wiederkehren und daß die Schwierigkeiten vorwiegend damit zusammenhängen, daß je nach den einzelnen Klassen manche Knochen nicht zur Ausbildung gelangen (*Amphibien*) oder mit anderen zu größeren Knochenstücken verschmelzen (*Säugetiere*). Eine weitere Komplikation wird dadurch herbeigeführt, daß sich vielfach mit der Schädelkapsel Teile, die, streng genommen, ihr nicht zugehören, innig verbinden, die sogenannten Visceralbögen. Wir werden daher bei der Beschreibung des Schädels von dem Visceralskelett zunächst absehen und zur weiteren Erleichterung des Verständnisses die Knochen gruppenweise betrachten.

Primäre
Knochen.

Die primären (knorpelig präformierten) Knochen der Schädelkapsel lassen sich in 4 Gruppen einteilen: 1. Hinterhauptsknochen, Occipitalia, 2. Gehörkapselknochen, Otica, 3. Knochen der Augengegend, Sphenoidalia, 4. Knochen der Geruchskapsel, Ethmoidalia. Die Hinterhauptsknochen (Fig. 479—482), welche bei den *Säugetieren* zu dem einheitlichen Hinterhauptsbein (Os occipitis) frühzeitig verwachsen, umgeben, in der Regel 4 an der Zahl, das

Foramen magnum, die Öffnung, durch welche das Rückenmark eintritt, um sich in das Hirn fortzusetzen; zwei liegen links und rechts (Exoccipitalia), ein unpaarer ventral (Basioccipitale), ein weiterer un-

Fig. 479. Schädel des Karpfens nach Abnahme des Visceralskeletts. A. Primäre Knochen: *ocb*, *ocl*, *oc.s* = Basioccipitale, Exoccipitale, Supraoccipitale; *epo* Epitoticum, *pto* Pteroticum, *spho* Sphenoticum, *pro* Prooticum; *as* Orbitosphenoid, *os* Orbitosphenoid; *me* Mesethmoid, *ee* Exethmoid. B. Ventrale Belegknochen: *ps* Parasphenoid, *vo* Vomer. C. Dorsale Belegknochen: *p* Parietale, *fr* Frontale. 1—4 Durchtrittsstellen für die Kopfnerven.

paarer dorsal von der Öffnung (Supraoccipitale). Die der Seitenwand des Schädels angehörigen Gehörkapselknochen (Otica) hängen in ihrer Ausbildung ganz von der Ausdehnung des Gehörorgans ab. Bei den Fischen (Fig. 479), wo die Teile des letzteren groß und weit aus-

Fig. 480. Schädel einer Ziege, von außen betrachtet, Hirnschädel + Gesichtsschädel (Teil des Visceralskeletts). I. Hirnschädel: A. Primäre Knochen: *Ol* Exoccipitale mit Condylus *C* und Processus paramastoideus *Pm*, *Os* Supraoccipitale; *Pe* Petrosus (= Otica); *Bs* Basisphenoid (Alisphenoid, Orbitosphenoid mit dem Foramen opticum *Fo*, zum Teil durch den Jochbogen verdeckt, Präsphäenoid und Ethmoidea ganz verdeckt). B. Sekundäre Knochen: *Pa* Parietale, *Na* Nasale, *Sq* Squamosum, *Ty* Tympanicum, *La* Lacrymale. II. Gesichtsschädel: A. Oberkieferreihe: *Imx* Intermaxillare, *Mx* Maxillare, *Ju* Jugale. B. Gaumenreihe: *Pal* Palatinum, *Pt* Pterygoid (nach Claus).

gebreitet sind, ist die Region der Otica ebenfalls groß und können mehrere ansehnliche Knochen vorhanden sein: Epitoticum, Pteroticum, Sphenoticum, Prooticum und öfters auch Opisthoticum; umgekehrt verbinden sich die einzelnen Knochenanlagen bei den *Säugetieren* (Fig. 481, 482) zu einem einheitlichen Knochenstück (Petrosum, Felsenbein), das infolge der kompendiösen Beschaffenheit des Gehörgans nicht viel Platz einnimmt. Wenn die Otica der linken und rechten Seite nicht wie bei den *Knochenfischen* in der Mittellinie zusammentreffen, grenzen in der Schädelbasis an das Basisoccipitale direkt die Sphenoidalia an, zunächst das Basisphenoid und, an dieses nach vorn anschließend, das Präsphenoïd, beides unpaare, aus paariger Anlage entstandene Knochen. Beide Knochen haben links und rechts ihre paarigen Begleiter: das Basisphenoid die paarigen Alisphenoide, das Präsphenoïd die paarigen Orbitosphenoide, ganz wie das Basisoccipitale von den 2 Exoccipitalia flankiert wird. Da nun auch in der Gegend

Fig. 481.

Fig. 481. Sagittalschnitt durch den hinteren Abschnitt des Ziegenschädels. A. Primäre Knochen des Hirnschädels: Ob Basisoccipitale (Pm Processus paramastoideus), Ol Exoccipitale, Os Supraoccipitale; Spb Basisphenoid, Als Alisphenoid, Ps Präsphenoïd, Ors Orbitosphenoid, Eth Mesethmoid (das Exethmoid verdeckend); Pe Petrosum. B. Belegknochen: Pa Parietale, Ip das nur bei Säugetieren vorkommende Interparietale, Fr Frontale mit sj Sinus frontales, Na Nasale. C. Belegknochen des Visceralskeletts: Vo Vomer, Pal Palatinum, Pt Pterygoid (Gaumenreihe). Mx Maxillare (Oberkieferreihe) (aus Gegenbaur).

Fig. 482.

Fig. 482. Schädelbasis eines Neugeborenen nach Entfernen des Schädeldaches (von innen betrachtet (schematisiert)). I Mesethmoid, 1 Exethmoidea, II Präsphenoidea, 2 Orbitosphenoida, III Basisphenoida, 3 Alisphenoida, IV Basisoccipitale, 4, Exoccipitalia. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 481.

der Geruchskapsel ein unpaarer mittlerer Knochen (Mesethmoid) zwischen paarigen Seitenknochen (Exethmoidea) liegt, so hätten wir uns das verknöcherte Cranium der Wirbeltiere vorzustellen als eine mediane Längsreihe von 4 unpaaren, basalen Knochen, die von hinten nach vorn sich folgen als Basisoccipitale (Fig. 482 IV), Basisphenoid (III), Präsphenoïd (II), Mesethmoid (I); daneben je eine linke und rechte Reihe: Exoccipitalia (4), Alisphenoida (3), Orbitosphenoida (2), Exethmoidea (1). Die Ausbildung der Gehörkapsel bringt es mit sich, daß zwischen die Exoccipitalia und die Alisphenoida die Summe der Otica, das Petrosum, eingekeilt ist. Nur in der Hinterhauptsgegend findet sich ein dorsaler Schlußstein, das Occipitale superius. Sonst müssen Belegknochen zur Aushilfe eintreten, und zwar 3 Paar, welche bei den Wirbeltieren nahezu konstant sind und von hinten nach

vorn aufeinander folgen: ein Paar Parietalia, ein Paar Frontalia, ein Paar Nasalia (letztere als Deckknochen der Nasenkapsel). Vorwiegend bei den niederen Wirbeltieren entwickelt ist ein unpaarer mächtiger Belegknochen an der Schädelbasis, das vom Hinterhauptsbein bis zum Mesethmoid reichende Parasphenoid (Fig. 479 ps).

Das hier entwickelte Grundschemata eines Wirbeltierschädels wird in der Natur am meisten modifiziert in der Sphenoidalgegend. Parasphenoid einerseits, Basisphenoid + Präsphenoide andererseits vicariieren füreinander, so daß bei Anwesenheit des ersteren die letzteren klein bleiben oder fehlen (*Fische*, *Amphibien*) und umgekehrt (*Säugetiere*). Bei den *Säugetieren* verwachsen außerdem die unpaaren Sphenoidstücke mit ihren paarigen Begleitern, die Basisphenoidea mit den Alisphenoidea (Alae orbitales); so entstehen das vordere und hintere Keilbein (beim *Menschen* und anderen *Säugetieren* zu dem einzigen Keilbein verschmolzen). Mesethmoid und Exethmoidea vereinigen sich bei den *Säugetieren* zum Os ethmoideum. Die eigentümliche, den Anschein von Segmentierung erweckende Aufeinanderfolge der genannten 4 Knochenkomplexe ist Ursache, daß man lange Zeit annahm, der Schädel sei aus 4 Wirbeln zusammengesetzt.

Die Schädelkapsel wird zum Kopfskelett ergänzt durch das Hinzutreten des Visceralskeletts, eines Systems von Bogenstücken, welche nach Art der Rippen den Anfangsdarm von links und rechts umgreifen, sich zum Schädel ähnlich verhalten wie die Rippen zur Wirbelsäule und zum Kopfskelett gerechnet werden müssen, obwohl sie zum Teil nach rückwärts verschoben sind und unter den Anfang der Wirbelsäule zu liegen kommen. Wie die Rippen im Anschluß an die Muskulatur (Myomerie) entstanden sind, so die Visceralbögen im Anschluß an die Kiemenbildung (Branchiomerie). — Analog dem Schädel hat das Visceralskelett einen knorpeligen und einen knöchernen Zustand. Das nur bei den *Haie*n vorkommende knorpelige Visceralskelett ist so locker mit dem Schädel verbunden, daß man es leicht von ihm im Zusammenhange ablösen kann. Man zählt an ihm (Fig. 510) gewöhnlich 7 (selten 9) Bögen, und zwar von vorn nach hinten den mächtigen Kieferbogen, den Zungenbeinbogen und 5 (selten 7) Kiemenbögen. Der Kieferbogen besteht jederseits aus zwei Stücken, welche Zähne tragen und beim Kauen gegeneinander wirken; das obere, dem Schädel vorn und hinten angefügte Stück ist das Palatoquadratum (nicht Oberkiefer), das untere, welches am Palatoquadratum eingelenkt ist, heißt das Mandibulare. Ganz analog teilt sich der Zungenbeinbogen in das obere, an der Gehörkapsel des Schädels befestigte Hyomandibulare und das untere Hyoid, wozu noch ein am Kieferbogen fehlendes unpaares Stück kommt, welches als ventrale Copula den linken und rechten Bogen untereinander verbindet. Eine Copula existiert auch bei den Kiemenbögen, welche jederseits aus vier Stücken bestehen. Zungenbeinbogen und Kiemenbögen tragen bei den *Haie*n Kiemen; gewisse Merkmale (Existenz rudimentärer Kiemen und einer rudimentären Kiemenspalte, des „Spritzloches“) weisen darauf hin, daß auch der Kieferbogen einmal ein Trageapparat für Kiemen gewesen ist und dieser ursprünglichen Funktion entfremdet wurde, als er zum Kauen Verwendung fand. Vor dem Kieferbogen finden sich bei vielen *Haie*n noch die Lippenknorpel; ob dieselben als Visceralbogen zu deuten sind, ist zweifelhaft; vielfach werden sie als

Visceral-
skelett.

Reste eines Stützskeletts von Tentakeln gedeutet, wie sie bei *Amphioxus* und *Myxinoideen* den Mund umgeben und in den Barteln mancher Knochenfische wieder auftreten.

Durch die Verknöcherung hat das Visceralskelett bei den höheren *Fischen* und allen übrigen Wirbeltieren eine erhebliche Umgestaltung erfahren. Diese Umgestaltung wird noch gesteigert durch einen fortschreitenden Funktionswechsel der Bögen, indem immer mehr derselben ihrer respiratorischen Funktion entzogen werden. Man muß dabei am Visceralskelett einen vorderen und hinteren Abschnitt unterscheiden; der vordere besteht aus den Labialknorpeln, dem gesamten Kieferbogen und der oberen Hälfte des Zungenbeinbogens, dem Hyomandibulare, der hintere aus dem Hyoid, den Kiemenbögen und den Copulae. Der hintere Abschnitt ist nur so lange gut entwickelt, als die Kiemenatmung beibehalten wird. Mit dem Übergang zur Lungenatmung schwindet er zum größten Teil; was erhalten bleibt, liefert das Zungenbein, dessen Körper aus einer Copula hervorgeht, dessen Vorderhorn dem Hyoid, dessen Hinterhorn einem Rest von Kiemenbögen entspricht. Weitere Reste der letzteren werden zum Aufbau der Kehlkopfknorpel, der Epiglottis und der Knorpel des Gehörganges verwandt.

Der vordere Abschnitt des Visceralskeletts (Labialknorpel, Palatoquadratum, Mandibulare, Hyomandibulare) erfährt zwar eine Weiterbildung, gibt aber mehr und mehr seine Selbstständigkeit auf, um mit dem Schädel zu verwachsen. Bei den *Säugetieren* schließt er sich als „Gesichtsschädel“ dem „Hirnschädel“ an; er liefert komplizierte Knochen, deren vergleichend-anatomisches Verständnis dadurch erschwert wird, daß sie, von Klasse zu Klasse verglichen, wiederholt ihre Funktion und damit auch ihre Beschaffenheit und Größe verändert haben. Allen Wirbeltieren mit knöchernem Visceralskelett (Fig. 480, 511) ist gemeinsam, daß vor dem Palatoquadratum in der bei *Haie*n durch die Lippenknorpel eingenommenen Gegend links und rechts zwei Belegknochen entstehen, der Zwischenkiefer (Os praemaxillare s. intermaxillare) und Oberkiefer (Os maxillare). Sie tragen die bei bezahnten Wirbeltieren nur selten fehlende Oberkieferreihe der Zähne, welche die Zähne des Palatoquadratum ablösen, indem sie die Antagonisten der Mandibular- oder Unterkieferzähne werden. Das Palatoquadratum rückt im gleichen Maße nach rückwärts und erzeugt eine zweite, der Oberkieferlinie häufig parallele Reihe von Knochen, welche ebenfalls Zähne tragen können, die Gaumenreihe (Fig. 533). Man muß hierbei aber am Palatoquadratum zwei Abschnitte unterscheiden, nach vorn die Palatinspange, nach hinten den Quadratteil. Die knorpelige Palatinspange schwindet allmählich, und es erhalten sich nur die auf ihr entstehenden Belegknochen, zuvorderst der Vomer, dann das Palatinum, am meisten rückwärts das Pterygoid. Der Quadratknorpel verknöchert dagegen selbst und wird zum Quadratbein, welches die Gelenkfläche für das Mandibulare trägt. Die Verknöcherung des Mandibulare (Meckelschen Knorpels) erfolgt in analoger Weise, vorn durch Belegknochen, unter denen das zahntragende Stück, das Dentale, am wichtigsten ist, hinten durch einen primären Knochen, welcher Articulare heißt, weil er mit dem Quadratbein das Mandibulargelenk bildet. Aus dem Hyomandibulare geht vornehmlich nur ein Knochen hervor, welchem der Name des Knorpels belassen wird.

Wenn so weit alle Wirbeltiere mit knöchernem Skelett einander gleichen, so kommen wir jetzt zu den Unterschieden, welche dadurch veranlaßt sind, daß beim Übergang zum Landaufenthalt alle mit der Kiemenatmung zusammenhängenden Einrichtungen funktionslos werden und zugleich für das Hörorgan sich das Bedürfnis nach schalleitenden Apparaten geltend macht. Diese werden durch Knochen geliefert, welche schon bei den *Fischen* in der Gegend der Gehörkapsel liegen, das Hyomandibulare (Zungenbeinbogen), Quadratum und Articulare (die zwei Gelenkstücke des Kieferbogens). Dazu tritt vielleicht noch ein von der Schädelkapsel sich abspaltendes, die Fenestra ovalis (S. 511) ausfüllendes Stück, die Steigbügelplatte (Operculum), hinzu. Das Hyomandibulare wird schon bei *Amphibien*, *Reptilien* und *Vögeln* zu einem Gehörknöchelchen, der Columella, welche sich an die Steigbügelplatte ansetzt. Bei den *Säugetieren* scheinen Steigbügelplatte und Columella zum einheitlichen Steigbügel (Stapes) verschmolzen zu sein; bei denselben folgen ferner im Funktionswechsel Quadratum und Articulare nach, jenes, indem es zum Amboß, dieses, indem es zum Hammer (Fig. 495, 496) wird. Das Mandibulare wird durch diese Umwandlung seines ursprünglichen Gelenkstückes beraubt, was damit zusammenhängt, daß bei den *Säugetieren* an einem Fortsatz des Dentale ein neues Unterkiefergelenk entsteht, welches mit einem Belegknochen des Quadratum, dem gleich zu besprechenden Squamosum, artikuliert. Der Unterkiefer der *Fische* bis *Vögel* ist somit nur zum Teil dem Unterkiefer der *Säugetiere* gleichwertig, da er außer dem Dentale auch das Articulare (den Hammer der Säugetiere) enthält; ihr Mandibulargelenk ist das Hammer-Amboßgelenk.

Zum Schluß müssen noch 3 bei den Wirbeltieren weitverbreitete Knochen besprochen werden: 1. das Squamosum, 2. das Tympanicum, 3. das Jugale oder Zygomaticum. Von diesen drei ist das Squamosum ein Belegknochen, welcher auf der Grenze von Quadratum und dem Komplex der Otica (Petrosum) entsteht und daher zu beiderlei Skelettstücken Beziehungen hat. Er wird in gleichem Maße größer, als das Quadratbein bei der Umwandlung zum Amboß einschrumpft, und liefert die Squama temporum, welche bei den Säugetieren mit dem Petrosum zum Schläfenbein verschmilzt. Gemeinsam mit dem Tympanicum, welches bei *Säugetieren* ebenfalls mit dem Petrosum verwächst, bildet es den Rahmen, in welchen das Trommelfell eingespannt ist. Das Jugale oder Jochbein gehört zur Maxillarreihe. Diese ist bei vielen Wirbeltieren nur an ihrem vorderen Ende am Schädel befestigt, während das hintere Ende frei in den Weichteilen des Kopfes endet. Um nun auch dieses Ende mit dem Schädel enger zu verbinden, entsteht bei sehr vielen Wirbeltieren das Jugale, welches bogenförmig (Jochbogen) den Zwischenraum zwischen dem Maxillare und dem am Schädel angefügten Quadratum überbrückt. Wenn das Quadratum sich in ein Hörknöchelchen verwandelt und dadurch zu klein wird, um als Stützapparat zu dienen, wird der Jochbogen von dem Begleiter des Quadratum, dem Squamosum, aufgenommen, welches dem Os zygomaticum (jugale) den Processus zygomaticus entgegensendet.

Schwierigkeiten in der morphologischen Deutung der Skeletteile bei den einzelnen Wirbeltierklassen ergeben sich da, wo Visceralskelett und Schädelkapsel, und in dieser wiederum, wo primäre und sekundäre Knochen

aneinander stoßen, zumal als letztere Unterscheidung keineswegs allgemein anerkannt wird. Daher werden gewisse Primärknochen der *Fische*, Pteroticum, Sphenoticum und Exethmoid vielfach mit anders benannten Belegknochen der *Amnioten* gleichgesetzt, das Pteroticum mit dem Squamosum, das Sphenoticum und Exethmoid mit 2 Belegknochen hinter und vor dem Frontale: dem Postfrontale und Präfrontale der *Reptilien*.

Extremi-
täten.

Wie der Stamm des Wirbeltierkörpers eine feste Achse durch Schädel und Wirbelsäule erhält, so gewinnen auch die von ihm ausgehenden Extremitäten ihre Stütze durch axiale Skelettbildungen. Man unterscheidet zweierlei Extremitäten, paarige und unpaare, die allerdings nur bei den *Fischen* gleichzeitig vorkommen (Fig. 519–523). Die unpaaren Extremitäten entstehen hier als eine Hautfalte in der Sagittalebene des Körpers, die hinter dem Kopfe beginnt, als ein Rückenkamm bis zum Schwanz verläuft, diesen umgreift und ventral bis zur Aftergegend reicht. Die einheitliche Anlage sondert sich fast stets in 3 Stücke: 1. die öfters in mehrere kleine Flossen abgeteilte Rückenflosse, 2. die Schwanzflosse und 3. die ventrale Afterflosse (Pinna dorsalis, P. caudalis, P. analis). In ähnlicher Weise sind wahrscheinlich auch die paarigen Extremitäten, die vorderen Brustflossen (P. thoracicae) und die hinteren Bauchflossen (P. abdominales s. ventrales) auf eine einheitliche Anlage zurückzuführen und als die selbständig gewordenen vorderen und hinteren Enden zweier Seitenfalten zu deuten. — Von den beiden Extremitäten sind die unpaaren die

Fig. 483. Linker Brustgürtel mit Flosse von *Heptanchus* (unter Benutzung einer Zeichnung von Wiedersheim). *s* Scapula der linken, *s'* der rechten Seite, *u* unterer Teil des Gürtels, *nl* Nervenloch, 1, 2, 3 Pro-, Meso-, Metapterygium, *a* Stammreihe, *r* Nebenreihen der knorpeligen Flossenstützen, *h* Hornfäden oder Flossenstrahlen, bei *h'* durchschnitten, da sie sonst die Enden der Flossenstützen zudecken würden.

älteren, da sie schon beim *Amphioxus* und den *Cyclostomen* auftreten, bei denen die paarigen noch fehlen; sie verschwinden dagegen früher in der Wirbeltierreihe. Da sie nur für den Aufenthalt im Wasser dienlich sind, gehen sie schon bei den *Amphibien* verloren, bei denen ein einheitlicher, von Skeletteilen nicht mehr gestützter Flossenkamm meist nur noch während des Larvenlebens vorkommt. Umgekehrt gewinnen die paarigen Extremitäten (Arme und Beine) mit dem Übergang zum Landleben eine erhöhte Bedeutung.

In den Flossen der Fische findet man zweierlei Skeletteile vor, die bei den *Haien* auch durch ihre histologische Beschaffenheit scharf unterschieden sind, indem die einen, die Flossenstützen, aus Knorpel bestehen, die anderen, die Flossenstrahlen (Dermalskelett) Hornfäden sind (Fig. 483). Da bei den *Knochenfischen* beide Teile verknöchern, wird der Unterschied weniger auffällig, läßt sich aber noch

daran erkennen, daß die Flossenstützen knorpelig vorgebildet werden, die Flossenstrahlen nicht, daß jene die basalen Teile, diese den Randsaum der Flosse einnehmen. Die Unterscheidung der beiden Skelettelemente ist von großer Wichtigkeit. Die Flossenstrahlen haben ein untergeordnetes Interesse, da sie bei den höheren Wirbeltieren in den Aufbau der Extremität nicht mit hinübergenommen werden. Was sich bei diesen erhält, ist ausschließlich das System der Flossenstützen von Brust- und Bauchflossen, die daher auch allein eine besondere Besprechung verlangen.

Das knorpelig präformierte Stützskelett jeder paarigen Extremität besteht aus zwei Teilen, dem in die Seitenwand des Körpers eingelassenen Extremitätengürtel und den Stücken, die der frei vorstehenden Extremität zugrunde liegen, dem Extremitätenskelett im engeren Sinne. Der Extremitätengürtel (der Schultergürtel der vorderen, der Beckengürtel der hinteren Extremität) ist im einfachsten Falle eine linke und rechte Spange, welche eine Gelenkfläche für die Extremität trägt und durch diese Gelenkfläche meistens in einen dorsalen und ventralen Abschnitt zerlegt wird. Der dorsale Abschnitt heißt Schulterblatt oder Scapula für die vordere, Darmbein oder Ilium für die hintere Extremität. Der vom Gelenk aus sich abwärts erstreckende Teil gabelt sich bei den meisten Wirbeltieren in einen vorderen und hinteren Ast (Fig. 484). Der vordere Ast ist die Clavicula des Schultergürtels, das Os pubis des Beckengürtels, der hintere das Coracoid, resp. das Os ischii. Am konstantesten ist der Unterschied der drei Teile am Beckengürtel; am Schultergürtel dagegen kann bald die Clavicula, bald das Coracoid, bald auch können beide Teile fehlen, während die Scapula bei keinem Wirbeltiere mit Extremitäten vermißt wird. An der Clavicula ist oft deutlich ein knorpelig präformierter Teil (Procoracoid) von einem Belegknochen (Clavicula im engeren Sinne) zu unterscheiden (Fig. 484 A).

Extremitätengürtel.

Fig. 484. Rechtsseitiger Schultergürtel: A vom Frosch, B einer Schildkröte, C einer Eidechse, s Scapula, s' Suprascapulare, cl Clavicula, co Coracoid, e Episternum, st Sternum (bei C mit Rippenansätzen) (nach Gegenbaur, einige Figurenbezeichnungen verändert).

In ihrer Lage werden die Extremitätengürtel der wasserbewohnenden Fische vorwiegend oder ausschließlich durch Muskeln erhalten; bei der Mehrzahl der Landbewohner ist dagegen ein inniger Anschluß an das Achsenskelett, speziell an die Wirbelsäule durchgeführt. Dieser Anschluß ist für den Beckengürtel ein unmittelbarer, da der dorsale Fortsatz, das Ilium, sich mit ein oder mehreren Wirbeln verbindet, welche Sacralwirbel heißen (streng genommen, nicht mit den Wirbelkörpern selbst, wohl aber mit den davon ausgehenden Querfortsätzen und Rippen). Die Verbindung des Schultergürtels ist dagegen mehr mittelbar und deshalb auch lockerer; sie wird durch die ventralen Spangen, die Clavicula und das Coracoid, bewirkt. Letzteres

tritt an das Brustbein (Sternum) heran, welches ja selbst wieder durch die Rippen der Wirbelsäule angefügt ist, erstere an einen besonderen, dem Brustbein aufgelagerten Knochen, das Episternum, dessen morphologische Deutung in der Neuzeit zweifelhaft geworden ist, ob nicht unter dieser gemeinsamen Bezeichnung sehr verschiedene Dinge zusammengefaßt worden sind.

Archipterygium.

Da nur die frei hervorstehende Extremität bei der Fortbewegung unmittelbar verwandt wird und da die verschiedenen Bewegungsweisen der Wirbeltiere, Schwimmen, Fliegen, Laufen, Springen, Klettern, eine jede ihre besondere Ausbildungsweise der Extremität erfordern, zeigt auch das Skelett der „freien Extremität“ eine ganz außerordentliche Mannigfaltigkeit der Formen. Gleichwohl ist es gelungen, alle diese Formen auf eine gemeinsame Urform, das Archipterygium, zurückzuführen, eine Urform, welche in der Flosse gewisser niedrig stehender Fische vorkommt. Im Archipterygiumskelett (Fig. 483) sind zahlreiche Knorpelstücke enthalten, die sich nur wenig in Größe und Form unterscheiden und in vielen dicht aneinander schließenden Reihen angeordnet sind. Unter den Reihen der Skelettstücke hat eine das Übergewicht über die anderen und heißt die Stammreihe; sie beginnt mit einem ansehnlichen Skelettstück direkt am Extremitätengürtel (dem Metapterygium) und trägt entweder auf beiden Seiten (Archipterygium biserial) oder nur auf einer Seite (Arch. uniserial), ähnlich einem doppelt oder einfach gefiederten Blatt, die Seitenreihen der Skelettstücke. Gewöhnlich befestigen sich nicht alle Seitenreihen an der Stammreihe, vielmehr entspringt eine größere Anzahl unmittelbar von dem Schultergürtel; sie können hier ebenfalls mit großen Stücken beginnen, dem Meso- und Propterygium.

Fig. 485. Schema einer pentadactylen Extremität, die punktierten Linien geben die Seitenstrahlen an. Die für die hintere Extremität gültigen Bezeichnungen sind eingeklammert. *H* Humerus (Femur), *U* Ulna (Fibula), *R* Radius (Tibia). Carpus (Tarsus), bestehend aus 2 Reihen und 2 zentralen Stücken: I. Reihe, *r* Radiale (Tibiale), *i* Intermedium, *u* Ulnare (Fibulare). II. Reihe, Carpalia (Tarsalia) 1—5, *c* Centralia, die Metacarpalia (Metatarsalia) und Phalangen sind nicht bezeichnet (nach Gegenbaur).

Pentadactyle Extremität.

Aus dem besprochenen Archipterygium kann man eine Grundform ableiten, welche für alle höheren, vornehmlich landbewohnenden Wirbeltiere von den *Amphibien* an aufwärts gilt, die pentadactyle oder fünffingerige Extremität (Fig. 485). Zu dem Zweck muß man annehmen, daß folgende drei Abänderungen sich vollzogen haben. Zunächst muß man sich eine Reduktion der Gesamtzahl der Strahlen vorstellen, und zwar eine Reduktion auf fünf: einen Hauptstrahl und 4 Nebenstrahlen. Die terminalen Stücke des Hauptstrahls liefern die Knochen des fünften, diejenigen der Nebenstrahlen die Knochen der übrigen Finger. Eine zweite Veränderung besteht in dem ungleichen Wachstum der Teile; das Metapterygium, schon bei den *Haifischen* ein ansehnliches Stück, vergrößert sich noch mehr und heißt Humerus bei der vorderen, Femur bei der hinteren Extremität. Ebenfalls sehr ansehnlich wird das zweite Stück des Hauptstrahls und das erste Stück des ersten Nebenstrahls, es sind Ulna und Radius, beziehentlich Fibula und Tibia; nun folgen Knöchelchen, welche klein bleiben

etwa von der Gestalt würfelförmiger Stücke, die *Carpalia* der vorderen, die *Tarsalia* der hinteren Extremität; sie tragen wiederum schlankere Knochen, die *Metacarpalia* oder *Metatarsalia*, und diese endlich die Phalangen. (Rücksichtlich der genaueren Bezeichnungen der *Carpalia* vergl. die Figurenerklärung 485). Ein zur Muskeleinsetzung dienender Fortsatz am oberen Ende der Ulna ist das *Olecranon*; ähnlich verhält sich zur Tibia bei Vögeln und Säugetieren ein in die Sehnen eingeschlossener Knochen, die Kniescheibe oder *Patella*. Die dritte Veränderung, zugleich eine der wichtigsten, wird durch die Ausbildung von Gelenken herbeigeführt. Solange die Extremität als Ruder funktioniert, muß sie eine einheitlich wirkende Platte sein, deren einzelne Teile festgefügt sind. Wenn die Extremität dagegen, wie es bei Landtieren nötig ist, als ein Hebelapparat den Körper tragen und bewegen soll, muß sie in einzelne Abschnitte zerlegt werden, welche miteinander gelenkig verbunden sind. Bei dieser Quergliederung bilden sich an den vorderen und hinteren Extremitäten namentlich 2 Gelenke aus, das Ellenbogengelenk (Kniegelenk) zwischen Humerus (Femur) einerseits, Radius und Ulna (Tibia und Fibula) andererseits, das Handgelenk (Sprunggelenk) zwischen den Unterarmknochen (Unterschenkelknochen) und den *Carpalia* (*Tarsalia*); dazu kommen die minder wichtigen Gelenke der Finger- und Zehenglieder.

Wenn wir nun die Extremitäten der Landwirbeltiere mit der geschilderten Grundform vergleichen, so ergeben sich Abweichungen nach zwei Richtungen hin. Selten sind mehr Stücke vorhanden, als das erläuterte Schema sie verlangt; dann sind noch die Reste eines sechsten oder gar eines siebenten Strahls oder Fingers entwickelt. Viel häufiger ist eine Reduktion der Skelettstücke eingetreten, entweder durch Verschmelzung oder durch gänzliche Rückbildung. Verschmelzung ist Ursache, daß bei der vollkommensten *Pentadactylie* die Zahl der *Carpalia* meist geringer ist als 10, wie man nach dem Schema erwarten sollte; Rückbildung bringt es dagegen mit sich, daß viele Tiere nur 4, 3, 2 oder sogar nur 1 Zehe haben. Man kann dann mit Sicherheit annehmen, daß die fehlenden Zehen verloren gegangen sind. Die Paläontologie z. B. lehrt uns in ganz überzeugender Weise, daß die jetzt lebenden einzeihigen *Pferde* aus fünfzehigen Urformen durch gesetzmäßige Rückbildung der Zehenzahl hervorgegangen sind.

Die hohe Vervollkommenung und eigentümliche Beschaffenheit des Muskulatur- in seinen Grundzügen geschilderten Wirbeltierskeletts hat einen tiefgreifenden Einfluß auf die übrige Organisation. Wir haben schon hervorgehoben, daß die äußere Erscheinungsweise unter diesem Einfluß steht, daß die Haut nicht wie bei den *Arthropoden* zum Stützapparat wird und daß damit die Bedingungen für die äußere Segmentierung in Wegfall kommen. Noch unmittelbarer ist der Einfluß auf die Anordnung der Muskulatur. Die Entwicklung eines Achsenskeletts bringt es mit sich, daß die Angriffspunkte der Muskulatur von der Haut, an welcher die Muskeln bei *Mollusken*, *Arthropoden* und *Würmern* endigen, auf das Innere übertragen werden. Eine Hautmuskulatur besteht bei den Wirbeltieren nur in unwesentlichen Resten fort; sie ist ersetzt durch die Rumpfmuskulatur. Letztere ist ihrer ersten Anlage nach ein auf jeder Seite der Wirbelsäule hinziehender Längsstrang von Muskelfasern (Fig. 486), welcher durch bindegewebige Scheidewände, die *Ligamenta intermuscularia*, in viele hintereinander gelagerte Segmente, die *Myotome* oder *Myocommata*, zerlegt wird. Wenn

man daher bei einem Fisch durch Kochen das Bindegewebe löst, so zerfällt die Muskulatur in lauter scheibenförmige Stücke. Die Ligamenta intermuscularia spannen sich zwischen Haut und Achsenskelett aus; sie übertragen vermöge ihrer Verlaufsrichtung die Wirkung der Muskeln auf das Achsenskelett, indem sie jedesmal rückwärts an der Haut beginnen und etwas vorwärts am Achsenskelett enden.

Eine gegliederte Rumpfmuskulatur findet sich schon beim *Amphioxus* und den *Myxinoiden*, deren Achsenskelett nur aus der Chorda besteht und daher noch ungegliedert ist. Die Muskelgliederung ist somit älter als die Skelettgliederung und, wie wir noch weiter hinzufügen können, Ursache der letzteren. Die Bewegungen der Muskeln verhindern, daß die knorpelige oder knöcherne Wirbelsäule ein Continuum bildet, wie es die Chorda und die bindegewebige skelettogene Schicht sind; sie bewirken, daß in kleinen Intervallen Gelenke entstehen oder daß biegsame, die Knorpel- oder Knochensäule in die Wirbelkörper abteilende Gewebspartien erhalten bleiben. Naturgemäß dürfen diese biegsamen Strecken nicht mit den Muskelgrenzen zusammenfallen, sondern müssen zwischen ihnen liegen; mit anderen Worten: Muskelgliederung und Skelettgliederung, Myotomie und Sklerotomie, müssen miteinander alternieren. Wenn die Schädelkapsel die Gliederung vermissen läßt, so hat das seinen Grund darin, daß die Muskelsegmente hier für die Ortsbewegung keine Bedeutung haben, sich rückbilden oder

Fig. 486.

Fig. 487.

Fig. 486. Horizontalschnitt durch die vordere Rumpfgegend eines jungen *Rhodeus amarus*, auf der Höhe der Ursprünge der unteren Bögen. *c* Chorda, *v* knöcherne Wirbelkörper, *r* Rippenenden der knorpeligen unteren Bögen, *li* Ligamenta intermuscularia, *m* Längsmuskeln, *h* Haut.

Fig. 487. Frontalschnitt durch den Embryo von *Triton*. *ch* Chorda, *us* Ursegmente (Muskelanlagen), *uh* Höhlungen der Ursegmente (aus O. Hertwig).

nur in geringen Resten erhalten bleiben. Wenn nun bei den *Säugetieren*, z. B. dem Menschen, von der hier geschilderten segmentalen Muskelanordnung nur noch sehr wenig zu erkennen ist, so hat das seinen Grund in der Ausbildung der Extremitäten; je mehr diese an Bedeutung gewinnen und die wichtigsten Bewegungsapparate des Körpers werden, um so mehr werden Teile der Stammesmuskulatur abgezweigt, umgruppiert und in den Dienst der Extremitäten gestellt. Segmentale Muskeln sind nur noch die Intercostales und die einzelnen Teile der Muskelmasse, welche links und rechts von der Wirbelsäule am Rücken hinzieht. Embryonal legt sich jedoch bei allen Wirbeltieren die Muskulatur segmental in Form der Ursegmente (früher Urwirbel genannt) an

(Fig. 487); von den Ursegmenten schnüren sich Teile wie Knospen ab und liefern die Extremitätenmuskulatur.

Ein weiterer wichtiger Grundzug der Wirbeltiermuskulatur ist darin gegeben, daß sie bei ihrer Entstehung fast rein dorsal ist und daher auch dauernd bei den *Fischen* vorwiegend dorsal angebracht ist. Die Muskeln, die sich ventral vorfinden, sind zum größten Teil erst vom Rücken dahin verlagert, wobei abermals als wesentlichste Ursache die fortschreitende Ausbildung der paarigen Extremitäten anzusehen ist. Der dorsale Charakter der Wirbeltiermuskulatur ist nur ein Teil einer Allgemeinerscheinung, daß nämlich durch die Skelettachse im Wirbeltierkörper eine Scheidung zwischen einer dorsalen, animalen, d. h. fast nur animale Organe enthaltenden Sphäre und einer ventralen, vorwiegend vegetativen Sphäre herbeigeführt wird. Außer den Muskeln gehören der Rückenseite noch an: 1. das Nervensystem, 2. die wichtigsten Sinnesorgane: Auge, Nase und Gehörorgan.

Das Zentralnervensystem der Wirbeltiere besteht aus Hirn und Rückenmark; es unterscheidet sich von den zum Teil dorsal (Hirn), zum Teil ventral (Bauchmark) angebrachten Zentralorganen der übrigen gegliederten Tiere (*Anneliden* und *Arthropoden*) durch seine rein dorsale Lage; ferner unterscheidet es sich von den Ganglienknoten und Nervensträngen aller wirbellosen Tiere durch die sonst nur noch bei *Ascidien*-Larven vorkommende Röhrenform, d. h. durch die Anwesenheit eines Kanals, der in der Achse des langgestreckten Zentralorgans verläuft, eine Flüssigkeit, den Liquor cerebrospinalis, enthält und von einem besonderen Epithel (Ependymepithel) ausgekleidet ist. Dieser Zentralkanal erklärt sich entwicklungsgeschichtlich daraus, daß das Nervensystem sich von dem Ectoblast, von dem es abstammt, nicht durch Abspaltung, sondern durch Einfaltung ablöst (Fig. 9, S. 32). In der Rückenhaut des Embryo macht sich frühzeitig eine mediane Längsrinne, die Medullarfurche, bemerkbar; der Boden derselben, die Medullarplatte, krümmt sich mit fortschreitender Entwicklung immer energischer zusammen, bis sich die Rinne durch Zusammenneigen der Ränder zum Rohr geschlossen hat. Wichtig ist, daß fast bei allen Wirbeltieren das hintere Ende des Neuralrohres mittelst des Canalis neurentericus mit dem ventral gelegenen Darmrohr in offener Kommunikation steht, eine Kommunikation, welche sonst nur noch bei den Larven der *Ascidien* beobachtet wird (Fig. 269, S. 310). Eine Kommunikation nach außen besteht lange am vorderen Ende und heißt Neuroporus. — Das Neuralrohr des niedersten Wirbeltieres, des *Amphioxus*, ist in ganzer Länge gleichförmig dick. Immerhin läßt sich sein vorderes Ende als rudimentäres Hirn von dem Hauptteil, dem Rückenmark, unterscheiden, indem der sonst enge Neuralkanal sich vorn auf Kosten der Wanddicke blasenförmig erweitert. Wie bei den Ascidienlarven kann man sogar zwei Hirnabschnitte unterscheiden: 1. die blasenförmige Anschwellung selbst, Archencephalon, 2. einen Übergangsteil, Metencephalon.

Bei allen übrigen Wirbeltieren ist das Gehirn als ein ansehnlicher Abschnitt vom Rückenmark abgesetzt. Das Rückenmark (Medulla spinalis) ist ein zylindrischer, nur bei den *Cyclostomen* (Fig. 475) bandförmig abgeplatteter Strang, welcher in der ventralen und dorsalen Mittellinie von zwei Längsfurchen eingekerbt ist [Sulcus anterior (*Sa*) und S. posterior (*Sp*), Fig. 75]. Der Zentralkanal (*Ce*) ist aus der

Nerven-
system.

Rücken-
mark.

Achse ventral verschoben, sein Lumen außerordentlich eingeengt durch die starke Entwicklung des Nervengewebes. An letzterem kann man, wie an den Ganglienknoten der wirbellosen Tiere, zwei Schichten unterscheiden, von denen die eine im wesentlichen nur Nervenfasern, die andere außer Nervenfasern zahlreiche Ganglienzellen enthält. Die Anordnung der Schichten ist aber genau entgegengesetzt der Anordnung der Ganglienknoten, indem die Ganglienzellschicht, „die graue Substanz“, im Zentrum liegt, die Nervenfaserschicht, „weiße Substanz“ (*W*), dagegen peripher, eine umgekehrte Schichtenfolge, die eine notwendige Folge der Entwicklung durch Einfaltung ist. Der durch die Namen ausgedrückte Farbenunterschied hat seinen Grund darin, daß in der Rinde des Rückenmarks die weißen, markhaltigen Nervenfasern verlaufen, während die in der grauen Substanz zwischen den Ganglienzellen vorkommenden Nervenfasern fast ausschließlich grau und marklos sind. Der Farbenunterschied beider Substanzen fehlt daher beim *Amphioxus* und den *Cyclostomen*, welche noch keine markhaltigen Nervenfasern haben, ohne daß die Architektur des Rückenmarks im Prinzip eine andere wäre. — Die graue Substanz umgibt zunächst den Zentralkanal, ragt dann aber noch weiter auf jeder Seite mit abgerundeten Vorsprüngen dorsal und ventral in die weiße Substanz hinein; sie erhält so auf dem Querschnitt die Gestalt eines H, dessen dorsale Schenkel die Hinterhörner (*HH*), die ventralen die Vorderhörner (*VH*) heißen. Durch Vorder- und Hinterhörner und die von ihnen entspringenden vorderen und hinteren Nervenwurzeln wird die aus longitudinalen Fasern bestehende weiße Substanz (*W*) jederseits in drei Längsstränge zerlegt, die Seiten-, Vorder- und Hinterstränge.

Jedem Muskelsegment entsprechend gehen vom Rückenmark zwei Nervenwurzeln ab, eine dorsale, welche aus dem Hinterhorn der grauen Substanz kommt und in einiger Entfernung vom Rückenmark zu einem Ganglion (*G. spinale*) anschwillt, eine ventrale, die dem Vorderhorn entstammt und kein Ganglion besitzt. Die dorsale Wurzel enthält vornehmlich sensible, die ventrale nur motorische Nervenfasern (Bellsches Gesetz). Selten verästeln sich beide Wurzeln eine jede für sich. Die Regel ist, daß sie sich zunächst zu einem gemischten Nerven durchflechten und dieser sich dann in einen dorsalen und einen ventralen Ast gabelt und ferner einen in den Sympathicus eintretenden Zweig abgibt.

Gehirn.

Das Gehirn sämtlicher cranioten Wirbeltiere stimmt in seinem am schönsten während der Entwicklung zutage tretenden Grundplan mit dem Hirn des Menschen überein (Fig. 488). Ausgangspunkt ist der oben für *Amphioxus* geschilderte zweiteilige Zustand: zuvorderst das Urhirnbläschen oder Archencephalon, dahinter das den Übergang zum Rückenmark vermittelnde Hinterhirn oder Metencephalon. Dieses Entwicklungsstadium findet sich nur bei Embryonen einiger weniger niederer Wirbeltiere und ist auch hier von kurzer Dauer; indem das Archencephalon sich weiter in zwei Teile sondert, das Vorderhirnbläschen (Prosencephalon) und das Mittelhirnbläschen (Mesencephalon), wird der seit langem bekannte dreiblasige Zustand des Gesamthirns hergestellt. Bei den meisten Wirbeltieren wird derselbe schon erreicht, noch ehe der Medullarkanal sich schließt. Früher ließ man auf den dreiblasigen Zustand des Hirns den fünfblasigen folgen, auf welchem das Mittelhirn (*MH*) sich unverändert erhält, das Hinterhirn dagegen sich in Kleinhirn (*KH*) und Nachhirn (*NH*), das Vorderhirn in Großhirn (*VH*) und Zwischenhirn (*ZH*) teilen sollte. Un-

natürlich ist bei dieser Darstellung die Unterscheidung eines 4. und 5. Hirnbläschens, da Kleinhirn und Nachhirn sich zueinander verhalten wie Decke und Basis eines und desselben Raumes (Fig. 489). Dagegen ist die Unterscheidung von Großhirn und Zwischenhirn berechtigt. Das Vorderhirn ist gleich bei seiner Entstehung am vorderen Ende durch eine Einbuchtung in zwei Lappen abgeteilt. Dieselben wachsen zu den Großhirnhemisphären aus und sondern sich dabei von einem dahinter gelegenen unpaaren Abschnitt, dem Zwischenhirn oder zweiten Hirnbläschen.

Führen wir jetzt die Ausdrücke der menschlichen Anatomie für die einzelnen Hirnabschnitte ein, so besteht die erste Hirnblase (VH) aus den beiden Großhirnhemisphären, deren dorsale und seitliche Wandungen sich meist stark verdicken und das Pallium heißen, während zwei Anschwellungen an der Basis links und rechts die Corpora striata (Fig. 489 Cs) genannt werden. Die Hohlräume in den Hemisphären sind der erste und zweite Ventrikel (SV). Vom vorderen Abschnitte jeder

Fig. 488.

Fig. 489.

Fig. 489. Schema eines Sagittalschnitts durch das Wirbeltierhirn und seine Umgebung (aus Wiedersheim). VH, ZH, MH, HH, NH = Vorder-, Zwischen-, Mittel-, Hinter-, Nachhirn, Olf Lobus olfactorius, Z Zirbeldrüse, HHC hintere Kommissuren der Thalami optici (Tho), I Infundibulum, H Hypophyse, Cs Corpus striatum, Opt Opticus, NH¹ Nasenhöhle, Ch Chorda, Be Basis cranii, SD Schädeldecke, Cc Zentralkanal des Rückenmarks.

Fig. 488. Schema des Wirbeltierhirns (aus Wiedersheim). VH Vorderhirn (Großhirn), ZH Zwischenhirn (Thalami optici), MH Mittelhirn (Corpora quadrigemina), HH Hinterhirn (Kleinhirn), NH Nachhirn (Medulla oblongata), SV Seitenventrikel, III, IV dritter und vierter Ventrikel, FM Foramen Monro (Verbindung der Seitenventrikel untereinander und mit dem dritten Ventrikel), Ag Aquaeductus Sylvii, R Rückenmark mit Zentralkanal (Cc).

Großhirnhemisphäre sondert sich stets noch ein besonderer Teil ab, der Lobus olfactorius (Olf), welcher den Nervus olfactorius zum Geruchsorgan abgibt. Da nun das Geruchsorgan häufig durch einen weiten Zwischenraum vom vorderen Hirnende getrennt ist, muß entweder der Nervus olfactorius lang ausgezogen sein, wie bei den *Amphibien* (Fig. 529), oder der Lobus olfactorius muß sich strecken, wie z. B. bei vielen *Haie*n (Fig. 513). Im letzteren Falle liegt das angeschwollene Ende des Lobus der Geruchsschleimhaut dicht an und bleibt mit dem Hirn durch einen Stiel in Verbindung. Man nennt dann den Stiel Tractus, die Anschwellung Bulbus olfactorius; beide müssen als Hirnteile sehr wohl vom Nervus olfactorius unterschieden werden.

Im Bereich der zweiten Hirnblase (ZH) verdicken sich vornehmlich nur die Seitenwandungen und liefern die unmittelbar an die

Corpora striata anschließenden Thalami optici; die Decke dagegen entwickelt keine Nervensubstanz und bleibt eine dünne, beim Abziehen der Hirnhäute einreißende Epithelschicht, die man früher ganz unberücksichtigt ließ, so daß man von einer in das Lumen des Hirns einleitenden Öffnung, einem „vorderen Hirnschlitz“, sprechen konnte; er führt in das Innere des sogenannten dritten Ventrikels (*III*). Dünnwandig ist auch die Basis zwischen den Thalami optici; sie ist zugleich zu einem Trichter nach abwärts ausgestülpt, dem Infundibulum. — Die dritte Hirnblase ist auf ihrer dorsalen Seite in der Regel durch eine tief einschneidende Längsfurche in einen linken und rechten Lappen abgeteilt. Bei den *Säugetieren* wird die hier flache Längsfurche durch eine Querfurche gekreuzt — daher der Name Corpora quadrigemina, Vierhügel, für das Mittelhirn — ferner schwindet bei ihnen das Lumen des Mittelhirnbläschens durch gleichmäßige Verdickung seiner Wandungen bis auf einen engen Kanal, den Aqueductus Sylvii, was zur Folge hat, daß man die Bezeichnung „IV. Ventrikel“ für die „Rautengrube“, den Hohlraum des folgenden und letzten Hirnabschnitts, anwendet. Dieser heißt Medulla oblongata oder verlängertes Mark, weil er aus der Verlängerung des Rückenmarks hervorgeht und in vieler Hinsicht die Strukturverhältnisse desselben fortführt. Er unterscheidet sich äußerlich von ihm, indem er sich nach vorn allmählich verbreitert und unter Bildung des hinteren Hirnschlitzes zugleich den nach rückwärts gelegenen Abschnitt seiner Decke verliert. Auch hier würde man richtiger sagen, daß die Decke des Medullarrohrs auf ein dünnes Epithelhäutchen reduziert ist. Vor dem hinteren Hirnschlitz liefert die Decke des vierten Ventrikels das Kleinhirn, vielfach nur eine dünne, quer ausgespannte Marklamelle (Fig. 529), meist jedoch einen ansehnlichen Hirnteil, welcher bei *Säugetieren* aus einem medianen Wulst (dem Wurm) und zwei seitlichen Hervorwölbungen, den Kleinhirnhemisphären, besteht.

Obwohl die besprochenen Hauptabschnitte bei allen Wirbeltieren mit Ausnahme des *Amphioxus* vorkommen, ist doch das Aussehen des Hirns in den einzelnen Klassen ein wesentlich verschiedenes, weil das Größenverhältnis und damit auch die Gestalt der Teile ganz außerordentlichen Schwankungen unterworfen ist. Bei den niederen Wirbeltieren sind Mittelhirn und Nachhirn unverhältnismäßig umfangreich, während das Großhirn, manchmal auch das Kleinhirn, an Masse unbedeutend ist. Am Großhirn wiederum bleibt das Pallium (die Hemisphären) im Wachstum hinter den Corpora striata und den Lobi olfactorii zurück. Umgekehrt überflügeln bei den höheren Wirbeltierklassen das Großhirn und das Kleinhirn die übrigen Abschnitte. Ganz besonders vergrößern sich proportional der Intelligenzzunahme die Großhirnhemisphären; sie wachsen nach rückwärts und decken schließlich beim *Menschen* und bei den *Affen* die übrigen Hirnabschnitte zu; sie dehnen sich auch nach vorn aus und verdrängen die bei Fischen das vordere Hirnende bezeichnenden Bulbi olfactorii nach der Basis. Um bei dem engbegrenzten Raum der Schädelhöhle eine möglichst ausgedehnte Entwicklung der Hirnrinde, welche der Sitz der Intelligenz ist, zu ermöglichen, faltet sich die Oberfläche zu Berg und Tal, den Gyri und Sulci, ein. Etwas Ähnliches vollzieht sich auch beim Kleinhirn, welches bei *Vögeln* und *Säugetieren* nächst dem Großhirn der umfangreichste Hirnabschnitt ist.

Mit dem Zwischenhirn der Wirbeltiere hängen zwei rätselhafte Organe zusammen, von denen das eine dorsal an der Grenze der Vierhügel und Thalami optici, das andere ventral am Infundibulum lagert (Fig. 489), weshalb das erstere Epiphysis, das zweite Hypophysis heißt. Die Hypophysis entsteht nach Art einer Drüse als eine Ausstülpung der embryonalen Mundhöhle, der Mundbucht. Die so gebildete Hypophysentasche schnürt sich ab, vergrößert sich durch Knospung und verwächst mit Teilen, welche vom Ende des Infundibulum stammen, zu einem einheitlichen zweilappigen Körper. Vielleicht ist es dieselbe Drüse, welche man bei den *Ascidien* (S. 310) unter dem Ganglion findet, nur in rudimentärem Zustande. — Die Epiphysis (Zirbeldrüse) ist eine Ausstülpung der Hirndecke. Aus ihr entwickelt sich bei vielen Wirbeltieren das Parietalorgan. Dasselbe hat bei *Cyclostomen* und *Sauriern* (*Hatteria*, *Anguis*, *Lacerta* etc.) die Struktur eines bläschenförmigen Auges (Parietalauge) und liegt hier, abgerückt vom Hirn und mit ihm durch einen Nerven verbunden, in einem besonderen Loch der Scheitelbeine, welches nicht nur bei lebenden, sondern auch bei ausgestorbenen *Reptilien* nachweisbar ist. Über dem „Parietalauge“ kann die Haut glasartig durchsichtig sein.

Hypophysis,
Epiphysis,
Parietal-
organ.

Rücksichtlich der Hirnnerven herrschen bei allen *Amnioten* ^{Hirnnerven.} prinzipiell die gleichen Verhältnisse wie beim *Menschen*: man kann 12 Hirnnerven unterscheiden: 1. Olfactorius, 2. Opticus, 3. Oculomotorius, 4. Trochlearis, 5. Trigemini, 6. Abducens, 7. Facialis, 8. Acusticus, 9. Glossopharyngeus, 10. Vagus, 11. Accessorius, 12. Hypoglossus. Bei den *Anamnioten* dagegen ergeben sich mancherlei Besonderheiten. So hat man bei *Selachiern* und *Dipneusten* einen rudimentären, aber mit einem Ganglion versehenen Hirnnerven entdeckt, der noch vor dem Olfactorius das Großhirn verläßt und zum Geruchsgrübchen verläuft, den N. terminalis. Andererseits scheinen die beiden letzten Hirnnerven bei *Fischen* und *Amphibien* noch zu fehlen. Das scheinbare Fehlen des Accessorius erklärt sich daraus, daß er noch einen Teil des Vagus bildet und somit noch nicht zu einem besonderen Nerven individualisiert ist. Der Hypoglossus dagegen ist durch Cervicalnerven vertreten.

Bei *Amnioten* entwickelt sich der Hypoglossus, obwohl ein rein motorischer Nerv, aus mehreren vorderen und hinteren Wurzeln, von denen die letzteren aber frühzeitig rückgebildet werden; er entspricht mehreren verschmolzenen Spinalnerven (occipito-spinalen N.), welche den Charakter eines Hirnnerven angenommen haben, weil die zugehörigen Wirbel mit dem Schädel verschmolzen sind (vgl. die Umbildung des Palaeocranium zum Neocranium). Bei *Cyclostomen* und *Amphibien* hat der Hypoglossus den ursprünglichen Charakter eines Spinalnerven unverändert beibehalten, indem er außerhalb des Schädels entspringt. Dagegen lehren *Selachier* und *Teleostier*, in welcher Weise spinale Nerven durch Verschmelzen der Wirbel in den Schädel einbezogen werden können. Von den bei ihnen aus der Occipitalregion hervortretenden Nerven spinalen Charakters — 5 bei den *Selachiern*, 2--3 bei den *Teleostiern* — sollen jedoch nur die letzteren dem Hypoglossus homolog sein, erstere dagegen Nerven entsprechen, welche vor dem Hypoglossus liegen und bei den meisten übrigen Wirbeltieren verloren gegangen sind. — Beim Vergleich von *Amnioten* und *Anamnioten* ist ferner zu beachten, daß mit dem Schwund der den Anamnioten zukommenden Kiemen auch weite Strecken der betreffenden Kopfreion und

demgemäß auch die entsprechenden Nervenstämme geschwunden sind, vor allem die an die Kiemenspalten gehenden, daher segmental angeordneten Äste des Vagus, Glossopharyngaeus und Facialis. Hieraus, sowie aus der starken Entwicklung der Gesichtsmuskeln erklärt sich, daß der bei Fischen vorwiegend sensible Facialis bei Säugetieren zu einem fast ganz motorischen Nerven hat werden können.

Da unzweifelhaft im Kopf der Wirbeltiere zahlreiche verwachsene Körpersegmente enthalten sind, mindestens so viele, als sich Visceralbögen finden, so entsteht die Frage, ob man auch für die Hirnnerven noch Reste der für die Spinalnerven so deutlichen segmentalen Anordnung erkennen kann. Hieran reiht sich die weitere Frage, ob das Bellsche Gesetz von den dorsalen sensiblen und ventralen motorischen Wurzeln auf die Hirnnerven übertragbar ist. Bei Beantwortung dieser Fragen scheiden die dem Vorderhirnbläschen entstammenden N. olfactorius und N. opticus aus. Letzterer ist überhaupt kein peripherer Nerv, sondern ein Verbindungsstrang zwischen Hirnteilen, da die Retina des Auges, wie wir sehen werden, ein durch Ausstülpung nach der Peripherie verschobener Hirnteil ist. Mit dieser seiner cerebralen Natur hängt eine Eigentümlichkeit des Opticus zusammen, die „Kreuzung“: bei *Knochenfischen* tritt der gesamte linke Nerv an das rechte, der rechte an das linke Auge, wobei die Nervenfasern bei der Wegkreuzung sich durchflechten oder übereinander hinweglaufen können. Bei den meisten Wirbeltieren ist nur ein Teil der Fasern außerhalb des Gehirns gekreuzt (*Chiasma*). Vollzieht sich die Kreuzung ganz innerhalb des Hirns, wie das ja für die echten Hirnnerven die Regel ist, so macht es den Eindruck, als werde jedes Auge von einem gleichseitigen Nerven versorgt (*Cyclostomen*).

Was nun die übrigen Nerven anlangt, welche sämtlich vom Nachhirn entspringen, und zwar mit Ausnahme des Trochlearis von der Basis und den Seitenteilen desselben, so entwickeln sich Oculomotorius und Abducens, vielleicht auch Trochlearis, nach Art vorderer Wurzeln; sie versorgen die Augenmuskeln, d. h. Reste der am Kopf zum größten Teil rückgebildeten, aus den Myotomen (Ursegmenten) sich entwickelnden Stammesmuskulatur: alle übrigen Hirnnerven dagegen — selbstverständlich mit Ausschluß des Hypoglossus — entstehen wie dorsale Wurzeln, sind sensibel und demgemäß auch mit Äquivalenten der Spinalganglien ausgerüstet (Ganglion geniculi des Facialis, G. Gasseri des Trigeminus, Vagus- und Glossopharyngaeusganglien), sie enthalten aber reichliche motorische Nervenfasern. Es ist nun wichtig, daß die von letzteren versorgten Muskeln nicht von den Ursegmenten abstammen und somit nicht der Stammesmuskulatur angehören, sondern der sogenannten „visceralen“ Muskulatur. Da nun die dorsalen Wurzeln auch beim *Amphioxus* motorische Nerven enthalten, welche viscerele Muskeln versorgen, und es sich immer mehr herausstellt, daß viscero-motorische Nerven in den dorsalen Wurzeln der übrigen Wirbeltiere gleichfalls nicht fehlen, wird man immer mehr genötigt, den Bellschen Satz zu modifizieren und zu sagen, daß die motorischen ventralen Wurzeln die Nerven der Ursegmente sind, die dorsalen Wurzeln außer Sinnesapparaten auch die visceralen Muskeln versorgen. — Auf eine ursprünglich segmentale Anordnung der Hirnnerven hat man vorwiegend aus ihrer Verbreitung an den segmental angeordneten Visceralbögen der Fische geschlossen (Trigeminus vor dem Kieferbogen, Facialis vor dem Zungenbeinbogen, Glossopharyngaeus und Vagus mit vielen Ästen vor den Kiemenbögen).

Außer dem Körpernervensystem haben die Wirbeltiere noch ein besonderes, die Eingeweide versorgendes Nervensystem, den *Sympathicus*, und in demselben ein besonderes Zentralorgan, den „Grenzstrang“. Letzterer besteht aus einem linken und rechten, unter der Wirbelsäule hinziehenden, durch Rami viscerales mit den Spinalnerven verbundenen Längsstrang, in welchem Ganglienknoten eingebettet sind. Das letzte Ganglion liegt an der Basis der Schwanzwirbelsäule, das erste am vordersten Halsende; von letzterem dringen sympathische Fäden an die Basis des Kopfes vor, auch dort mit Knötchen (Ganglion oticum, G. sphenopalatinum) in Verbindung tretend. Der Grenzstrang entsendet Nerven in Form zierlicher, mit Vorliebe die Blutgefäße begleitender Geflechte (Plexus sympathici) an die vegetativen Organe (Darm, Geschlechtsapparat etc.); er steht ferner mit den Spinalnerven in Verbindung.

Sym-
pathicus.

Der zwischen Zentralnervensystem und dem umhüllenden Skelett gelegene Raum ist bei Fischen sehr ansehnlich und von lockerem, fettreichem Gewebe erfüllt, welches sich im Umkreis der Zentralorgane zu einer primitiven, gefäßreichen Hirn- und Rückenmarkshaut (Meninge) verdichtet. Diese primitive Meninge, welche Hirn und Rückenmark mit Blutgefäßen versorgt, sondert sich durch Entwicklung ansehnlicher Lymphräume (Subduralraum) zunächst (*Amphibien* — *Vögel*) in zwei Schichten („Pia“ und „Dura mater“). Die Pia mater, aus deren äußeren Schichten sich bei Säugetieren durch Ausbildung reichlicher Lymphspalten die Arachnoidea entwickelt, ist die die Blutgefäße führende Hülle, die Dura mater dagegen eine derbe Haut, die sich dem Periost des Schädels nähert und schließlich sich mit ihm vereinigt, je mehr die Schädelhöhle von dem an Masse zunehmenden Hirn erfüllt wird, während im Bereich der Wirbelsäule Dura und Periost getrennt bleiben.

Hirnhäute.

Bei der Deutung der Sinnesorgane der Wirbeltiere bewegen wir uns auf viel sicherer Grundlage als bei den übrigen Tierstämmen, da die große Ähnlichkeit mit den Sinnesorganen des Menschen im allgemeinen gestattet, die eigenen Erfahrungen bei der Deutung zu verwerten. Rücksichtlich der Sinnesorgane der Haut (Tastorgane) wissen wir, daß bei den Säugetieren Nervenfasern in das Epithel eindringen, ihre Markscheide verlieren und sich zwischen den Epithelzellen verästeln. Sie können hier mit besonderen Tastscheiben endigen (Eimersche Organe in der Schnauze von *Maulwurf* und *Schwein*). Außer diesen interepithelialen findet man subepitheliale, im Mesoderm eingeschlossene Nervenendigungen, die Tastkörperchen, welche nach ihrem Vorkommen mannigfach modifiziert sind und verschiedenerlei Namen erhalten haben (Krause'sche, Grandry'sche Körperchen) (Fig. 490); sie bestehen aus einigen wenigen oder zahlreichen Zellen, welche umschlossen von einer Hülle im Bindegewebe liegen, von denen man aber vermutet, daß sie vom Epithel abstammen. Auch hier endigen die Nerven, welche sich in den Körperchen verästeln, zwischen den Zellen mit Tastscheiben. Lange Zeit nur von landbewohnenden Wirbeltieren bekannt, wurden die Tastkörperchen neuerdings auch bei Fischen gefunden. — Den Tastkörperchen reiht man wegen ihrer allgemeinen Form und mesodermalen Lagerung die Kolbenkörperchen

Sinnes-
organe.

Fig. 490. Tastkörperchen aus der Vogelzunge. *N* zutretender Nerv, *H* äußere Hülle, *KH* Kerne derselben, *S* Scheidewände.

(auch Vater-Paccinische Körperchen genannt) an, obwohl sie in ihrer feineren Struktur von ihnen erheblich unterschieden sind und auch schwerlich eine Ableitung vom Ektoderm gestatten, da sie nicht nur in der Haut, sondern auch in inneren Organen (Mesenterium der Katze) vorkommen (Fig. 77). Letztere Lagerung macht die physiologische Deutung der Kolbenkörperchen sehr problematisch.

Während in den besprochenen Fällen ein typisches Sinnesepithel fehlt, findet sich dasselbe bei eigentümlichen Sinnesorganen, welche in der Haut der landbewohnenden Wirbeltiere vollkommen vermißt werden, in der Haut der Fische dagegen eine hohe Entwicklung erfahren. Die in die Epidermis übertretenden Nerven endigen hier an ovalen Zellgruppen, die zwar in ein vielschichtiges Epithel eingebettet sind, selbst aber aus einer einzigen Lage von Sinnes- und Stützzellen bestehen. Nach der Struktur der Sinneszellen unterscheidet man Nervenendhügel und Nervenendknospen. Die Nervenendhügel sind die spezifischen Elemente der später zu besprechenden Seitenorgane der *Fische*; da sie auch bei den durch Kiemen atmenden *Amphibien* und *Amphibienlarven* auftreten, können sie nur besondere, für den Wasseraufenthalt wichtige Empfindungen vermitteln, weshalb man auch von Organen eines sechsten (dem Menschen fehlenden) Sinnes gesprochen hat (cfr. S. 111). Die Nervenendknospen drängen sich namentlich in der Umgegend der Mundöffnung zusammen, an den Lippen und Barteln. Indem sie auch in der Mundschleimhaut der *Fische*, speziell in dem den Gaumen überziehenden Teil vorkommen, leiten sie uns zu den Geschmacksorganen über. In der Tat zeigen auch vollkommen den gleichen Bau wie die Nervenendknospen der Fischhaut die Geschmacksknospen (Schmeckbecher), welche zuerst bei *Säugetieren*, später auch bei den übrigen Wirbeltieren entdeckt wurden. Sie haben ihren Lieblingssitz am Grunde der Zunge in den Wandungen der Papillae circumvallatae des *Menschen*, der großen Papilla foliata der *Nagetiere* etc.

Ob die Nervenendknospen der Haut auch zu den Geruchsorganen überleiten, ist sehr zweifelhaft. Die Riechschleimhaut mancher *Fische* ist noch ein vielschichtiges Epithel mit dicht nebeneinander gelagerten Nervenendknospen (Fig. 491). Es wäre denkbar, daß durch Schwund der trennenden Brücken gewöhnlichen Epithels die Nervenendknospen sich zu einem kontinuierlichen Riechepithel zusammenschlossen, wie es den Wirbeltieren in der Regel zukommt. Doch findet diese Auffassung Schwierigkeiten im feineren Bau der Riechzellen. — Das vom Riechepithel ausgekleidete Geruchsorgan, die Nase, hat nun ebenso wie Auge und Gehör durch den Grad der Vervollkommnung, welchen es erreicht, sowie durch die dabei zutage tretenden, systematisch wichtigen Unterschiede ein besonderes Interesse. Mit Ausnahme der *Cyclostomen* und des *Amphiorus*, welche einen unpaaren Nasensack haben, haben alle Wirbeltiere eine paarige Nase. Bei *Fischen* dauernd und bei den Embryonen von *Amphibien*, *Reptilien*, *Vögeln* und *Säugetieren* liegen scheitelwärts von der Mundöffnung (ventral vor oder dorsal hinter ihr) zwei Grübchen, entweder vollkommen isoliert für sich oder nur durch eine Rinne der Haut mit der Mundhöhle verbunden (Fig. 519, 520). Bei den Wirbeltieren, welche auf das Land übergehen und die Kiemenatmung mit der Lungenatmung vertauschen, erhält die Nase die weitere Bedeutung eines Luft zuleitenden Kanals; zu diesem Zweck schließt sich die Nasenmundrinne zu einer Röhre, welche mit der einen

Öffnung auf der Haut beginnt, mit der zweiten Öffnung, der Choane, in die Mundhöhle führt. In der Wand der Röhre, vornehmlich ihrer dorsalen Partie, ist das eigentliche Riechsäckchen eingebettet (Fig. 492). Die innere Öffnung liegt bei *Amphibien*, *Eidechsen*, *Schlangen* und *Vögeln* weit vorn hinter dem Oberkiefer; bei *Crocodilen*, *Cheloniern* und *Säugetieren* ist dagegen die Choane an der Schädelbasis rückwärts verlagert, bei den *Crocodilen* und manchen *Säugetieren* (*Edentaten*) sogar bis in die Nähe der Wirbelsäule. Die Verlagerung wird durch die Entwicklung des harten Gaumens herbeigeführt, einer Scheidewand, welche die primitive Mundhöhle in zwei Etagen teilt, eine untere, die bleibende oder sekundäre Mundhöhle, und eine obere, welche als sekundäre Nasenhöhle zum Nasenkanal hinzugeschlagen wird und denselben nach rückwärts verlängert. Am harten Gaumen beteiligen sich die anliegenden Knochen der Maxillar- und Palatinreihe, indem die Intermaxillaria, Maxillaria, Palatina, selten auch die Pterygoidea horizontale Gaumenfortsätze aussenden, die von rechts und links ausgehen und in der Mittellinie mit den entsprechenden Knochen der anderen Seite zusammenstoßen. Bei *Säugetieren* wird die knöcherne Scheidewand des harten Gaumens noch eine Strecke weit durch die muskulöse Scheidewand des weichen Gaumens fortgesetzt. Ein fibröser weicher Gaumen findet sich auch bei *Crocodilen*.

Fig. 491.

Fig. 492.

Fig. 491. Querschnitt durch die Geruchsschleimhaut eines Fisches (*Belone*). *e* Epithel, *k* Geruchsknospen, *n* zutretende Nerven (aus O. Hertwig, nach Blaue).

Fig. 492. Schema der Nase einer *Eidechse* (Sagittalschnitt). *AN* äußere, *IN* innere Nasenhöhle, $\dagger$ Verbindung beider, *C* Nasenmuschel, *CH* Choane, *MS* Mundschleimhaut, *P* Jacobson'sches Organ, *Ca* Kanal desselben zur Mundhöhle (nach Wiedersheim).

Eine weitere Vergrößerung der Nasenhöhle wird herbeigeführt erstens durch komplizierte Faltungen der Wand, die von besonderen Skelettstücken, den Nasenmuscheln, gestützt werden, zweitens durch Ausstülpung lufthaltiger, mit Schleimhaut ausgekleideter Räume, welche in die benachbarten Knochen eindringen; so bilden sich nach oben die Sinus frontales im Stirnbein, nach rückwärts die Sinus sphenoidales im Keilbein, nach außen das Antrum Highmori im Oberkiefer. Umgekehrt kann von der primitiven Nase ein Teil des Hohlraums mit einem Teil der Geruchsschleimhaut abgeschnürt werden und eine vollkommen selbständige Nebennase bilden, welche hinter dem Zwischenkiefer in die Mundhöhle mittelst der „Stenonschen Gänge“ mündet. Diese Nebennase, das Jacobson'sche Organ (Fig. 492 *P*), ist gut entwickelt bei *Eidechsen*, *Monotremen* und *Huftieren*, rudimentär bei fast allen anderen Wirbeltieren.

Auge.

Das Auge der Wirbeltiere zeigt nur beim *Amphioxus* eine auffallend niedrige, an Ascidienlarven erinnernde Entwicklungsstufe; es ist ein unpaarer Pigmentfleck ohne Linse in der Wandung des Hirns; dazu kommen zahlreiche pigmentierte Sehzellen in ganzer Länge des Rückenmarks. Bei allen übrigen Wirbeltieren dagegen — mit Ausnahme von *Myxine* und wenigen im Dunkeln lebenden Formen mit degenerierten Augen — finden wir dieselben Hauptbestandteile, welche dem Sehorgan des Menschen zukommen und in der allgemeinen Zoologie schon eine kurze Darstellung gefunden haben (Fig. 85). Dasselbst haben wir das Auge kennen gelernt als einen bei den meisten Wirbeltieren nahezu kugeligen Körper, der an seinem hinteren Ende am Sehnerven wie an einem Stiele festsetzt, dessen Inneres von durchsichtigen, lichtbrechenden Substanzen, Linse, Glaskörper (*Corpus vitreum*) und Flüssigkeit (*Humor aqueus*) eingenommen wird, dessen Peripherie aus drei konzentrisch wie Zwiebelschalen angeordneten Membranen besteht. Die äußerste Membran ist die derbe, schützende *Sclera*, eine meist fibröse, bei vielen Fischen knorpelige Schicht, welche im vorderen Abschnitt durchsichtig wird, eine stärkere Krümmung bekommt und so die *Cornea* liefert. Die zweite Membran ist die blutgefäß- und pigmentreiche *Chorioidea*, die an der Grenze von *Sclera* und *Cornea* sich zur *Iris* umwandelt. Die innerste Membran ist die *Netzhaut* oder *Retina*, deren Bau und Lagerung für das Wirbeltierauge besonders charakteristisch ist.

Entwicklungsgeschichtlich besteht die *Retina* (Fig. 84) aus zwei Abschnitten, der *Retina* im engeren Sinne und dem früher zur *Chorioidea* gerechneten *Tapetum nigrum*; erstere läßt weiterhin folgende Schichten erkennen: 1. *Limitans interna*; 2. Nervenfaserschicht; 3. Ganglienzellschicht; 4. innere granulierte oder retikulierte Schicht; 5. innere Körnerschicht; 6. äußere granulierte oder retikulierte Schicht; 7. äußere Körnerschicht; 8. *Limitans externa* und 9. Stäbchen- und Zapfenschicht. Die *Limitans externa* ist die Grenzmembran der embryonalen *Retina*; die durch sie gebildete Grenze wird später überschritten, indem die dem Embryo bei der Geburt öfters noch fehlenden Stäbchen und Zapfen hervortreten. Zwischen beiden Grenzmembranen spannen sich die *Müllerschen Fasern* (*m*) aus, lange Stützzellen, wie sie auch in anderen Sinnesepithelien vorkommen, deren Stützfunktion noch verstärkt wird von dem feinen Horngerüst der beiden retikulierten Schichten. In diesen Stützapparat sind die nervösen Elemente eingebettet, welche man am besten versteht, wenn man vom *Nervus opticus* ausgeht. Derselbe strahlt in die Nervenfaserschicht aus und tritt auf dem Weg nach seinen Endapparaten, den Sehzellen, zweimal mit Ganglienzellen in Verbindung, von denen die einen der Ganglienzellschicht angehören, die anderen der Schicht der sogenannten inneren Körner; denn letztere sind bipolare Ganglienzellen, soweit sie nicht als Kerne dem stützenden Gerüst zuzurechnen sind. Ein großer Teil der Retinaschichten (die Schichten 1—6) ist somit als *Ganglion opticum* aufzufassen, wie es auch bei *Mollusken* und *Arthropoden* vorkommt, hier aber stets außerhalb des Auges liegt. Das Sehepithel selbst (die *Retina* in dem Sinne, wie wir den Ausdruck bei *Arthropoden*, *Mollusken* und *Würmern* gebrauchen) besteht nur aus zwei Schichten, der Schicht der äußeren Körner und der Stäbchen- und Zapfenschicht. Die äußeren Körner sind die Kerne außerordentlich dünner, fadenförmiger Epithelzellen, der Stäbchen- und Zapfenfasern, die an ihrem peripheren Ende die

Rhabdome tragen. Bezeichnend für den vollkommenen Bau des Wirbeltierauges ist es, daß meist zweierlei Rhabdome vorkommen (Stäbchen und Zapfen) und daß jedes derselben wieder aus zwei Stücken besteht, dem Außen- und Innenglied. — Das Pigment wird der Retina der Wirbeltiere durch eine besondere Schicht, das oben genannte *Tapetum nigrum*, geliefert; dasselbe ist eine Lage großer, sechseckiger Epithelzellen, welche auf den Spitzen der Stäbchen und Zapfen aufliegen und letztere mit feinen, pseudopodienartigen Ausläufern umstricken. Da Zellkörper und Ausläufer an schwarzen Pigmentkörnchen überaus reich sind, werden die Rhabdome in einen dichten Pigmentmantel eingehüllt.

Haben wir schon in dem gesonderten Auftreten einer Pigmentschicht und weiterhin in der Vereinigung des Ganglion opticum mit dem Sehepithel wichtige Unterschiede des Wirbeltierauges von den Augen der Evertebraten, namentlich von dem sonst so ähnlichen Auge der *Cephalopoden* kennen gelernt, so haben wir nunmehr noch die auffälligste Differenz nachzutragen, indem wir die Art betrachten, in welcher die Retina in das Wirbeltierauge eingefügt ist. Die Retina grenzt mit ihrer Limitans interna und Opticusfaserschicht an den Glaskörper, mit der Stäbchen- und Zapfenschicht, resp. mit dem *Tapetum nigrum* an die Chorioidea. Der durch die lichtbrechenden Medien einfallende Lichtstrahl tritt somit vom Glaskörper zunächst an das Ganglion opticum heran und gelangt erst, nachdem er dasselbe passiert hat, an die Schicht der Sehzellen; hier trifft er zuletzt auf die Rhabdome, welche er von der Basis nach der Spitze durchläuft. Bei fast allen Wirbellosen, namentlich bei den *Cephalopoden*, gelangt der Lichtstrahl umgekehrt direkt an die peripheren Enden der Rhabdome. Die Rhabdome der *Cephalopoden* wie der meisten wirbellosen Tiere sind dem Lichte zugewandt, die der *Wirbeltiere* vom Lichte abgewandt.

Diese vom Gewöhnlichen abweichende, funktionell unzureichende, „inverse“ Lagerung der Retina erklärt sich aus der Entwicklungsweise des Wirbeltierauges. Dasselbe kann nach seiner Entstehung in zwei Teile zerlegt werden, einen cerebralen Teil (Opticus, Retina, *Tapetum nigrum*) und einen peripheren (alles übrige). Wie das Augenrudiment des *Amphioxus* und der *Ascidien* dauernd einen Teil des Hirns ausmacht, so ist die Retina bei allen übrigen Wirbeltieren wenigstens genetisch ein Teil des Hirns, und zwar der ersten primitiven Hirnblase. Zwei Ausstülpungen derselben, die man später im Zusammenhang mit dem Zwischenhirn trifft, schnüren sich zu Hohlkugeln ab, den primitiven Augenblasen, welche durch einen Stiel, die Anlage des Opticus, mit dem Hirn verbunden bleiben (Fig. 493). Die primitiven Augenblasen (A) werden bis unter die Haut vorgeschoben und hier in die sekundären Augenblasen, die Augenbecher, verwandelt, indem unter gleichzeitiger Bildung der Linse und des Glaskörpers die

Fig. 493. Entwicklung des Auges (Schema nach O. Hertwig). A Primäre Augenblase (b), steht durch den Opticus (o) mit dem Hirn (c) in Verbindung und wird durch die Linse (a') zum sekundären Augenbecher eingestülpt, B sekundäre Augenblase (Augenbecher), r Retina (vordere, innere Wand), n *Tapetum nigrum* (hintere, äußere Wand des Bechers), v *Corpus vitreum*, a Linsensäckchen, s Stiel, welcher es noch mit der Haut verbindet.

vordere und untere Wand so tief eingestülpt wird, daß sie die Hinterwand berührt (B). Letztere, die Außenwand des so geschaffenen doppelwandigen Bechers, ist das Tapetum nigrum; erstere, die Innenwand, ist die Netzhaut selbst. Achtet man genau auf die Lage der Epithelzellen in der embryonalen Netzhaut, so müssen die peripheren Enden derselben, welche früher das Lumen des Hirns begrenzen halfen, jetzt die Anlage des Tapetum berühren und, wenn sie Rhabdome ausscheiden, mit diesen in die Tapetalschicht hineinwachsen. — Im Gegensatz zur Retina bildet sich die Linse durch Einstülpung vom Körperepithel aus, Sclera, Cornea und Glaskörper aus dem an das Integument angrenzenden Bindegewebe. So sehen wir, daß das Auge der Wirbeltiere in seinem wichtigsten Abschnitt aus dem Hirn stammt und erst später mit Hilfsapparaten, die an der Oberfläche des Körpers entwickelt werden, in Verbindung getreten ist. Dagegen entsteht das Auge bei allen wirbellosen Tieren mit allen seinen gleich von Anfang an harmonisch ineinander gefügten Teilen in der Haut.

Hilfs-
apparate des
Auges.

Das Auge der Wirbeltiere ist noch weiter mit Hilfsapparaten ausgestattet, mit Muskeln, welche es bewegen, mit Augenlidern, welche die leicht verletzliche und namentlich an der Luft durch Trockenheit leidende Cornea beschützen. Die Augenlider sind Hautfalten, die sich von oben oder unten über den Augapfel herüberlegen; sie begrenzen den von Tränenflüssigkeit erfüllten „Conjunctivalsack“, der von der „Conjunctiva“, der Bindehaut des Auges, ausgekleidet wird. Die Conjunctiva kann ein drittes Augenlid liefern, die Nickhaut oder Membrana nictitans. Dieselbe entsteht als eine Conjunctivalfalte, bedeckt von dem oberen und unteren Augenlid, am inneren Augenwinkel und kann von hier aus nach außen und oben über den Bulbus ausgebreitet werden. Eine besondere Drüse am äußeren Augenwinkel, die Tränenrüse, liefert der Oberfläche des Auges die nötige Feuchtigkeit; eine zweite Drüse, die Hardersche Drüse, gehört dem inneren Augenwinkel an und ist in ihrem Vorkommen an die Anwesenheit der Nickhaut gebunden; beide Drüsen fehlen den *Anamnioten*.

Gehörorgan.

Mit dem Auge wetteifert an Leistungsfähigkeit und an Vollkommenheit des Baues das weiter rückwärts auf der Höhe der Medulla oblongata gelagerte Gehörorgan. Dasselbe bietet nur in seiner ersten Anlage Anknüpfungspunkte an die Hörorgane der wirbellosen Tiere, indem es als eine grubenförmige Einsenkung der Haut entsteht, welche sich meist zu einem vollkommen geschlossenen Bläschen abschnürt und nur bei *Selachiern* (Fig. 494 II) dauernd auf der Körperoberfläche durch einen engen Gang (den sonst blind geschlossenen Ductus endolymphaticus) ausmündet. Bei den *Cyclostomen* (Fig. 494 I) ist das Bläschen selbst einheitlich, mit einer einheitlichen Nervenendigung, der Macula acustica; von den *Fischen* aufwärts ist es durch eine Einschnürung, die bei den *Säugetieren* zu dem engen Ductus utriculo-saccularis ausgezogen wird (Fig. 79), in einen oberen und unteren Abschnitt abgeteilt, den Utriculus und den Sacculus, von denen ein jeder seinen Anteil an der M. acustica erhält (Fig. 494 II, U, S). Von dem Hörbläschen aus entwickeln sich Anhänge oder Aussackungen, welche den durch den Namen „Labyrinth“ gekennzeichneten verwinkelten Bau verursachen. Vom Utriculus gehen die drei Bogengänge aus, Kanäle, welche mit einem Ende am Utriculus beginnen, mit dem anderen Ende in ihn zurückleiten; an einem Ende sind sie zu einer

Ampulle angeschwollen, in welcher eine besondere Nervenendigung liegt (Crista acustica). Die drei Bogengänge sind senkrecht zueinander in den drei Richtungen des Raumes angeordnet und unzweifelhaft Sinnesapparate für das im Labyrinth lokalisierte Balancegefühl (vgl. S. 108); sie werden als äußerer horizontaler, vorderer vertikaler (annähernd sagittaler) und hinterer vertikaler (annähernd frontaler) unterschieden. Die beiden vertikalen zeigen die Besonderheit, daß sie am nicht-ampullaren Ende zusammenhängen, was dadurch verständlich wird, daß sie die einzigen Labyrinthanhänge sind, welche schon bei *Cyclostomen* vorkommen, daß sie bei *Myxine* (I) sogar einen einheitlichen (zwei Ampullen vereinigenden) Gang darstellen. Später als die Bogengänge tritt in der Wirbeltierreihe ein blindsackförmiger Anhang des Sacculus auf, die Schnecke oder Cochlea. Sie entwickelt sich erst innerhalb der Fischklasse als eine kleine Vorwölbung (I), in welche ein abgeschnürter Teil der Hörmakel des Sacculus hineingerät. Die Vorwölbung wird bei *Reptilien* und *Vögeln* zu der ansehnlichen „Lagena“, aber erst bei den *Säugetieren* beginnt sie sich spiralig einzurollen, was den Namen „Schnecke“ veranlaßt hat. Ein Teil der abgeschnürten Nervenmakel entwickelt sich zu der unter dem Namen Cortisches Organ bekannten Nervenendigung.

Fig. 494.

Fig. 495.

Fig. 494. Gehörbläschen. I von *Myxine*, II von *Chimaera monstrosa* (nach Retzius): a Ampullen der halbkreisförmigen Kanäle, 1 der vordere, 2 der hintere (bei *Myxine* noch einheitlich), 3 der äußere, c das noch einheitliche Gehörbläschen mit Ductus endo-

lymphaticus, de Ductus endolymphaticus, auf der Haut mündend, l Anlage der Lagena, S Sacculus, U Utriculus, su Sinus utriculi, schwarze der Hörnerv mit seinen Endigungen (n Macula neglecta).

Fig. 495. Querschnitt durch die Gehörregion eines Menschen, schematisiert (im Anschluß an Schwalbe), o Basis der Ohrmuschel, c Knorpel des äußeren Gehörgangs, ae äußerer Gehörgang, K Knochen (Schläfenbein). K' besonders harter Teil desselben im Umkreis des Hörbläschens (knöchernes Labyrinth), T Trommelfell, t Trommelfell der Fenestra rotunda, h Hammer, a Amboß mit Steigbügel in dem Cavum tympani eingelagert, u Utriculus mit einem Bogengang, s Sacculus, durch den Canalis reuniens mit der Schnecke verbunden, de Ductus endolymphaticus, te Tuba Eustachii, Na Nervus acusticus.

Das häutige Labyrinth ist ganz oder teilweise in die Seitenwand des Schädels, in die gewöhnlich zum Petrosium oder zu den Otica verknöcherte Gehörkapsel eingebettet. Bei *Säugetieren* und *Vögeln* ist seine Einbettung eine so vollkommene, daß seine Gestalt von den Hohlräumen im Knochen genau wiederholt wird (Fig. 495). Indessen werden

die Lumina des sogenannten knöchernen Labyrinths von dem häutigen nicht gänzlich ausgefüllt, da zwischen beiden Wandungen ein System von Lymphspalten erhalten bleibt. Besonders regelmäßig ordnen sich die lymphatischen Räume bei der Schnecke an, indem sie zwei nur an der Spitze der Schnecke zusammenhängende Kanäle bilden, die zu beiden Seiten der häutigen Schnecke (Ductus cochlearis) hinziehen und Scala tympani und Scala vestibuli heißen. Im knöchernen Labyrinth sind somit zweierlei Hohlräume und demgemäß auch zweierlei Flüssigkeiten vorhanden; das Innere des häutigen Labyrinths wird von der Endolympe gefüllt, die umgebenden Lymphspalten von der Perilymphe.

Zu dem Hörorgan im engeren Sinne, dem Hörbläschen oder Labyrinth, können sich Schall leitende Hilfsapparate gesellen, deren Hauptaufgabe es ist, Tonschwingungen dem Labyrinth zuzuleiten. Hilfsapparate sind bei den *Fischen* — deren Fähigkeiten zu hören lange Zeit bezweifelt, neuerdings aber festgestellt wurde — vermöge ihres Aufenthalts im Wasser überflüssig, da die Schallwellen aus dem Wasser leicht in die Gewebe des Körpers übertreten und daher unmittelbar zu den Endorganen der Hörnerven fortgeleitet werden können. Dagegen werden Hilfsapparate beim Übergang der Wirbeltiere zum Landleben nötig. Der große Dichtigkeitsunterschied zwischen der Luft und den Wirbeltiergeweben bringt es mit sich, daß die Schallwellen nur in ganz unbedeutendem Maße aus jener in diese fortgeleitet werden. Da somit die bei Wasserbewohnern vorhandene Schalleitung durch die Gewebe für die praktische Verwertung in Wegfall kommt, müssen besondere schalleitende Apparate geschaffen werden, sofern nicht das Gehörorgan funktionsunfähig werden soll; und so finden wir denn von den *Amphibien* an aufwärts einen Luftkanal, den Gehörgang, ferner ein Trommelfell, welches die Schallschwingungen auffängt, und mit demselben in Verbindung eine Reihe von Gehörknöchelchen, welche die Schwingungen auf das Labyrinth übertragen. Die betreffenden Einrichtungen sind nicht überall funktionsfähig (*Cetaceen*); sie können sogar ganz oder teilweise rückgebildet sein (*Urodelen*, *Schlangen*, *Blindschleichen*, *Amphisbänen*). Immer handelt es sich dann um Wasserbewohner oder auf dem Boden kriechende, meist extremitätenlose Tiere, bei denen vermöge der besonderen Lebensweise die ursprüngliche Schalleitung durch die Gewebe zur Geltung gekommen ist.

Um die schalleitenden Apparate morphologisch zu verstehen, müssen wir uns vergegenwärtigen, daß das Gehörorgan in der Gegend zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen lagert, in der Nachbarschaft eines oben schon kurz erwähnten Kanals, welcher von der Oberfläche des Körpers in den Rachen führt. Der Kanal heißt bei den *Fischen* das Spritzloch und ist das Rudiment einer Kiemenspalte; aus ihm entsteht bei *Amphibien* und *Amnioten* ein Luftraum, der auf der Körperoberfläche durch eine elastische Membran, das in den Annulus tympanicus eingespannte Trommelfell, geschlossen wird, während die Mündung in den Rachen bestehen bleibt (Fig. 495). Dicht unter dem Trommelfell erweitert sich der Luftraum zur Trommelhöhle (Cavum tympani); der in den Rachen mündende Teil ist häufig verengt und heißt Tuba Eustachii. Das häutige Labyrinth liegt in der Wand der Trommelhöhle und grenzt an das Lumen derselben an zwei Stellen unmittelbar an, indem die knöcherne Hörkapsel hier durch Öffnungen durchbrochen ist: die Fenestra ovalis und die den *Amphibien* noch fehlende Fenestra rotunda.

Die Fenestra ovalis wird durch das zentrale Ende der Hörknöchelchen, die F. rotunda durch die Membrana tympani secundaria geschlossen.

Wenn wir nun weiter bedenken, daß dicht vor dem Spritzloch der Kieferbogen, dicht hinter ihm der Zungenbeinbogen liegt, so wird es begreiflich, daß Teile derselben in die Trommelhöhle hinein verlagert werden und Hörknöchelchen liefern können. Bei *Amphibien*, *Reptilien* und *Vögeln* verbindet sich das Hyomandibulare oder die Columella an einem Ende mit einer die Fenestra ovalis ausfüllenden Platte (Steigbügelplatte, Operculum), mit dem anderen Ende ist sie in das Trommelfell eingepflanzt und überträgt die Schwingungen des letzteren auf das Labyrinth. Bei den *Säugetieren* wird die Übertragung noch vollkommener, indem zwischen Hyomandibulare (Stapes) und Trommelfell auch noch Teile des Kieferbogens, das Quadratum (Incus) und das Articulare (Malleus), eingeschoben werden und so eine federnde Knochenreihe herstellen (Fig. 495, 496).

Das Trommelfell liegt bei den meisten Wirbeltieren in einer Ebene mit der übrigen Haut oder nur schwach eingesenkt; bei den *Säugetieren* wird es besser geschützt, indem es in die Tiefe sinkt und an den Grund eines Blindkanals zu liegen kommt, des Meatus auditorius externus (Fig. 495 ae). Ebenso ist im wesentlichen auf die Klasse der *Säugetiere* die Ohrmuschel beschränkt, eine von Knorpeln gestützte Hautfalte, welche die Schallschwingungen auffängt.

Fig. 496. Gehörknöchelchen des Menschen. H Hammer, A Amboß, S Steigbügel (aus Wiedersheim).

Unterhalb der Wirbelsäule in der ventralen, die Leibeshöhle. dorsale an Umfang weit übertreffenden Sphäre des Körpers findet man fast sämtliche wichtigen vegetativen Organe des Wirbeltierkörpers in einem geräumigen Hohlraum vereinigt, in dem Cölon oder der Leibeshöhle. Dieselbe ist im Bereich von Kopf und Schwanz, bei *Amnioten* auch im Bereich des Halses rückgebildet; sie ist, wie die Entwicklungsgeschichte besonders klar beim niedersten Wirbeltiere, dem *Amphioxus*, lehrt, ein Abkömmling des Darms, ein echtes, von einem Epithel (Endothel) ausgekleidetes, zwischen Darmfaserblatt und Hautfaserblatt eingeschobenes Enterocöl (vergl. S. 97, 145). Da sie, wie bei anderen bilateralen Leibeshöhlentieren, durch paarige Ausstülpungen des Darms gebildet wird, muß sie durch eine den Darm einschließende Scheidewand anfänglich in eine linke und rechte Hälfte (linken und rechten Cölomsack) geschieden sein. Diese Scheidewand ist das Gekröse (Mesenterium) des Darms, welches mit seinem dorsalen Abschnitt in ganzer Länge von der Wirbelsäule entspringt, ventral vom Darm aber (als vorderes Mediastinum, Omentum minus und Ligamentum suspensorium hepatis der menschlichen Anatomie) nur bis zur Lebergegend reicht, weiter nach hinten aber fehlt, so daß dann linker und rechter Cölomsack unter dem Darm zusammenfließen. Auch die meisten übrigen Organe sind in der Leibeshöhle durch Aufhängebänder befestigt, so der Hoden durch das Mesorchium, das Ovar durch das Mesovar. Viele *Fische* und manche *Reptilien* besitzen eine Kommunikation der Leibeshöhle nach außen mittelst 1—2 hinter oder neben dem After angebrachter Öffnungen, der Pori abdominales.

Die Leibeshöhle der Wirbeltiere nennt man vielfach Pleuroperitonealhöhle, weil sie bei den *Säugetieren* durch eine muskulöse Scheidewand,

das Zwerchfell, in einen vorderen Abschnitt, die Brust- oder Pleuralhöhle, und einen hinteren Abschnitt, die Leibeshöhle im engeren Sinne, Bauch- oder Peritonealhöhle, gesondert ist. Die auskleidenden Membranen dieser Räume nennt man Brustfell oder Pleura, Bauchfell oder Peritoneum. Auch die Pericardialhöhle der Wirbeltiere ist ein Derivat der Leibeshöhle und das Pericard ein abgeschnürter Teil der Pleuroperitonealmembran; man findet daher bei manchen *Fischen* (*Stör*) dauernd eine Verbindung zwischen dem Herzbeutel und der allgemeinen Leibeshöhle.

Darm.

Unter den vegetativen Organen beansprucht der Darm für die systematische Charakteristik der Wirbeltiere das allergrößte Interesse, weil er bei ihnen nicht nur die Verdauung vermittelt, sondern auch bei der Bildung der Atmungsorgane (Kiemen und Lungen) beteiligt ist, während diese Teile bei den Wirbellosen, mit Ausnahme der *Tunicaten* und *Enteropneusten*, vornehmlich auf der Oberfläche der Haut entstehen. Der Darm beginnt in einiger Entfernung am vorderen Ende auf der ventralen Seite mit der Mundöffnung und endet ebenfalls ventral, aber ziemlich weit entfernt von dem hinteren Ende der Wirbelsäule, der Schwanzspitze, mit dem After. Seiner Abstammung nach ist er vorwiegend entodermal; die Haut beteiligt sich an seiner embryonalen Bildung nur durch ganz flache Einsenkungen vorn und hinten, die Mund- und Afterbucht; sie nimmt dabei die weiche, schlüpfrige Beschaffenheit der „Schleimhaut“ an, wie sie die entodermalen Teile des Darms charakterisiert. Der Anfangsabschnitt des Darms ist geräumig; es ist die ectodermale Mundhöhle und der entodermale Pharynx oder die Rachenhöhle, zwei Räume, die bei den meisten Wirbeltieren ohne Grenze ineinander übergehen, bei *Säugetieren* und *Crocodilen* aber durch den weichen Gaumen gegeneinander abgegrenzt werden. Nun folgt der enge Ösophagus, der sich an seinem unteren Ende zum Magen erweitert. Vom hinteren Magenende, dem Pylorus, beginnt der Dünndarm; den Abschluß bildet der Dickdarm, der zum drittenmal erweiterte Endabschnitt des Darms, der bei höheren Wirbeltieren durch den Besitz von 1—2 Blindsäcken und eines Klappenapparates gegen den Dünndarm abgegrenzt wird. Der Endabschnitt des Darms ist bei den meisten Wirbeltieren eine Kloake, weil er die Urogenitalwege aufnimmt. Von Anhangsdrüsen des Darms ist nur die Leber konstant, welche schon beim *Amphioxus*, allerdings nur als einfacher Blindsack, angelegt ist, von den *Cyclostomen* an aufwärts dagegen das bekannte, kompakte, braune, gewöhnlich mit einer Gallenblase versehene Organ bildet. Neben der Leber ist meist noch eine kleinere Drüse, das Pankreas, vorhanden: die Ausführungsgänge beider Drüsen, der Ductus choledochus, Gallengang, und der Ductus pancreaticus, münden in den Dünndarm kurz hinter dem Pylorusende des Magens. Außerdem kann noch die Mundhöhle mit Drüsen, den Speicheldrüsen, versehen sein, und andererseits der Enddarm mit Blindsäcken und Drüsen, die keine allgemeinere Verbreitung besitzen.

Ein hervorstechender Charakterzug der Wirbeltiere ist die Bezeichnung des Anfangsdarms. Bei den *Cyclostomen* findet man Hornzähne, stark verhornte Epithelwucherungen, welche auf Bindegewebspapillen sitzen, bei den übrigen *Wirbeltieren* zumeist echte Zähne, die aus Elfenbein und Schmelz bestehen und eine blutgefäßreiche Papille, die Zahnpulpa, umschließen. Sie finden sich an Stellen, wo Skelettstücke ihnen eine feste, das Kauen begünstigende Unterlage liefern, vornehmlich an Ober- und Unterkiefer, aber auch an anderen Knochen

des Pharynx und der Mundhöhle (Knochen der Schädelbasis und des Visceralskeletts); sie sind wahrscheinlich aus einer diffusen, an die Beschuppung der Haut erinnernden Bezaahnung hervorgegangen, da bei manchen *Haien* außer den Zahnreihen noch jetzt rudimentäre Zähnnchen in der Schleimhaut von Mund und Rachen weit verbreitet sind. Wo Zähne fehlen (*Vögel*, *Schildkröten*, *Bartenwale*), sind sie durch Rückbildung verloren gegangen.

Der die Atmungsorgane liefernde Teil des Darmtractus ist bei allen Wirbeltieren der Pharynx. Derselbe wird bei *Fischen* und *Amphibien* resp. Amphibienlarven zum Kiemendarm, indem seine linke und rechte Wand von Kiemenspalten durchbrochen wird; die Spalten liegen jedesmal zwischen zwei aufeinanderfolgenden Kiemenbögen (Fig. 515) und sind Kanäle, welche auf der Darmoberfläche mit der inneren, auf der Hautoberfläche mit der äußeren Kiemenöffnung münden, so daß man eine Sonde von außen durch die Kiemenspalten in den Pharynx und von da durch die Mundöffnung wieder nach außen führen kann. Zwischen beiden Öffnungen verlaufen in der vorderen und hinteren Wand der Kanäle zarte, mit sekundären Fältchen bedeckte, blutgefäßreiche Schleimhautfalten, die Kiemenblättchen. Man nennt dieselben innere Kiemen im Gegensatz zu den äußeren Kiemen, welche bei den Larven der *Amphibien* und mancher *Fische* (*Heterotis*, *Gymnarchus*, *Polypterus*, *Protopterus*, *Lepidosiren*) am oberen Rand der Kiemenspalten als baumartige Verästelungen der Körperoberfläche aufsitzen, im Prinzip aber nichts anderes sind, als enorm entwickelte, nach außen hervorgewucherte innere Kiemen (S. 29, Fig. 4, 5). Es ist eine für die Phylogenie der Wirbeltiere äußerst wichtige Erscheinung, daß auch bei *Reptilien*, *Vögeln* und *Säugetieren*, welche nie durch Kiemen atmen, die Kiemenspalten angelegt und später wieder rückgebildet werden (Fig. 3).

Aus dem Epithel der Kiemenspalten entwickeln sich zwei zum Teil auch jetzt noch rätselhafte Organe, die Thymus und die seitlichen Lappen der Schilddrüse oder Thyreoidea. Den mittleren, unpaaren, ebenfalls vom Rachenepithel abstammenden Teil der Thyreoidea hat man versucht, als den modifizierten Endostyl der *Tunicaten* (Hypobranchialrinne des *Amphioxus*) zu deuten und als einen weiteren Beweis für die Verwandtschaft von *Tunicaten* und *Wirbeltieren* zu verwerten (cfr. S. 311). Die Thyreoidea spielt unzweifelhaft, indem sie jodhaltige Verbindungen produziert, eine wichtige Rolle. Wenn man sie ausschneidet, treten schwere Störungen des Nervensystems ein.

Auch die Organe der Luftatmung, die Lungen, stehen bei den Wirbeltieren mit dem Darm in Verbindung, indem sie am Übergang von Pharynx und Ösophagus als zwei sackartige Ausstülpungen — von denen ab und zu eine rudimentär bleibt — gebildet werden; sie münden dauernd in den Pharynx, entweder unmittelbar oder durch Vermittelung eines von Knorpel gestützten Luftrohres, der Trachea, welche kurz vor dem Übergang in die Lungen sich meist in die zwei Bronchen gabelt (Fig. 535). An der Mündungsstelle in den Pharynx sind die Stützknorpel (Reste des Visceralskeletts, vergl. S. 490) besonders kräftig und bilden den häufig zur Stimmerzeugung dienenden Larynx oder Kehlkopf, der bei Säugetieren durch eine Klappe (Kehldeckel, Epiglottis) gegen den Pharynx abgeschlossen werden kann. Der Lunge

und der Trachea entsprechen bei den *Fischen* die als hydrostatischer Apparat funktionierende Schwimmblase und der Schwimmblasengang.

Die Schwimmblase der meisten *Fische* ist ein glattwandiger Sack, bei anderen Fischen erfährt der Sack eine Vergrößerung seiner Oberfläche, indem feinere und gröbere Falten in das Lumen vorspringen; dadurch kann die Schwimmblase sogar respiratorische Bedeutung gewinnen (*Lepidosteus*, *Amia*, *Dipneusten*). Eine geringfügige Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche findet sich auch bei der Lunge der *Amphibien* (Fig. 497, 1). Erst bei den *Reptilien* beginnt die periphere Fächerung sich auf Kosten des einheitlichen Luftraumes auszudehnen und nach innen vorzuwachsen. Je mehr dabei der Zentralraum durch derbere und feinere Scheidewände aufgeteilt und eingeengt wird, um so mehr nimmt derselbe den Charakter eines Kanals an, der den eintretenden Bronchus nach innen verlängert (*Crocodilier* und *Schildkröten*, Fig. 497, 2). So wird es verständlich, daß bei *Säugetieren* (3) keine Andeutung von einem einheitlichen Luftraum (mehr besteht, indem der Bronchus sich immer mehr verästelt

Fig. 497. Schematisierte Längsschnitte durch Lungen, 1 eines jungen Salamanders, 2 einer Schildkröte, 3 des Menschen. 4 Ein Bronchiolus (*b*) der menschlichen Lunge, stärker vergrößert, *g* Alveolargang, *a* Alveoli, *e* Endbläschen.

bis zu den feinen Bronchiolen, welche die mit Lungenbläschen (Alveolen) bedeckten Alveolargänge abgeben (4). Die hier gegebene vergleichend-anatomische Auffassung der Lunge verlangt insofern eine Berichtigung, als die Entwicklung lehrt, daß es sich nicht um Aufteilung eines Luftraumes durch einwuchernde Scheidewände, sondern um einen nach Art einer Drüse durch seitliche Ausstülpungen wachsenden Luftkanal (Hauptbronchus) handelt. Bleiben die Ausstülpungen rudimentär und weitet sich der Hauptbronchus aus, so entsteht eine Amphibienlunge (1); bleibt der Hauptbronchus ein Kanal und entwickeln sich immer neue Ausstülpungen zweiter und dritter Ordnung, so entstehen die komplizierten Lungenformen (2, 3).

Blutgefäß-
system.

Der Blutgefäßapparat der Wirbeltiere läßt sich unschwer aus den bei *Anneliden* bestehenden Verhältnissen erklären und ist wie bei diesen ein vollkommen in sich geschlossenes Röhrensystem. Bei den *Anneliden* (Fig. 242, 243) strömt das Blut in einem großen longitudinalen Blutgefäß über dem Darm von hinten nach vorn, in einem zweiten in entgegengesetzter Richtung unter dem Darm von vorn nach hinten; beide hängen in jedem Segment untereinander durch Gefäßschlingen zusammen, welche von links und rechts den Darm umgreifen. Im wesent-

lichen die gleichen Verhältnisse herrschen noch bei Larven von *Amphioxus*; sie sind auch beim erwachsenen Tiere nur wenig verändert (durch Entwicklung des Pfortaderkreislaufes und des paarigen Venensystems). Doch verläuft der Blutstrom im Gegensatz zu den *Anneliden* im ventralen Gefäß von hinten nach vorn, im dorsalen von vorn nach hinten. Für alle *cranioten Wirbeltiere* ist charakteristisch, daß sich im ventralen Blutstamm das *Herz* entwickelt hat, und zwar bei den *Fischen* (Fig. 64, 518) dicht hinter der Kiemenregion, wie bei *Tunicaten*, eine Lage, die sich wohl daraus erklärt, daß hier größere Widerstände zu überwinden sind, weil das vom Körper kommende Blut durch den Kiemenkreislauf hindurchgepreßt werden muß. Das Herz führt somit venöses Blut, wie der ganze ventrale Blutgefäßstamm. Da die vorderen Gefäßschlingen sich an der Kiemenregion des Darmes verbreiten, muß der aus ihnen sich sammelnde dorsale Längsstamm sauerstoffreiches Blut führen, welches mittelst der Carotiden den Kopf, auf dem Wege der hinteren Blutgefäßschlingen den übrigen Körper versorgt, hierbei venös wird und in den ventralen Längsstamm und das Herz zurückfließt.

Das hier kurz skizzierte Schema des Blutkreislaufs der *Fische* bedarf der näheren Durchführung. Das *Herz*, ein muskelstarkes, in einen besonderen Herzbeutel eingeschlossenes Organ, besteht aus zwei durch Klappen getrennten Teilen (Fig. 517): *Vorkammer* und *Kammer*. Der von der Kammer ausgehende Hauptstamm ist der Arterienstamm und entspricht der *Aorta ascendens* nebst *A. pulmonalis* des Menschen; die von ihm an den Kiemendarm tretenden Gefäße sind die Arterienbögen, welche nur bei jungen Fischen (Fig. 518) direkt zum dorsalen Blutgefäß emporsteigen, später den aus Kiemenarterien, Kiemenkapillaren und Kiemenvenen (Fig. 64) bestehenden Kiemenkreislauf bilden. Der dorsale Blutgefäßstamm ist die *Aorta descendens*, der zum Herzen rückleitende ventrale Stamm die nur den *Acraniern* und Embryonen von Wirbeltieren zukommende Vena subintestinalis, aus der vornehmlich die Vena portarum und die Cava inferior hervorgehen. Zu ihr kommt schon beim *Amphioxus* noch ein paariges Venensystem, welches aus den *Ductus Cuvieri* (*Cavae superiores*), *Venae cardinales* und *inguinales* besteht.

Der Blutkreislauf der Fische erfährt bei den höheren Wirbeltieren eine vollkommene Umgestaltung durch das Aufhören der Kiemenatmung und das Auftreten der Lungenatmung. Es schwinden die Kiemen und die Kiemenkapillaren; der gesamte Kiemenkreislauf wird auf die vom Arterienstamm zur Aorta descendens direkt übertretenden Arterienbögen reduziert. Vor allem aber gerät das Gefäßsystem der Lunge, welches bei den Fischen als Gefäßsystem der Schwimmblase ein Teil des Körperkreislaufs war, zu letzterem in einen funktionellen Gegensatz, der auch zu einer morphologischen Sonderung führt, zur Sonderung besonderer Lungenarterien und Lungenvenen. Dabei werden die ursprünglich angelegten Arterienbögen zum Teil rückgebildet, zum Teil auf den Lungen- und Körperkreislauf verteilt (Fig. 498). Von den sechs sich gewöhnlich im Embryo anlegenden Bögen gehen bei lungenatmenden Wirbeltieren der erste, zweite und zumeist auch der fünfte zugrunde. Der schon bei *Lurchfischen* (1) die Schwimmblase versorgende letzte Bogen (4) wird zur Lungenarterie (*Arteria pulmonalis*); der Rest der Bögen (1 u. 2) liefert die Arterien des Körperkreislaufs, Aorta descendens (2) und die den Kopf versorgenden Carotiden (1). Da in gleicher Weise

besondere Lungenvenen unabhängig von den Körpervenen zum Herzen zurückführen, kommt es auch im Herzen zu einer Sonderung, zur Bildung einer Scheidewand, welche das Herz der Länge nach in eine linke und rechte Hälfte trennt. Die rechte Hälfte bewahrt den venösen Charakter des Fischherzens, indem die rechte Vorkammer die Körpervenvenen aufnimmt, die rechte Kammer die Pulmonalarterie abgibt. Die linke, von den Lungenvenen versorgte Hälfte wird dagegen arteriell, da die Lungenvenen dem linken Vorhof nur arterielles Blut zuführen, welches von da in die linke Kammer tritt und durch die aufsteigende Aorta das Herz wieder verläßt. Eine vollkommene Scheidung von Körper- und Lungenkreislauf und dementsprechend eine vollkommene Trennung des Herzens in eine linke und rechte Hälfte ist nur bei den *Säugetieren* und *Vögeln* erreicht. *Reptilien* und *Amphibien* erläutern uns, wie die Umwandlung des Gefäßsystems sich bei den Wirbeltieren vollzogen hat. Dabei ergibt sich, daß die Trennung im Venensystem beginnt und auf die Vorhöfe übergreift. Erst innerhalb der Klasse der *Reptilien* entsteht eine Scheidewand in der Herzkammer. Im Arteriensystem können sich Mängel erhalten, sei es durch Verbindungen der Pulmonalis mit der Aorta: Ductus Botalli (II d. B.), sei es dadurch, daß ein Aortenbogen gemeinsam mit der Pulmonalis aus dem rechten Herzen kommt (III *ao¹*).

Fig. 498. Schematische Darstellung der Umbildung der Anlagen der Arterienbögen in den wichtigsten Wirbeltierklassen. Hell: die Anlagen, welche zugrunde gehen. Schwarz: die Arterien mit venösem Blut. Schraffiert: die Gefäße mit arteriellem Blut. I *Dipneusten*, II *Urodelen* mit Lungenatmung, III *Reptilien*, IV *Vögel*. (Bei *Säugetieren* würde nicht der rechte, sondern der linke Aortenbogen erhalten bleiben.) *ast* Arterienstiel, *ao¹* venöse Aorta der *Reptilien*, *ao²* arterielle Aorta; *a*, *b* die fast allgemein schwindenden Bögen. 1—4 die übrigen Bögen: 1 Carotidenbogen, 2 Aortenbogen, 4 Pulmonalisbogen. *db* dessen Verbindung zur Aorta descendens, Ductus Botalli, *k* Kiemen-capillaren, *ad* Aorta descendens.

Bei lungenatmenden Wirbeltieren strömt dem Gesagten zufolge das venöse Körpervenblut durch die obere und untere Hohlvene in die rechte Vorkammer, durch die rechte Herzkammer und die Pulmonalarterien in die Lungen; hier arteriell geworden, gelangt das Blut durch die Pulmonalvenen in die linke Vorkammer und weiter in die linke Kammer, von welcher aus es durch die Aorta zurück in den Körperkreislauf geführt wird. (Bezüglich der Einzelheiten vgl. Fig. 499.) — Außer Blutgefäßen finden sich bei den Wirbeltieren noch die Lymphgefäße vor als eine Ergänzung des Venensystems. Der in den Spalten des Bindegewebes sich sammelnde Überschuß von Gewebssaft wird von ihnen aufgenommen und

durch den Ductus thoracicus in die großen Venenstämme eingeleitet. Meist genügt die Herz Tätigkeit, um auch hier eine genügende Bewegung zu unterhalten, doch können daneben besondere Lymphherzen (*Amphibien*) vorkommen. Unter den Lymphgefäßen spielen diejenigen, welche sich am Darm verbreiten, eine hervorragende Rolle, indem sie zur Resorption der verdauten Nahrung dienen; sie heißen Chylusgefäße, weil ihr Inhalt, der Chylus, sich zur Zeit der Verdauung von der gewöhnlichen Lymphe durch intensive weiße Färbung unterscheidet, welche durch frei suspendierte Fetttropfenchen veranlaßt wird. Über die Beschaffenheit der gewöhnlichen Lymphe und des Blutes wurde schon im allgemeinen Teil das Wichtigste gesagt (S. 78, Fig. 44, 45). An besonderen Stellen sind in den Verlauf der Lymphgefäße Lymphdrüsen eingeschaltet, kleine Knötchen, in denen die Lymphkörperchen gebildet werden. Ihnen schließt sich in ihrem Bau die wegen ihres Blutgefäßreichtums intensiv rot gefärbte Milz am nächsten an.

Fig. 499. Schema des Blutkreislaufs eines Säugetiers. Herz: *ra*, *la* rechte und linke Vorkammer, *rv*, *lv* rechter und linker Ventrikel; *L* Capillarsystem der Lunge; *K* Capillarsystem des Kopfes, *E*¹, *E*² der vorderen und hinteren Extremität, *D* des Darms, *P* der Leber (Pfortaderkreislauf). Arterien: *ap* Pulmonalis (durch besonders dunkle Schraffierung bezeichnet), *a* Aorta ascendens, *ad* Aorta descendens, *c* Carotiden, *s* Subclavien, *cm* Eingeweidearterien (Coeliacica, Mesenterica), *n* Nierenarterien, *i* Iliacae, *s* Sacralis (Aorta caudalis). Venen: *vp* Lungenvenen, *cs*, *ci* Cava superior (bei den meisten Wirbeltieren in Zweifzahl vorhanden) und inferior, *i* Jugularis, *s* Subclavia, *vh* Lebervene, *p* Pfortader, *n* Nierenvenen, *i* Iliacae, *s* Sacralis.

Die Anatomie der Wirbeltiere haben wir mit den Geschlechtsorganen und den Exkretionsorganen zu beschließen, welche beide meist so innig verbunden sind, daß man sie als Urogenitalsystem zu gemeinsamer Besprechung zusammenfaßt.

Die Geschlechtsprodukte der Wirbeltiere bilden sich beim Embryo aus einem bestimmten Bezirk des Peritonealepithels, dem Keimepithel, welches links und rechts von der Wirbelsäule gelegen ist. Frühzeitig wird diese primitive Lagerung von den Urzellen des Geschlechtsapparates verlassen, indem sie in das darunter gelegene Bindegewebe hineinwachsen (Fig. 32, S. 69). Hier erzeugen sie bei männlichen Tieren drüsige Röhren; beim Weibchen bilden sie zunächst ebenfalls Stränge, die aber nach der Zahl der aus ihnen hervorgehenden Eier in rundliche Follikel zerfallen. Im ersteren Falle entsteht ein kompakter Körper von meist ovaler Gestalt (Fig. 500 B), der Hoden;

Urogenital-
system.

im letzteren Fall gewöhnlich eine lockere, traubige Geschlechtsdrüse, das Ovar (Fig. 500 A).

Die Entleerung der Geschlechtszellen erfolgt bei vielen *Fischen* durch die Leibeshöhle und deren Pori abdominales, wobei in der Regel ein Abschnitt der Leibeshöhle sich zu einem besonderen, die Geschlechtsdrüsen enthaltenden Sack abschnürt, der zugleich als Samen- resp. Eileiter nach außen führt. Bei den meisten Wirbeltieren aber werden Teile der Nieren benutzt; es kommt zur Bildung eines Urogenitalsystems, welches an das Urogenitalsystem bei *Anneliden* erinnert und wie dieses seine Entstehung dem Umstand verdankt, daß Geschlechtsorgane und Nieren aus dem Epithel der Leibeshöhle entstehen.

Wie besonders die niederen Wirbeltiere, *Selachier* und *Amphibien* deutlich erkennen lassen, ist die erste Anlage des Nierensystems durch segmental angeordnete Kanäle gegeben, welche durch einen Wimpertrichter, das Nephrostom, mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen (Fig. 69). Bei vielen Arten können die Nephrostome dauernd erhalten bleiben, bei anderen werden sie rückgebildet; bei den höheren Wirbeltieren werden sie überhaupt nicht mehr angelegt, was alles damit in Zusammenhang gebracht werden muß, daß die Leibeshöhle bei den

Wirbeltieren ihre Bedeutung für die Exkretion eingebüßt hat und durch das Blutgefäßsystem abgelöst worden ist. Dieses ist in charakteristischer Weise mit den Nierenkanälchen in engere Verbindung getreten und zwar zumeist durch Bildung der Glomeruli, d. s. Blutgefäßknäuel, welche, die Wand des Harnkanälchens vor sich einstülpend die Malpighischen Körperchen erzeugen. Seltenere findet man eine reiche Blutgefäßentwicklung im Bereich der Leibeshöhle und in nächster Nachbarschaft der Nephrostome, sei es in Form mehrerer getrennter oder zu einem einzigen großen „Glomus“ vereinter Gefäßknäuel, welche mit den Nephrostomen in einen besonderen abgekapselten Teil der Leibeshöhle (Vornierenkammer) eingeschlossen sein können.

Fig. 500. Urogenitalsystem von *Triton* (aus Gegenbaur). A Weibchen, B Männchen, ov Ovar, t Hoden, r Niere, vo Verbindungsgänge zwischen Hoden und Niere, m Müllerscher Gang, beim Weibchen Oviduct od, sug Urnierengang (beim Männchen zugleich Samengang), up Mündung des Urogenitalsystems.

Das Nierensystem der Wirbeltiere unterscheidet sich ferner — wenn wir zunächst vom *Amphioxus* absehen — von dem der *Anneliden* noch durch eine Anzahl weiterer Merkmale, 1) daß die Harnkanälchen nicht einzeln, sondern durch einen linken und rechten gemeinsamen Hauptkanal nach außen münden, 2) daß die segmentale Anordnung sich mehr oder minder verwischt, besonders dadurch, daß

es durch Ausbildung weiterer Harnkanälchen (sekundärer, tertiärer etc.) zur Entwicklung eines kompakten Drüsenkörpers kommt. Die genauere Erläuterung dieser Verhältnisse setzt die Kenntnis der verschiedenen Nierenformen voraus, deren Unterscheidung wir der vergleichenden Entwicklungsgeschichte verdanken. Man unterscheidet drei verschiedene Nieren: 1) Vor- oder Kopfniere, *Pronephros*, 2) Urnieren oder Wolffscher Körper, *Mesonephros*, 3) bleibende Niere oder *Metanephros*, Organe, deren griechische Bezeichnungen mit Rücksicht auf ihre Aufreihung längs der Wirbelsäule, links und rechts von ihr, gewählt wurden.

1. Der *Pronephros* ist bei allen Wirbeltieren (vielleicht mit Ausnahme des *Amphioxus* und der hyperotreten *Cyclostomen*) verkümmert, funktioniert selbst im Larvenleben nur selten (*Amphibien*) und ist auf die vorderen Segmente beschränkt; ob er sich einmal weiter nach hinten erstreckte, wie von manchen Seiten angenommen wird, ist mindestens zweifelhaft. Seine Gefäßknäuel gehören der Leibeshöhle an; seine kurzen weitmündigen Harnkanälchen verschmelzen untereinander zur Bildung des *Vornierengangs*, welcher aus seiner Ursprungsgegend nach rückwärts wuchert, bis er in der Kloake zur Ausmündung gelangt. Bei *Selachiern* spaltet sich vom Vornierengang der sogenannte *Müllersche Gang* ab, welcher die Verbindung mit der Vorniere beibehält. Auch bei den übrigen Wirbeltieren entwickelt sich der Müllersche Gang im Zusammenhang mit der Vorniere als ein von vorn nach hinten wuchernder Kanal, welcher vorn mit einem mächtigen Wimpertrichter, dem *Ostium abdominale tubae*, in die Leibeshöhle, hinten in die Kloake mündet. Der Müllersche Gang gehört somit zum Vornierensystem; er entwickelt sich im weiblichen Geschlecht zum *Oviduct* und *Uterus* weiter, geht im männlichen Geschlecht dagegen zugrunde. Ob die Vorniere eine Niere eigener Art ist oder nur der vorderste Abschnitt eines einheitlichen, sonst noch von *Meso-* und *Metanephros* gebildeten Nierensystems, ist in höchstem Maße strittig; letzteres gilt wohl bei den meisten Zoologen für das Wahrscheinlichere.

2. Der *Mesonephros* ist ein bei allen Wirbeltieren vorkommendes ansehnliches Organ, welches bei *Amnioten* freilich nur während des Embryonallebens funktioniert, später funktionell durch den *Metanephros* ersetzt wird und bis auf bestimmte, in den männlichen Geschlechtsapparat einbezogene Reste rückgebildet wird. Seine Harnkanälchen besitzen *Malpighische Körperchen* und verbinden sich sekundär mit dem Vornierengang, welcher deshalb auch *Urnierengang* genannt wird. Das Organ hat einen kompakten Charakter, weil zu den primären Harnkanälchen weitere Harnkanälchen kommen, um so zahlreichere, je weiter kaudalwärts der betreffende Abschnitt der Niere gelegen ist. Die später entstandenen Harnkanälchen münden nicht für sich getrennt in den Urnierengang, sondern in das primäre Harnkanälchen, dessen Endabschnitt somit zu einem *Sammelkanal* wird. Bei *Gymnophionen* kommt eine Modifikation dieses Verhaltens vor, indem die nacherzeugten Harnkanälchen eine *Kommunikation* nach außen dadurch gewinnen, daß vom Urnierengang *Ausstülpungen* gebildet werden, welche sich verästeln. Die Verästelungen treten mit den Harnkanälchen in Verbindung und funktionieren als *Sammelröhren*. Diese neue Art, die Harnkanälchen mit ausleitenden Wegen zu versehen, findet sich hauptsächlich im hintersten Abschnitt der Niere, einem Abschnitt, von dem man jetzt wohl mit Sicherheit annehmen kann, daß

er nicht mehr dem Mesonephros zuzurechnen ist, sondern schon als Metanephros gedeutet werden muß.

3. Der Metanephros zeigt in der typischen Form, in welcher er bei den *Amnioten* auftritt, den eigentümlichen Charakter, daß er durch Zusammenwachsen von zwei Anlagen entsteht. In ähnlicher Weise wie wir es eben für *Gymnophionen* kennen gelernt haben, entwickelt sich vom Urnierengang aus durch Ausstülpung ein Kanal, welcher cranialwärts wächst und sich reichlich an seinem blinden Ende verästelt. Der Kanal ist der Ureter, die von ihm entstandenen Kanälchen die sogenannten Tubuli recti der Niere. Der zweite Teil des Metanephros besteht aus Harnkanälchen, welche sich aus dem „metanephrogenen Gewebe“ entwickeln, keine Nephrostome besitzen, sondern an einem Ende mit den Malpighischen Körperchen abschließen. Am anderen Ende verbinden sie sich mit den Tubuli recti; sie entsprechen den Tubuli contorti der menschlichen Anatomie.

Der Metanephros der *Amnioten* zeigt nun weiter die Besonderheit, daß er verhältnismäßig spät auftritt. Während des Embryonallebens funktioniert der Mesonephros. Dieser bildet sich in demselben Maß zurück, als seine Funktion vom Metanephros übernommen wird; nur zum Teil bleibt er, und zwar im männlichen Geschlecht, erhalten; erhalten bleiben einige wenige Harnröhrchen, welche mit dem Hoden in Verbindung treten und zur Ableitung des Samens dienen, die Epididymis bildend, weiterhin der Urnierengang (Wolffsche Gang), welcher zum Samenleiter, Vas deferens, wird, schließlich noch ein rudimentäres Organ, die Paradidymis, ein Rest der Harnkanälchen, welche keinen Anschluß an den Hoden erreicht haben. Im weiblichen Geschlecht geht das gesamte System des Mesonephros zugrunde mit Hinterlassung von rudimentären Organen, dem der Epididymis und Paradidymis entsprechenden Epoophoron und Paroophoron, ab und zu auch Resten des Urnierenganges (Gärtnerscher Kanal).

Eine Erklärung der geschilderten merkwürdigen Erscheinungen kann nur auf vergleichend-anatomischem Wege gewonnen werden. Wir kommen dabei zum Resultat, daß Meso- und Metanephros nur Teile einer einheitlichen Niere (Holonephros) sind. Die Sonderung des Holonephros in seine zwei Komponenten ist eine Folge der Verbindung des vorderen Abschnitts des Mesonephros mit dem männlichen Geschlechtsapparat. Solange diese Verbindung fehlt, finden wir eine einheitliche Niere, die sich der ganzen Länge der Wirbelsäule entlang zieht (*Teleostier*). Dagegen wird bei *Amphibien* und *Selachiern*, bei denen die Vereinigung von Hoden und Niere zustande kommt, die Sonderung angebahnt. Die Niere dieser Tiere ist in ihrem hinteren Abschnitt, welcher als Homologon des Metanephros der *Amnioten* angesehen werden muß, rein exkretorischer Natur. Die Verbindung mit dem Hoden ist auf den vorderen Abschnitt, den mesonephralen Teil der Niere beschränkt. Beide Teile, Meso- und Metanephros, bilden bei *Fröschen* und *Kröten* noch einen einheitlichen Körper; bei *Urodelen* unterscheiden sie sich in ihrem Aussehen, insofern der mesonephrale Teil unter mehr oder minder ausgesprochener Rückbildung der exkretorischen Kanälchen zu einem dünnen Strang umgewandelt ist (Fig. 500). Auch besteht die Tendenz, die Sammelkanälchen des hinteren, rein exkretorischen Abschnitts vom Urnierengang abzulösen, so daß sie getrennt in die Kloake münden. Bei *Selachiern* ist diese Sonderung meso- und metanephraler Abschnitte der Niere noch weiter gediehen,

sie sind nicht nur durch ihr Aussehen voneinander unterschieden, sondern auch anatomisch abgegrenzt. Der vordere Abschnitt (die Leydig'sche Drüse = Mesonephros) hat ihren eigenen Ausführgang (Leydig'scher Gang = Urnierengang), desgleichen der hintere Abschnitt (Metanephros und Ureter).

Der hier gegebenen Darstellung zufolge würde bei *Anamnioten* durch die Verbindung der Niere mit dem männlichen Geschlechtsapparat eine anatomische Sonderung der Niere in Meso- und Metanephros angebahnt werden, welche bei *Amnioten* sich gesteigert und zu einem zeitlich verschiedenen Auftreten derselben geführt haben würde. Die ältere, der hier gegebenen Darstellung widersprechende Auffassung, daß der Mesonephros der *Amnioten* der gesamten Niere der *Anamnioten* entspricht, der Metanephros dagegen eine bei den *Amnioten* auftretende Neubildung sei, ist unnatürlich, um so mehr, als ihr zufolge zwischen *Amphibien* und *Reptilien* ein gewaltiger Unterschied im Bau des Nierensystems angenommen werden müßte, welcher mit der infolge von Überschätzung entwicklungsgeschichtlicher Merkmale längere Zeit nicht genügend gewürdigten nahen anatomischen Verwandtschaft beider Gruppen in Widerspruch steht.

In der Nachbarschaft der Nieren, meist sogar in Kontakt mit ihnen, findet sich ein rätselhaftes Organ, die Nebenniere; sie besteht aus einer vom Peritonealepithel stammenden Rindenschicht und einer entwicklungsgeschichtlich mit dem Sympathicus zusammenhängenden Marksubstanz. Bei *Selachiern* ist letzterer Teil, das „Suprarenalorgan“, räumlich von ersterem getrennt.

Die besprochenen Ausführwege des Urogenitalsystems — gleichgültig, ob sie Harnwege, oder Vasa deferentia, oder Oviducte, oder Harn- und Geschlechtswege zugleich sind — öffnen sich bei den meisten *Fischen* hinter dem Darm auf einer Papilla urogenitalis. Bei den *Selachiern*, *Amphibien*, *Vögeln* und den meisten *Reptilien* münden sie von rückwärts in den entodermalen Abschnitt des Enddarms, welcher dadurch zur „Kloake“ wird. Bei den *Schildkröten* und *Säugetieren* werden die Mündungen der Urogenitalkanäle auf die Harnblase übertragen, eine Ausstülpung der ventralen Darmwand, welche bei den *Amphibien* zum erstenmal auftritt. Harn- und Geschlechtswege münden dann entweder beide in den Sinus urogenitalis, den in die Kloake überleitenden untersten Abschnitt der Harnblase (*Schildkröten*, *Monotremen*); oder es gilt dies nur von den Geschlechtswegen, während die Harnwege sich am Grund der Harnblase öffnen. Der Sinus urogenitalis bleibt bei *Schildkröten* und den niedersten *Säugetieren*, den *Monotremen*, dauernd zur Bildung einer „Kloake“ mit dem Enddarm vereinigt. Bei den übrigen *Säugetieren* ist dagegen eine Kloake nur im Embryonalleben vorhanden; später wird sie durch eine Scheidewand im entodermalen Enddarm und durch die Ausbildung des Damms in zwei Kanäle zerlegt, einen hinteren, den Darm, einen vorderen, den Sinus urogenitalis. Bei den Wirbeltieren läßt sich somit Schritt für Schritt verfolgen, wie die ursprünglich hinter dem Darm befindliche Mündung des Urogenitalsystems vor denselben zu liegen kommt.

Die Wirbeltiere pflanzen sich weder ungeschlechtlich noch parthenogenetisch fort, sondern ausschließlich durch Eier, welche der Befruchtung bedürfen. Die Befruchtung ist bei den meisten niederen Wirbeltieren eine äußere und erfolgt während der Eiablage; bei allen höheren Wirbel-

Fort-
pflanzung.

tieren ist sie eine innere, indem das Männchen zum Zweck der Samenübertragung die eigene Genitalöffnung gegen die Genitalöffnung des Weibchens preßt oder in letztere ein besonderes Begattungsorgan, den Penis, einführt. Die im Innern der weiblichen Geschlechtswege befruchteten Eier können dann einen Teil ihrer Entwicklung oder die gesamte Entwicklung in den weiblichen Geschlechtswegen durchmachen, indem besondere Abschnitte derselben (Uterus) zur Aufnahme der Eier eingerichtet sind. Wir unterscheiden demnach vivipare und ovipare Wirbeltiere und zwischen diesen Extremen vermittelnd die ovo-viviparen Formen (vergl. S. 149). Die meisten *Haifische* sind lebendig gebärend, ziemlich viele unter ihnen ovo-vivipar; umgekehrt sind die *Knochenfische* ovipar, doch gibt es unter ihnen einige vivipare Ausnahmen. Ebenso mischen sich bei *Amphibien* und *Reptilien* vivipare Formen (*Salamander*, *Blindschleichen* etc.) unter die ovipare oder ovovivipare Mehrzahl. Am meisten Gleichförmigkeit herrscht bei *Vögeln* und *Säugetieren*. Während jene ausnahmslos ovo-vivipar sind, sind diese lebendig gebärend; unter den Säugetieren machen jedoch die *Monotremen*, *Echidna* und *Ornithorhynchus*, welche beide Eier mit begonnener Entwicklung legen und somit ovo-vivipar sind, eine Ausnahme.

Im Lauf der Embryonalentwicklung können bei den Wirbeltieren dreierlei Embryonalanhänge auftreten: 1. der Dottersack, 2. das Amnion, 3. die Allantois.

Dottersack,
Amnion,
Allantois.

Der Dottersack fehlt vollkommen nur bei dem *Amphioxus*, dessen kleine Eier sehr dotterarm sind; er ist schwach angedeutet bei denjenigen Wirbeltieren, deren Eier zwar dotterreich sind, aber doch nicht so dotterreich, daß nicht eine totale, inäquale Furchung möglich wäre (*Amphibien*, *Ganoiden*, *Dipneusten*); sonst ist er überall vorhanden, und zwar am stärksten entwickelt bei allen Wirbeltieren mit discoidaler Furchung, den *Fischen* (Fig. 501), *Reptilien* und *Vögeln*. Sein Vorkommen ist bedingt durch die Anhäufung von Nährmaterial im Darm des Embryo, dessen ventrale Wand dadurch bruchsackartig vorgetrieben wird. Seine Anwesenheit bei *Säugetieren*, trotzdem dieselben dotterarme kleine Eier haben, ist ein Zeichen, daß sie von Urformen mit dotterreichen Eiern stammen, wie es die *Monotremen* jetzt noch sind. Der Embryo liegt entweder direkt auf dem dotterhaltigen Bruchsack auf oder hängt mit ihm durch einen Verbindungsstiel zusammen.

Während der Dottersack weit verbreitet ist, finden sich Amnion und Allantois nur bei *Reptilien*, *Vögeln* und *Säugetieren*, welche *Amnioten* oder *Allantoidica* heißen im Gegensatz zu den *Fischen* und *Amphibien*, welche beide Embryonalanhänge noch nicht besitzen und daher als *Anamnioten* oder *Anallantoidica* systematisch zusammengefaßt werden. Das Amnion (Fig. 502) oder die Schafhaut ist ein Sack, welcher den Embryo ganz umhüllt und nur am Nabel, d. h. an der Stelle, wo der Dottersack durch die Bauchdecken hervorgestülpt ist, mit dem Embryo zusammenhängt. Im Sack befindet sich eine eiweißhaltige Flüssigkeit, das Fruchtwasser. Genetisch ist das Amnion ein Teil der Bauchhaut; es entwickelt sich ventral als eine zirkuläre Falte links und rechts, vorn und hinten vom Embryo, wächst um denselben nach dem Rücken empor, bis die einander entgegenwachsenden Faltenränder dorsal zum Verschuß kommen. Die Allantois endlich ist eine Verlängerung der Harnblase; diese tritt am Nabel aus der Leibeshöhle heraus und schiebt sich zwischen Dottersack und Amnion ein.

In den in die Embryonalanhänge eingewucherten Abschnitt hinein kann sich das mit Harn erfüllte Lumen der Blase verlängern oder nicht; im letzteren Fall ist die Allantois nur die Fortsetzung des Bindegewebes und der Blutgefäße der Harnblase. Die Blutgefäße sind für die Funktion der Allantois die wichtigsten Teile, sie führen dem Embryo Sauerstoff zu, bei den meisten *Säugetieren* außerdem noch Nährmaterial, welches der Placenta entstammt. — Dottersack, Amnion und Allantois werden nach außen noch durch eine gemeinsame Hülle zusammengehalten, die Serosa.

Fig. 501.

Fig. 502.

Fig. 501. Embryo eines *Haies*. *k* äußere Kiemenfäden oberhalb der Brustflossen, *d* der zur Hälfte dargestellte Dottersack (aus Boas).

Fig. 502. Eihülle des *Hühnchens* (schematisiert nach Duval). *am* Amnion, *al* Allantois, *d* Darm, *do* Dottersack, *c* extraembryonales Cölon, *k* Kiemenspalten, *au* Auge, *m* Mittelhirn, *1, 2* hintere und vordere Extremität.

Systematik. Schon von Aristoteles und seinen Nachfolgern wurden 4 Hauptgruppen der Wirbeltiere unterschieden, welche von Linné und sogar noch von Cuvier beibehalten wurden: *Säugetiere* oder *Mammalia*, *Vögel* oder *Aves*, *Reptilien* oder *Amphibien*, und *Fische* oder *Pisces*. Erst Blainville (1818) trennte die dritte Klasse in zwei Klassen, indem er für die eine den Namen *Amphibien*, für die andere den Namen *Reptilien* beibehielt. M. Edwards zeigte weiter, daß diese lange Zeit nicht genügend unterschiedenen Formen auch entwicklungsgeschichtlich von einander abweichen, indem die *Amphibien* zu den niederen Wirbeltieren, den *Anamnioten*, gehören, die *Reptilien* dagegen zu den höheren, den *Amnioten*. Ferner wurde die Begrenzung der Fischklasse im Laufe des vorigen Jahrhunderts, und zwar hauptsächlich in der zweiten Hälfte desselben, einer Revision unterworfen. Haeckel schlug vor, von den echten Fischen die so sehr viel niedriger organisierten Formen, den *Amphioxus* und die *Cyclostomen*, als zwei besondere Klassen abzuzweigen.

I. Unterstamm.

Anamnioten.

Wirbeltiere, welche dauernd oder vorübergehend durch Kiemen atmen, deren Embryonen weder ein Amnion noch eine Allantois haben.

I. Klasse.

Leptocardier, Acranier.

Aus der Klasse der Acranier kannte man bis in die Neuzeit nur die einzige Gattung *Branchiostoma* (*Amphioxus*), deren bekanntester Vertreter *B. lanceolatum* (Fig. 503) schon im vorigen Jahrhundert vom Reisenden Pallas entdeckt und für eine Schnecke (*Limax lanceolatus*) gehalten wurde. Erst die klassischen Untersuchungen von J. Müller bewiesen die Wirbeltiernatur des inzwischen in England und Neapel aufs neue aufgefundenen Tieres. Durch Kowalewsky wurde dann auf entwicklungsgeschichtlichem Wege die überraschend nahe Verwandtschaft mit den *Tunicaten* aufgedeckt. Der Grund, warum so lange Zeit die systematische Stellung des *Amphioxus* so sehr verkannt wurde, liegt in der großen Einfachheit des Baues. Der fischförmig gestaltete, an beiden Enden zugespitzte Körper (daher der Name) hat noch keine paarigen Extremitäten, er wird von einem unpaaren, nur am kaudalen Ende deutlicher entwickelten Flossensaum umfaßt und besitzt in der Ausdehnung des Peribranchialraumes eine linke und rechte ventrale flossenartige Längsfalte. Das Epithel der Haut ist einschichtig, wie man es sonst nur bei Wirbellosen findet, und läßt deutlich die Grenzen der Muskelsegmente durchschimmern. Es fehlen noch Schädel (*Acranier*) und Wirbelsäule, Hirn, Herz (*Leptocardier*), und die großen Drüsen der Leibeshöhle, die Leber und die Niere, wenn sich auch für einige dieser Organe (Hirn, Leber, Niere) die ersten Anfänge nachweisen lassen. Der Mangel von Schädel und Wirbelsäule hängt mit der rudimentären Beschaffenheit der Binde-substanzen zusammen. Der *Amphioxus* besteht fast nur aus vielfach gefalteten, von Stützlamellen getragenen Epithelhäuten, welche durch dünne Gallertschichten getrennt werden, in denen einwandernde Zellen und zarte Zellenlagen als erste Anlagen des Mesenchymkeims auftreten. Bei alledem sind die in fast schematischer Weise auf das Allerwesentlichste reduzierten Grundzüge der Wirbeltierorganisation unverkennbar.

Als Achsenskelett und einzige Stütze des Körpers dient eine vom vorderen bis zum hinteren Ende ziehende, aus fibrösen Platten bestehende Chorda dorsalis (*c*). Über ihr liegt das Rückenmark (*r*), dessen Centralkanal als erster Ansatz zur Entwicklung des Hirns sich am vorderen Ende bläschenartig erweitert. Ein Pigmentfleck (*au*) in der Wand dieser „Hirnbhase“ ist als ein rückgebildetes Auge anzusehen; es wird funktionell durch zahlreiche lichtempfindliche Zellen des Rückenmarks ersetzt. Längere Zeit über mündet der Neuralkanal an seinem vorderen Ende durch den Neuporus am Grund einer früher als Geruchsorgan gedeuteten Grube.

Vom Darm entfällt mehr als ein Drittel auf die sehr geräumige Pars respiratoria. Dieselbe beginnt mit einer längsovalen, von Cirren eingefassten Mundöffnung (*o*); auf die Mundhöhle folgt, durch das „Velum“ abgegrenzt, der eigentliche Kiemendarm, links und rechts von

zahlreichen Kiemenspalten (Fig. 503, 505 *sp*) durchbohrt, zwischen denen elastische Stäbe (*kb*) ein festes Gerüst bilden. Die Kiemenspalten öffnen sich beim jungen Tier direkt nach außen, später aber, wie bei den *Ascidien*, in einen umhüllenden Raum, Peribranchial- oder Perithoracalraum (*b*), welcher durch den Porus branchialis (Fig. 503 *p*) hinter der

Fig. 503. *Branchiostoma lanceolatum*, schematisiert (nach einer Zeichnung von Th. Boveri). *au* Auge, *c* Chorda, *r* Rückenmark, *m* Muskeln, *o* Mundöffnung, *sp* Kiemenpalten, *g* Geschlechtsorgane, *n* Nierenkanäle, *b* Peribranchialraum, *p* Mündung desselben, *l* Leber, *a* After.

Mitte des Körpers das Atemwasser austreten läßt. Eine ventrale flimmernde „Hypobranchialrinne“ (Fig. 505 *e*), in welcher man das Homologon sowohl des Ascidienendostyls als auch der Thyreoidea erblickt, führt in das geradegestreckte, kurz vor dem hinteren Ende linksseitig mündende Darmrohr; von ihm geht als erste Anlage einer Leber ein Blindsack aus, der weit nach vorn in die Kiemenregion reicht (Fig. 503, 505 *l*).

Fig. 504.

Fig. 505.

Fig. 504. Nierenkanälchen von *Amphioxus*. 1 ein ganzes Kanälchen mit mehreren Nephrostomen und ansitzenden Büscheln von Solenocyten, *K* oberes Ende der Kiemenpalte, *P* Mündung des Nierenkanälchens in den Peribranchialraum (nach Boveri). 2 Ein Teil der Kanalwand mit 7 Solenocyten stärker vergrößert (nach Goodrich).

Fig. 505. Querschnitt durch die Kiemenregion des *Amphioxus*. *r* Rückenmark, *sn* abtretende Nerven, *m* Muskeln, *c* Chorda, *a* Aorta descendens, *cö* Cölom (branchiale Leibeshöhle), *n* Niere (links durch Pfeile bezeichnet, die in der Zeichnung angegebene Verbindung mit der Leibeshöhle ist in der Natur von Solenocytenhaufen umgeben), *kd* Kiemendarm, *kb* Kiemenbögen, *sp* Kiemenpalten, *g* Geschlechtsorgane, *l* Leberblindesack, *b* Peribranchialraum, *e* Hypobranchialrinne, darunter Aorta ascendens (nach einer Zeichnung von Ray Lankester, verändert von Th. Boveri).

Das von farblosem Blut gefüllte Gefäßsystem besteht aus einem dorsalen arteriellen (a) und einem ventralen venösen Stamm, welche durch laterale Schlingen zusammenhängen. Der ventrale Stamm beginnt als Vena subintestinalis unter dem Darm, verästelt sich als Pfortader am Leberblindsack und verläuft, wieder in einen Stamm vereint, nach Einmündung des paarigen Venensystems (Ductus Cuvieri, V. cardinales, V. jugulares) als Arterienstiel unter der Kieme. Die von letzterem ausgehenden Gefäßschlingen sind die Kiemenarterien, aus welchen dorsal die im Bereich der Kieme paarige Aorta descendens entsteht. Ein echtes Herz fehlt gänzlich; wohl aber sind verschiedene Teile der Blutbahn, ein Teil des ventralen Gefäßes und die basalen Stücke der Kiemenarterien kontraktile, weshalb man auch den Namen „Leptocardier“, „Zart- oder Röhrenherzen“, gewählt hat.

Wie der Kiemendarm im Peribranchialraum, so ist der verdauende Darm in der sehr wohl vom Peribranchialraum zu unterscheidenden Leibeshöhle untergebracht. Die Leibeshöhle setzt sich auch in die Kiemengegend (Fig. 505 *cö*) fort, sowohl in die Kiemenwand selbst (branchiale L.), als in die äußeren Wände des Peribranchialraums (peribranchiale L.). In einem sich abschnürenden Teil der peribranchialen Leibeshöhle bilden sich die Geschlechtsorgane (g), eine Anzahl beutelförmiger, in einer Reihe hintereinander gelagerter Follikel, die durch Platzen die reifen Geschlechtsprodukte in den Peribranchialraum entleeren. In letzteren münden auch die Exkretionsorgane, eine linke und eine rechte Reihe segmentaler flimmernder Kanäle, welche mit einem oder mehreren Nephrostomen im Cölom beginnen; sie stimmen mit den Nephridien der *Anneliden* in auffälliger Weise überein, indem sie getrennt nach außen münden und mit den charakteristischen Solenocyten besetzt sind (Fig. 504).

Die gleiche Einfachheit, welche den Bau des *Amphioxus* kennzeichnet, beherrscht auch seine Entwicklungsgeschichte. In dieser Hinsicht seien besonders folgende Punkte hervorgehoben: 1. Die Eier besitzen eine nahezu äquale Furchung (Fig. 101). 2. Es bildet sich eine typische Gastrula durch Einstülpung (Fig. 107). 3. Das Mesoderm legt sich an, indem der Darm links und rechts zur Mittellinie zahlreiche, metamer aufeinanderfolgende Ausstülpungen bildet, welche sich später abschnüren und die Ursegmente darstellen. Das mittlere Keimblatt ist somit ein abgeschnürter Teil des Darmdrüsenblatts, d. h. ein Mesepithel. Aus den Hohlräumen der Ursegmente geht die Leibeshöhle des *Amphioxus* hervor, welche somit vom Darmlumen abstammt und ein echtes Enterocöl ist. 4. Zwischen den linken und rechten Ursegmenten wandelt sich die Decke des Darms in die Chordaanlage um, welche sich durch Einfaltung vom Darm abschnürt und sich zwischen Darm und Nervensystem einschiebt. 5. Das Nervensystem entsteht aus einer zum Rohr sich schließenden Längsrinne, welche vorübergehend durch den Canalis neurentericus mit dem Darm kommuniziert.

Man hat den *Amphioxus* in wenigen einander sehr nahestehenden Arten in den verschiedensten Meeren (Nordsee, Atlantischem und Indischem Ozean, Mittelmeer, Südsee) gefunden; in der Neuzeit hat man auch Repräsentanten anderer Gattungen entdeckt, wie z. B. *Asymmetron lucayanum* Andrews u. a.

II. Klasse.

Cyclostomen, Marsipobranchier, Monorhinen.

Die Klasse der *Cyclostomen* enthält ebenfalls nur wenige Gattungen und Arten, unter denen die *Neunaugen* des süßen Wassers und die *Myxinen* der nordischen Meere die bekanntesten sind. Die Tiere haben schon vollkommen das Aussehen und die Bewegungsweise der *Fische*, besonders der aalartigen; auch in ihrer inneren Anatomie stehen sie den *Fischen* viel näher als dem *Amphioxus*, da sie die großen Unterleibsdrüsen, Niere und Leber, besitzen, dazu ein muskulöses, dickwandiges Herz, welches aus Kammer und Vorkammer besteht und in einem eigenen Herzbeutel liegt. Alle wichtigen Teile des Wirbeltierhirns samt Lobus olfactorius, Epiphysis und Hypophysis sind vorhanden, ebenso die höheren Sinnesorgane, Augen, Hörbläschen und Nase. Im Hirn ist freilich Großhirn und Cerebellum unbedeutend im Vergleich zum Mittelhirn und dem gewaltigen Nachhirn. Das Hörbläschen (Fig. 494 I) ist noch nicht in Sacculus und Utriculus geschieden; auch hat es nur 1 oder 2 Bogengänge (stets aber 2 Ampullen). Die Haut (Fig. 26a) besteht aus Lederhaut und einer vielschichtigen Epidermis. Bei alledem unterscheiden sich die *Cyclostomen* sehr wesentlich selbst von den niedrigst stehenden Fischen. Ihnen fehlt noch die Wirbelsäule; das Achsen skelett des Rumpfes besteht entweder nur aus der Chorda oder außerdem noch aus kleinen, die oberen Bögen und Intercalaria repräsentierenden Knorpelspangen. Ein knorpeliger Schädel mit einem korbartigen Gerüst knorpeliger Kiemenstützen ist vorhanden, aber vom Schädel der übrigen Wirbeltiere durch den Mangel der Occipitalregion unterschieden und auch sonst so abweichend gebaut, daß eine nähere Vergleichung auf große Schwierigkeiten stößt. Sehr wichtig ist der gänzliche Mangel von Brust- und Bauchflossen. Da auch die unpaaren Flossen nur von Hornfäden gestützt werden, fehlt das morphologisch allein wichtige, knorpelig präformierte Extremitätenskelett. Desgleichen entbehrt die Haut der Schuppen, die Mundöffnung der echten Dentinzähne. Denn die in mehreren Kreisen gestellten spitzen, braunen Höcker in der Mundhöhle der *Petromyzonten* (Fig. 506),

Fig. 506.

Fig. 506. Mund von *Petromyzon marinus* mit Hornzähnen, im Hintergrund die Zunge (aus Gegenbaur).

Fig. 507. Kiemenapparat von *Myxine glutinosa* (nach J. Müller). o Ösophagus, br Kiemensäckchen (die Striche geben die Lage der Kiemenblättchen an), i zuführender, br' abführender Kiemenkanal, ab Kiemenarterie mit Kiemenbögen, d abpräparierte Haut, s Mündung der Kiemenkanäle und eines Haut und Ösophagus verbindenden Kanals der linken Seite (c), a Atrium, v Ventriculus cordis.

Fig. 507.

sowie die spärlichen „Zähne“ der *Myxinoiden* sind rein epitheliale, den Zähnen der übrigen Wirbeltiere nicht vergleichbare Horngebilde.

Weitere Unterschiede zu den Fischen ergeben sich aus den 3 in der systematischen Zoologie eingebürgerten Namen.

Der Name *Cyclostomen* bezieht sich zunächst zwar nur auf ein äußerliches Merkmal, die Gestalt der Mundöffnung, welche kreisförmig oder wie beim *Amphioxus* längsoval ist; allein diese Gestalt ist durch einen wichtigen anatomischen Charakter begründet, durch den Mangel oder den rudimentären Zustand der Kiefer, welche bei den übrigen Wirbeltieren, indem sie gegeneinander wirken, die quere Gestalt des Mundes bedingen. Die Form der Mundöffnung ist für die *Cyclostomen* von großer Bedeutung, da sie sich mit dem Mund an Fischen festsaugen können. Am Grunde der gewölbten Mundbucht liegt die sogenannte Zunge, welche die ansaugende Wirkung erzielt, indem sie spritzenstempelartig zurückgezogen wird.

Der Name *Marsipobranchier* (Fig. 507) bezieht sich auf die Gestalt der Kiemen. Auf jeder Seite sind meist 6—7 Kiemengänge vorhanden, bei *Bdellostoma (Polytrema) Stouti* sogar 12—14. Jeder Kiemengang differenziert sich in 3 Abschnitte: 1. den Kiemenbeutel, eine sackartige Erweiterung (*br*), welche allein die Kiemenblättchen enthält und den Kiemengefäßen zur Verästelung dient, und 2. und 3. zwei enge, das Atemwasser zu- und ableitende Kanäle, von denen der eine (*br'*) auf der Haut, der andere (*i*) in den Darm mündet. Der Anlage nach und bei wenigen Arten (*Bdellostoma*) auch dauernd sind jederseits getrennte innere und äußere Kiemenmündungen vorhanden; allein die inneren Kanäle von links und rechts können sich in einen unpaaren Sammelkanal vereinigen, der mit einer ventralen Öffnung in den Darm mündet (*Petromyzon*), oder umgekehrt die äußeren Kanäle vereinigen sich jederseits in einem einzigen Kiemenloch (*s*), von dem auf der linken Seite noch ein Kanal direkt zum Darm verläuft (*c*) (*Myxine*).

Fig. 508. Kopf des Flußneunauges mit Mund (*m*), unpaarer Nase (*n*), Auge und 7 Kiemenspalten (*ks*).

Monorhinen (Fig. 508) endlich heißen die Tiere, weil bei ihnen die Nase im Gegensatz zu den Fischen und allen höheren Wirbeltieren unpaar ist. Genau in der Mittellinie des Kopfes befindet sich dorsal eine einzige Nasenöffnung, welche in einen flaschenförmig erweiterten Nasensack überleitet. Vom Grunde des Sackes geht ein Kanal rück-

wärts bis an die Decke der Mundhöhle, den „Gaumen“, hier entweder blind endigend (*Hyperoartien*) oder den Gaumen durchbohrend (*Hyperotreten*), so daß eine innere Nasenöffnung, eine Choane, entsteht. An die unpaare Nase tritt ein paariger N. olfactorius.

I. Ordnung. *Hyperotreten*, halbparasitische, in die Leibeshöhle von Fischen eindringende *Cyclostomen* mit Cirren im Umkreis des Mundes, mit einer linken und rechten Reihe gewaltiger Schleimsäcke und rudimentären Augen (Linse, Sclera und Chorioidea fehlen). Die Niere besteht aus einzelnen segmentalen, mit Malpighischen Körperchen beginnenden Kanälchen; sie wird von vielen Forschern als Vorniere gedeutet. Die großen, dotterreichen Eier sind durch einen Hakenapparat zu Reihen verkettet. *Myxine glutinosa* L., an der Küste von Skandinavien, hermaphrodit, doch ist immer nur eine Geschlechtsdrüse, entweder der Hoden oder das Ovar, zur Reife befähigt; *Bdellostoma Stouti*, an der westamerikanischen Küste.

II. Ordnung. *Hyperoartien*. Aus Europa kennt man 3 Arten, die sämtlich der Gattung *Petromyzon* angehören und sich nur durch Größe und geringfügige Merkmale unterscheiden. Das kleine Neunauge, *P. Planeri* Bloch, lebt in Bächen und in kleineren Flüssen, das größere, *P. fluviatilis* L., in Strömen, das fast 1 m lange, *P. marinus* L., im Meere; letzteres gelangt aber auch in die größeren Flüsse, häufig indem es sich an die zur Laichzeit aufsteigenden Lachse und Maifische ansaugt. Früher unterschied man außer der Gattung *Petromyzon* noch die Gattung *Ammocoetes* (Querder), bis im vorigen Jahrhundert A. Müller von neuem auffand, was schon der Fischer Baldner im 18. Jahrhundert erkannt hatte, daß die Ammocöten nur die Larven der Petromyzonten seien. Die Querder unterscheiden sich von den Neunaugen einmal dadurch, daß die Augen von dicker Haut bedeckt sind und daher noch nicht funktionieren, daß ferner die Mundöffnung noch eine Längsspalte ist und nicht zum Ansaugen benutzt werden kann. Die Umwandlung des Querders in das Neunauge erfolgt im 4. Jahre kurz vor der Geschlechtsreife, daher denn auch kaum ein Größenunterschied zwischen beiden existiert. Der deutsche Name Neunauge kann den Anfänger irre leiten; da nur ein Paar Augen vorhanden ist, muß man, um die Zahl 9 zu erhalten, nicht nur die 7 Kiemenspalten, sondern auch die unpaare Nasenöffnung mitrechnen. Samen und Eier werden durch den Porus abdominalis entleert; die Eier sind ziemlich klein und erleiden eine totale, wenn auch inäquale Furchung (Fig. 103). — Südamerikanische Gattungen: *Mordacia* und *Geotria* (mit der durch besonders große und gut entwickelte Augen ausgezeichneten Jugendform *Macrophthalmia*). Fossil: *Palaeospondylus* im Devon.

III. Klasse.

Pisces, Fische.

Die Bezeichnung „Fische“ kann man im engeren und weiteren Sinne anwenden. Bei der weiteren Umgrenzung nennt man Fische alle Wirbeltiere, welche in Atmung und Fortbewegungsweise vollkommen dem Wasserleben angepaßt sind, in der Atmung, insofern sie durch Kiemen erfolgt, in der Fortbewegungsweise, insofern sie durch Flossen vermittelt wird. Man kann aber auch, wie es hier geschehen soll, den Namen im engeren Sinne verwenden und unter den kiemenatmenden, mit Flossen schwimmenden Wirbeltieren verschiedene Stufen der Organisation unterscheiden, wie wir das bei den uns näher stehenden landbewohnenden und luftatmenden Wirbeltieren schon längst zu tun gewohnt sind. Außer Kiemenatmung und Fortbewegung durch Flossen halten wir zur Charakteristik der Fische noch für nötig, daß eine gewisse Organisationsstufe erreicht ist, daß eine Wirbelsäule und ein Schädel mit gut ausgebildetem Visceralskelett vorhanden sind, daß zu den unpaaren Flossen sich die paarigen gesellen, zum Skelett der Hornfäden noch ein besonderes knorpeliges oder knöchernes Extremitätenskelett, daß die Nase ein doppeltes Grübchen ist, daß die Haut der Körperoberfläche und die Schleimhaut des Mundes Sitz von Verknöcherungen, von Schuppen und echten Zähnen, sind. Dieser Auffassung zufolge sind die *Cyclostomen* und der *Amphioxus* von den Fischen ausgeschlossen worden.

Unzweifelhaft sind die Fische im engeren Sinne die dem Wasser-Integument, leben am besten angepaßten Wirbeltiere; ihre ganze Organisation muß Schuppen.
daher von diesem Gesichtspunkt aus beurteilt werden. Die Epidermis

besteht aus zahlreichen übereinander gelagerten Schichten protoplasmatischer Zellen, die nach außen nur von einer verschwindend dünnen Cuticula zusammengehalten werden und infolgedessen nach dem Tode leicht abfallen. Verhornung fehlt unter gewöhnlichen Verhältnissen mit Ausnahme eines dünnen Saumes der äußersten subcuticularen Zellenlage. Zur Zeit der Geschlechtsreife aber findet sie sich an manchen Stellen in ausgedehntem Maße bei den meisten *Cypriniden* und vielen *Salmoniden* und erzeugt dann harte Einlagerungen, die „Perlorgane“. Enorme Mengen großer Schleimzellen verleihen den Tieren ihre auffallende Schlüpfrigkeit. Da das Epithel nichts zur Festigung der Körperoberfläche beiträgt, gehen alle Schutzorgane von der Lederhaut aus, welche aus vielen Schichten straffaserigen Bindegewebes besteht und außerdem den Fischen das charakteristische Hautskelett, die Schuppen, liefert. Die Schuppen liegen auf der Grenze von Epidermis und Lederhaut, jedoch noch in letzterer, gewöhnlich in das Bindegewebe der Schuppentaschen eingebettet; sie sind vermöge ihres verschiedenen Baues auch jetzt noch von hervorragendem systematischem Wert, wenn

man auch nicht mehr die gesamte Einteilung der Fischklasse auf die Unterschiede der Placoid-, Ganoid-, Cycloid- und Ctenoidschuppen basiert.

1. Die Placoidschuppen (Fig. 509, 4. Fig. 472) oder Hautzähnnchen wurden schon (S. 480) besprochen, weil sie den Ausgangspunkt für die Hautverknöcherungen sämtlicher Wirbeltiere bilden und in ihrem Bau den Zähnen der Mundhöhle ähnlich sind; sie sind rhombische Knochenplatten, welche mosaikartig dicht zusammengefügt sind, ohne aber sich zu decken; sie tragen im Zentrum einen kaudalwärts zurückgebogenen, zugespitzten und mannigfaltig gestalteten Höcker, welcher aus einer blutgefäßreichen Papille, einem Mantel von

Zahnschubstanz (Dentin) und einem die Spitze überziehenden Kappchen besteht, welches bald als Schmelz, bald als eine homogene äußerste Elfenbeinlage, Vitrodentin, gedeutet wird.

2. Die Ganoidschuppen (3) haben meist noch rhombische Gestalt und parkettartige Anordnung; doch kommen auch schon kreisrunde Formen vor, welche sich nach Art der Cycloidschuppen dachziegelartig decken. Sie bestehen aus einer Schicht Knochensubstanz und darüber gelagertem Dentin und können in der Jugend noch Hautzähnnchen tragen, welche beim ausgebildeten Tiere verloren gehen; stets sind sie von einer dicken Lage „Ganoin“ (fraglich ob Schmelz, ob Vitrodentin) überzogen, welche der Oberfläche einen auch bei fossilen Fischen erkennbaren Perlmutterglanz verleiht und das wichtigste Merkmal der Schuppe ausmacht.

3. Cycloid- und Ctenoidschuppen sind einander sehr nahe verwandte Formen; sie liegen locker in den Schuppentaschen, aus denen sie leicht herausgezogen werden können; sie ordnen sich derart

Fig. 509. Schuppenformen der Fische: 1 Cycloidschuppe, 2 Ctenoidschuppe von Teleostiern, 3 Ganoidschuppe von Ganoiden, 4 Placoidschuppe von Haien.

in Schräg-, Quer- und Längsreihen an, daß sie sich dachziegelartig decken, und zwar je eine vordere die angrenzenden Teile zweier hinterer Schuppen. Die Cycloidschuppen (1) haben annähernd kreisförmige Gestalt und eine zweifache Struktur; das Zentrum der Schuppe ist einerseits Mittelpunkt einer konzentrischen Streifung, andererseits Ausgangspunkt zahlreicher, nach der Peripherie ausstrahlender Radiallinien. Die konzentrische Streifung hat ihren Sitz in der oberflächlichen, stärker verkalkten Lage der Schuppe (der Dentinschicht) und ist durch riffartige Erhebungen derselben bedingt; die Radiallinien sind zum Teil durch Unterbrechungen der Dentinschicht hervorgerufen, vor allem aber dadurch, daß in ihrem Bereich die Verkalkung der Basalschicht unterblieben ist. Die Ctenoidschuppe (2) teilt mit der Cycloidschuppe die konzentrische und radiale Streifung, unterscheidet sich aber von ihr dadurch, daß das hintere Schuppenende quer abgestutzt ist, und daß die konzentrischen Riffe, soweit die Oberfläche der Schuppe bei der dachziegelartigen Deckung freibleibt, Zacken tragen, die wie Kammzinken aussehen.

4. Außer den besprochenen Schuppenformen kommen in der Haut mancher Fische ansehnliche Stacheln (stark entwickelte Einzelzähne) und ausgedehnte Knochenplatten vor, für welche sich meist noch der Nachweis führen läßt, daß sie aus Verwachsung zahlreicher Schuppen hervorgegangen sind.

Die Färbung der Fische ist durch dreierlei Strukturen bedingt. Der Silberglanz, welcher nicht nur die Haut, sondern auch Herzbeutel und Bauchfell, besonders die Schwimmblase auszeichnet, wird durch Guaninkristalle verursacht. Sie werden bei manchen Fischen (*Alburnus lucidus*) durch ihren besonders schönen Glanz technisch wertvoll: durch Kochen mit Ammoniak werden sie aus dem Bindegewebe befreit und liefern, in dieser Flüssigkeit suspendiert, den wichtigen Teil der Perlenessenz (Essence d'Orient), welche zur Fabrikation künstlicher Perlen benutzt wird, indem sie äußerlich auf Alabasterkügelchen aufgetragen wird (römische Perlen) oder zu einem Überzug auf der Innenseite von Glaskügelchen dient, welche dann noch mit Wachs ausgegossen werden (Pariser Perlen). — Die außer dem Silberganz noch vorkommenden Farben und Zeichnungen lassen sich zum Teil auf die reichlichen, stark gefärbten Fettzellen, zum Teil auf Chromatophoren zurückführen, welche unter dem Einfluß des Nervensystems ihre Gestalt und Ausdehnung und damit auch ihren Anteil an der Gesamtfärbung verändern können. Daher rührt die Anpassungsfähigkeit vieler Fische an ihre Umgebung. Die Schollen und Flundern (*Pleuronectiden*) z. B. nehmen die Farbe des Untergrundes an (sympathische Färbung, S. 37); geblendete Tiere verlieren diese Fähigkeit. — Viele Tiefseefische zeichnen sich durch den Besitz von Leuchtorganen (S. 117, Fig. 87) aus, deren regelmäßige Anordnung eine vielleicht für das Zusammentreffen der Geschlechter wichtige Zeichnung hervorruft.

Das Achsenskelett der Fische zeigt viele vorwiegend oder nur ^{Wirbelsäule.} in dieser Klasse vorkommende Grundzüge, gewinnt aber gleichwohl in den einzelnen Ordnungen ein sehr verschiedenes Aussehen, welches vor allem davon abhängt, ob das Skelett knorpelig oder verknöchert ist. Die Wirbelsäule besteht fast stets aus amphicölen Wirbelkörpern mit oberen und unteren Bögen. In den vorderen und hinteren Aushöhlungen der Wirbelkörper besteht die Chorda fort, welche demnach ein rosenkranzartig intervertebral anschwellender Strang

ist. Die linken und rechten Bögen schließen mittelst unpaarer Dornfortsätze zusammen, die oberen — den Rückenmarkskanal erzeugend — überall, die unteren nur in der Schwanzgegend (Caudalkanal) (Fig. 476, 477); in der Rumpffregion bestehen die unteren Bögen aus zwei Teilen, der Rippe und dem Basalstumpf, sie kommen ventral nicht zur Vereinigung; auch fehlt noch das Brustbein, welches bei Amnioten die unteren Rippenenden verbindet. Solange die Verknöcherung ausbleibt oder unvollkommen ist, sind sowohl die oberen als auch die unteren Bögen in jedem Segment mindestens zu zwei Paaren vorhanden; das dem Kopf zugewandte vordere Bogenpaar ist das stärkere und bleibt bei Fischen mit knöcherner Wirbelsäule allein erhalten; das zweite ist sehr viel kleiner, so daß man es nicht zu den „Bögen“ rechnet, sondern von oberen und unteren Intercalarien spricht (Fig. 476, 510).

Schädel.

Für den Fischschädel ist besonders charakteristisch die gute Ausbildung und große Zahl der *Visceralbögen*, sowie ihre Unabhängigkeit von der Schädelkapsel, von welcher sie ohne Mühe abgelöst werden können. Die nach Entfernung der Visceralbögen für sich dargestellte Schädelkapsel zeigt die Tendenz, mit angrenzenden Wirbeln zu verwachsen (*Auxieranium*); sie hat bei allen *Knorpelfischen* (Fig. 510) einen sehr einfachen Bau, wird aber bei *Knochenfischen* durch Auftreten von Verknöcherungen um so komplizierter, da die Knochen sehr zahlreich sind und nicht, wie bei den Säugetieren, zum Teil untereinander zu größeren Knochen verschmelzen; auch sind zwischen den einzelnen Fischfamilien große Unterschiede wahrnehmbar, indem bei einigen Knochen auftreten, welche den anderen fehlen (Fig. 479, 511). Durch besondere Konstanz zeichnen sich die großen Belegknochen der Schädeldecke (Parietalia [*p*], Frontalia [*f*], Nasalia [*na*]) und der Schädelbasis aus. Letztere ist fast in ganzer Länge von einem unpaaren mächtigen Belegknochen zugedeckt, der sonst nur noch bei den *Amphibien* (Fig. 526) gut entwickelt ist und daher besondere Beachtung verlangt, das Parasphenoid (*ps*). Der am vorderen Ende des Parasphenoids sitzende Vomer (*vo*) ist ebenfalls unpaar, während bei allen übrigen Wirbeltieren der Vomer paarig an der Spitze des Kieferbogens angelegt wird. Unter den primären Knochen sind in ihrer Ausbildung am konstantesten die ersten, die 3 Ethmoidea (ein öfters paariges Mesethmoid, 2 Exethmoidea [*me* und *ee*], und die letzten, die 4 Occipitalia (Basioccipitale [*oc. b.*], Exoccipitalia [*oc. l.*], Supraoccipitale [*oc. s.*]). Dagegen ergeben sich Verschiedenheiten in der Gehör- und Augengegend. Bei der ganz außerordentlichen Größe des Labyrinths sind zahlreiche Otica vorhanden, häufig (Fig. 511) 5 (3 obere: Sphenoticum *spho* [Postfrontale], Pteroticum *pto* [Squamosum], Epioticum *epo* und 2 untere: Prooticum *pro* und Opisthoticum *oo*), seltener 4 (Fig. 479) infolge Mangels des Opisthoticum. In der Augengegend sind die Knochen des Keilbeinkörpers (Basisphenoidea) selten gut entwickelt; sie sind nicht so wichtig, wie bei den *Amnioten*, da das große Parasphenoid der Schädelbasis genügende Festigkeit verleiht. Ähnliches gilt für die Ali- und Orbitosphenoidea (Fig. 479 *as* und *os*); je nachdem dieselben gut oder unvollkommen oder gar nicht ausgebildet sind, befindet sich am macerierten Schädel zwischen den beiden Augen eine knöcherne Scheidewand (Fig. 479) oder eine mehr oder minder weit klaffende Lücke, die Fenestra interorbitalis (Fig. 511).

Visceral-
skelett.

Das Visceralskelett ist entsprechend dem Aufenthalt im Wasser sehr gut entwickelt, vor allem die Kiemenbögen (5–7, meistens 5),

Fig. 510. Anfang der Wirbelsäule und Schädel mit Visceralskelett von *Mustelus vulgaris*. *wk* Wirbelkörper, *r* Rippen, *ob* obere Bögen, *ic* Intercalaria, *ps* Processus spinosi. Schädel: *v* Vagusloch, *gp* Glossopharyngeusloch, *po* Postorbitalfortsatz, *ao* Antorbitalfortsatz, *tr* Trigemulusloch, *o* Opticusloch, *H* Hörkapsel, *N* Nasenkapsel, *R* Rostrum, *1—8* Visceralbögen, *1* Lippenbogen, *2* Kieferbogen, *Pq* Palatoquadratum, *md* Mandibulare, *3* Zungenbeinbogen, *Hm* Hyomandibulare, *H* Hyoid, *4—8* Kiemenbögen, *co* Copula.

Fig. 511. Schädel mit erstem Wirbel und mit vorderem Visceralskelett vom *Schellfisch*. Die Knochenkonturen der Opercula und des Infraorbitalrings rot gezeichnet. Schädel: *ocl*, *ocb*, *ocs* Basisoccipitale, Exoccipitale, Supraoccipitale, *epo*, *pto*, *spho*, *oo*, *pro* Epitoticum, Pteroticum, Sphenoticum, Opisthoticum, Prooticum, *p* Parietale, *fr* Frontale, *na* Nasale, *me* Mesethmoid, *ex* Ethmoid, *as* Alisphenoid, *ps* Parasphenoid, *vo* Vomer. Visceralskelett: 1. Maxillarreihe, *prm* Praemaxillare (Intermaxillare), *ma* Maxillare; 2. Kieferbogen: Palatoquadratum; *pa* Palatinum, *ent* Entopterygoid, *ekt* Ectopterygoid, *mt* Metapterygoid, *qu* Quadratum; Mandibulare: *ar* Articulare, *a* Angulare, *d* Dentale; 3. Zungenbeinbogen: *hm* Hyomandibulare, *sy* Symplecticum, *ih* Interhyale, *h¹-h³* Knochen des Hyoids, *eng* Os entoglossum, *rbr* Radii branchiostegi, *w* Wirbel. Rotgedruckte Knochen: *Ö* Operculum, *Io* Interoperculum, *So* Suboperculum, *Pro* Praeoperculum, *inf* Infraorbitalring. 1, 2, 3 Achsenlinien des Lippenbogens, Kieferbogens und Zungenbeinbogens.

welche in allen Abteilungen im wesentlichen gleichen Bau haben, da ihre Funktion — Kiemen zu tragen — die gleiche ist. Mit Ausnahme des letzten, welcher oft rudimentär ist, bestehen sie jederseits aus 4 Stücken und sind durch unpaare, oft untereinander verschmolzene Copulae mit denen der anderen Seite verbunden. Ihre oberen Enden (*Ossa pharyngea superiora*) sind häufig bezahnt und stehen dem rudimentären letzten Bogen (*O. ph. inferiora*) beim Kauen gegenüber. — Die vor den Kiemenbögen gelegenen übrigen Visceralbögen ergeben bei den *Knorpelfischen* und *Knochenfischen* große Unterschiede. Nach der Art, wie sie beim Kauen verwendet werden, kann man Gaumen- und Kieferkauer unterscheiden. *Gaumenkauer* sind die Knorpelfische (Fig. 510), weil hier die Zähne des Palatoquadratum (*Pg*) (der Gaumenanlage) und des Mandibulare (*Md*), also die Zähne des oberen und unteren Abschnittes des Kieferbogens gegeneinander wirken. *Kieferkauer* (Fig. 511) sind alle Fische mit verknöchertem Skelett, weil mit der Verknöcherung die Elemente der Maxillarreihe (Zwischenkiefer *pm* und Oberkiefer *ma*) auftreten und die Knochen des Palatoquadratum, die Gaumenreihe (*Pterygoidea mt, ect, ent* und *Palatina pa*), zurückdrängen. Dabei werden die Maxillaria und die Praemaxillaria die Antagonisten des Unterkiefers (Mandibulare), während die Knochen der Gaumenreihe dem unteren Abschnitt des Zungenbeins entgegenwirken. Bei Gaumenkauern treffen linke und rechte Palatoquadrata am vorderen Ende in einer Symphyse zusammen, bei Kieferkauern sind sie durch die Schädelbasis getrennt.

Ein zweiter hervorstechender Charakter der *Knochenfische* wird schon bei den Knorpelfischen vorbereitet: die Umwandlung des Hyomandibulare zum Kieferstiel. Schon bei den *Haien* (speziell den *Rochen*) wird die gleichmäßige parallele Anordnung des Zungenbeinbogens und des Kieferbogens aufgegeben, indem das Hyomandibulare sich vom Hyoid lockert und am Kiefergelenk enger befestigt. Bei den *Knochenfischen* führt das dahin, daß das Hyomandibulare das hintere Ende des Palatoquadratum, das *Os quadratum*, vom Schädel abdrängt und sich selbst zwischen beide Teile einschiebt, so das Kiefergelenk indirekt mit dem Schädel verbindend (*Hyostylie*). Durch einen nur bei den Fischen vorkommenden Knochen, das *Symplecticum* (*syj*), wird diese Beziehung zum Quadratbein vermittelt, während ein schwächeres Stück, das *Interhyale* (*ih*), die Verbindung mit dem unteren Abschnitt des Zungenbeinbogens, dem Hyoid, bewahrt. Das Hyoid nimmt dabei die den Kiemenbögen eigentümliche vierteilige Beschaffenheit an.

Ein letztes, jedoch nicht allen Fischen zukommendes Merkmal des Visceralskeletts ist die Ausbildung des *Opercularapparates*, einer Anzahl knöcherner Platten und Stacheln, welche vom Zungenbeinbogen ausgehen und sich schützend über die Kiemenbögen herüberlegen. Der Opercularapparat entsteht zum Teil im Anschluß an das Hyomandibulare: die ansehnlichen, Opercula genannten Knochenplatten (Fig. 511 *O, Pro, So, Io*), zum Teil entsteht er im Anschluß an das Hyoid: die *Radii branchiostegi*. Die große Bedeutung dieser Einrichtung werden wir erst bei der Besprechung der Kiemen kennen lernen. Sie verleihen dem Schädel der *Teleostier* und *Ganoiden* ein charakteristisches Gepräge, verdecken aber zugleich seine Architektonik, weshalb sie ebenso wie ein unter dem Auge hinziehender Knochenring, die *Infraorbitalia* (*inf*), in der Fig. 511 nur mit roten Konturen eingetragen sind.

Nicht minder als das Visceralskelett wird das Skelett der Extremitäten vom Wasseraufenthalt in seiner Beschaffenheit beeinflusst. Die Fische besitzen Flossen; zum Unterschied von den *Cyclostomen* haben sie die 2 paarigen, die Brust- und Bauchflossen (*Pinnæ thoracicae s. pectorales* und *P. abdominales s. ventrales*), zum Unterschied von wasserbewohnenden *Amphibien*, *Reptilien* und *Säugetieren*, bei denen die paarigen Extremitäten nicht selten auch flossenartig gestaltet sind, die 3 unpaaren Flossen, die Rücken-, Schwanz- und Afterflosse (*P. dorsalis*, *caudalis*, *anal*). Nur selten werden die Bauchflossen, wie bei den *Aalen*, noch seltener auch die Brustflossen (*Muränen*) rückgebildet. — Die Funktion der Flossen als Organe zum Rudern und Steuern des Fischkörpers und zur Erhaltung der Gleichgewichtslage bringt es mit sich, daß sie breite, überall gut gestützte Platten sein müssen. Daher erklärt es sich, daß zahlreiche Skeletteile vorhanden sind, außer den knorpelig präformierten Flossenstützen noch die bald hornig bleibenden, bald verknöchernden Flossenstrahlen, daß ferner alle Teile ziemlich gleichförmig gestaltet und fest, wenn auch elastisch miteinander verbunden sind. Innerhalb der Flosse selbst fehlen die Gelenke, welche nur an der Basis nötig sind, da, wo die Flosse gegen den Körper bewegt werden soll und an Trageapparaten befestigt ist. Die Trageapparate der paarigen Flossen, der Schultergürtel und der Beckengürtel, sind bogenförmige Skelettstücke, welche bei den *Haie*n nur in die Muskulatur eingelassen sind. Das gleiche gilt auch für den Beckengürtel aller übrigen Fische, welcher demnach wie die ganze Flosse ein im Fischkörper leicht verschiebbares Element darstellt. Die ursprüngliche Lage der Bauchflossen ist am hinteren Ende der Leibeshöhle (Bauchflosser, *Pisces abdominales* [Fig. 519, 521]); von hier aus sind sie bei den *P. thoracici* (Brustflosser) nach vorn bis unter die Brustflossen verschoben (Fig. 522); bei den *P. jugulares* (Kehlflosser) rücken sie sogar über diese Linie hinaus vor die Brustflossen in die Kehlggend. Dagegen ist der mit einem mächtigen Belegknochen (*Clavicula*) bedeckte, dicht hinter den Kiemen lagernde Brustgürtel der *Knochenfische* mittelst einer Reihe von Knochen an den Schädel in der Gegend der Epitoca befestigt (Fig. 515).

Zur Befestigung der unpaaren Rücken- und Afterflossen dienen die knorpelig präformierten Skeletteile der Flosse, die Flossenstützen, welche Flossenträger genannt werden, weil sie mit einem Ende auf den Dornfortsätzen der Wirbelsäule sitzen, mit dem anderen Ende sich an die Flossenstrahlen befestigen. Für die Rückenflosse, welche nicht selten in 2 oder mehr Flossen zerlegt ist, dienen die *Processus spinosi* der Neurapophysen als Stützpunkte, für die Analflosse die *Processus spinosi* der Hämapophysen; bei der Schwanzflosse sind die Flossenstrahlen ohne Vermittelung besonderer Träger den dorsalen und ventralen Dornfortsätzen aufgesetzt. In der Ausbildung der Schwanzflosse unterscheidet man verschiedenerlei Zustände, welche als *Diphycerkie*, *Heterocerkie* und *Homocerkie* bezeichnet werden und systematisch sehr wichtig sind (Fig. 10, S. 33). Der ursprüngliche Zustand ist die *Diphycerkie* (A); die Wirbelsäule dringt hier geradegestreckt in die Mitte der Flosse ein und halbiert sie in symmetrische, dorsale und ventrale Teile, so daß ein gleich großer Abschnitt der Flosse von ventralen und dorsalen Dornfortsätzen getragen wird. — Bei der *Heterocerkie* (B) ist die Achse der Wirbelsäule von der Flossenbasis an ein wenig stumpfwinklig nach aufwärts gebogen, so

daß die dorsale Partie der Flosse eingeeengt wird, während die ventrale sich vergrößert. Eine solche Flosse ist äußerlich und innerlich vollkommen asymmetrisch. — Die homocerke Flosse (*D*) endlich erscheint äußerlich symmetrisch, ist aber tatsächlich in höchstem Maße asymmetrisch. Da das Wirbelsäulenende, die unverknöcherte Chorda (*ch*), fast rechtwinklig aufgebogen ist, wird der dorsale Abschnitt der Flosse mehr oder minder rudimentär, die Schwanzflosse wird fast ausschließlich vom ventralen Abschnitt gebildet, der meist durch eine Einbuchtung in einen oberen und unteren Lappen abgeteilt wird (*D*). Entwicklungsgeschichtlich ist übrigens auch die homocerke Flosse zunächst diphycerk und wird später heterocerk.

Muskulatur.

Da der Aufenthalt im Wasser einfache Bedingungen der Fortbewegung bietet, ist auch die Fischmuskulatur sehr einfach und besteht vorwiegend aus Längsmuskeln, welche durch die Lig. intermuscularia in Myocommata zerlegt werden. Die Myocommata haben die Gestalt von Kegelmänteln, welche ihre Spitze nach vorn wenden und tütenartig ineinandergesteckt sind, so daß ein Querschnitt mehrere solcher Tüten trifft und das Bild konzentrischer Ringe liefert. Man findet ferner auf einem Querschnitt auf jeder Seite mindestens zwei solcher konzentrischer Systeme, ein dorsales und ein ventrales, da die gesamte Längsmuskulatur durch eine laterale Einschnürung in einen dorsalen und ventralen Abschnitt zerlegt

Fig. 512. Hirn der Forelle, Fig. 513 eines Haies (*Scyllium catulus*) vom Rücken gesehen. *I* Nervus olfactorius, *Lol* Lobus olfactorius, *Tr* Tractus olfactorius, *VH* Vorderhirn (Großhirn), *BG* Corpora striata, *Pall* Pallium des Großhirns, zum größten Teil abgetragen, *ZH* Zwischenhirn, *II* Opticus, *GP* Epiphysis, *MH* Mittelhirn (Corpora quadrigemina), *HH* Hinterhirn (Cerebellum), *NH* Nachhirn (Medulla oblongata), *Frho* Fossa rhomboidalis, *V—XI* die hinteren Hirnnerven, *XII* Hypoglossus (nach Wiedersheim).

Fig. 512.

Fig. 513.

wird. Außer den Stammuskeln existieren noch kleinere Muskelgruppen, die sich an die Flossen, die Kiemenbögen, die Kiefer, Augen usw. begeben, welche aber im Verhältnis zu jener Hauptmasse einen unbedeutenden Abschnitt der Muskulatur ausmachen. Die Augen- und Flossenmuskulatur stammt von den Myocommata ab. — Auf Umbildung von Muskeln sind auch die elektrischen und pseudoelektrischen Organe zurückzuführen (S. 108).

Das Fischhirn (Fig. 512, 513) bekundet die niedere Organisation der Klasse vornehmlich durch die geringe Entwicklung der Großhirnrinde. Namentlich gilt dies für die Knochenfische (Fig. 512 *VH*), bei denen man an Stelle der Großhirnhemisphären nur eine dünne Epithelschicht vorfindet (*Pall*); was man früher kurzweg hier Großhirn nannte, sind nur die „Basalganglien“, die Corpora striata der menschlichen Anatomie (*BG*). Sehr

ansehnlich sind die zu selbständigen Abschnitten gewordenen *Lobi olfactorii* (*Lol*), die entweder dem Großhirn dicht anliegen (die meisten *Teleostier*) oder durch einen Zwischenraum getrennt und mit ihm infolgedessen durch einen *Tractus olfactorius* verbunden sind (Fig. 513 *Tro*). Die *Thalami optici* des Zwischenhirns sind klein (Fig. 513 *ZH*), dagegen finden sich an seiner Basis zwei für die Fische charakteristische Anschwellungen, die *Lobi inferiores*, und dazwischen der *Sacculus vasculosus*. Vor allem stark entwickelt sind Mittelhirn (*MH*) und Kleinhirn (*HH*).

Die Nase besteht aus zwei präoralen Grübchen, deren Öffnung durch eine Hautbrücke in eine vordere, Wasser zuleitende, und eine hintere, ableitende Öffnung abgeteilt wird. Bei *Selachiern* steht die Nase in Beziehung zur Mundhöhle durch eine von einer Hautfalte überdeckte Rinne. Bei *Dipneusten* findet sich sogar ein Nasengaumengang (Fig. 524). — Das Auge der Fische hat mehrere Eigentümlichkeiten; die Linse ist auffallend stark gewölbt und besitzt fast die Gestalt einer Kugel, eine Einrichtung, welche dadurch nötig wird, daß der optische Effekt der Cornea bei der geringen Brechungsdifferenz zwischen Wasser und Gewebe viel kleiner ausfällt als bei landbewohnenden Wirbeltieren. Noch mehr fällt in die Wagschale, daß das Auge für das Sehen in die Nähe eingestellt ist. Denn da Lichtstrahlen vom Wasser stark absorbiert werden, können Objekte in Entfernungen über ca. 15 m überhaupt nicht mehr wahrgenommen werden. Hiernit hängt eine zweite Einrichtung des Fischeauges zusammen, die *Campanula Halleri*. In den Glaskörper des Fischeauges dringt von der Chorioidea aus der *Processus falciformis* ein, ein sichelförmiger Fortsatz, welcher vom Opticuseintritt bis zur Linse reicht und an dieser zur „*Campanula*“ anschwillt. Letztere enthält einen Muskel, dessen Kontraktion die Linse zurückzieht, dadurch der Retina nähert und somit eine Einstellung des Auges (*Accommodation*) für die Ferne bewirkt. Bei den *Knochenfischen* endlich liegt neben der Eintrittsstelle des *N. opticus* ein rätselhaftes Organ, die Chorioidealdrüse, welche vornehmlich aus Blutgefäßen (*Wundernetz*) besteht. Weit verbreitete, aber nicht konstante Vorkommnisse sind Verknöcherungen und Verknorpelungen der Sclera. Augenlider fehlen oder sind nur schwach angedeutet und unbeweglich, nur bei gewissen *Selachiern* findet sich eine Nickhaut. — Das Gehörorgan der Fische, das Labyrinth, ist relativ groß wie bei keinem anderen Wirbeltiere; *Sacculus* und *Utriculus* (Fig. 494 *S u. U*) sind voneinander durch eine Einschnürung getrennt; am *Sacculus* bereitet eine Aussackung, die *Lagena*, schon die Anlage der Schnecke vor; am *Utriculus* hat sich zu den zwei bei *Petromyxon* vorhandenen vertikalen Bogengängen der äußere horizontale hinzugesellt. Im Labyrinth finden sich zwei Hörsteine, *Asteriscus* und *Sagitta* genannt, von denen namentlich ersterer auffallend groß ist. Wie Experimente ergeben haben, ist das Labyrinth in erster Linie ein Sinnesorgan für das Balancegefühl; daneben scheint ein geringes Maß von Tonempfindung zu bestehen. Die Fähigkeit der Tonproduktion findet sich nur bei wenigen Arten; zumeist handelt es sich um Reibegeräusche.

Von allen Sinnesorganen am merkwürdigsten sind die Sinnesorgane der Haut; speziell sind die Organe der Seitenlinie Gebilde, welche nirgends so gut entwickelt sind wie bei den Fischen und überhaupt sonst nur noch bei *Cyclostomen* und wasserbewohnenden *Amphibien* oder *Amphibien-Larven* vorkommen. Bei den Fischen erstreckt sich meistens auf jeder Seite des Körpers eine deutliche Längslinie (Fig. 522 *Sl*), die an der Schwanzspitze beginnt und am Kopf in mehrere gewundene Linien ausgeht.

Veranlaßt ist die Zeichnung durch eine Längsrinne oder einen unter den Schuppen verlaufenden Längskanal, der sich durch zahlreiche, die Schuppen durchbohrende Kanäle nach außen öffnet. Im Epithel des Kanals liegen besondere Sinnesorgane, die Nervenendhügel; dieselben können auch in Vertiefungen oder Bläschen der Haut (Lorenzinische Ampullen, Savi-sche Bläschen der *Selachier*) vorkommen oder in mehreren Reihen angeordnet einzeln in der Haut auftreten (*Amphibien*); sie werden am Kopf von Ästen des Trigemini, Facialis und Glossopharyngeus, am Rumpf von einem mächtigen, bis zum Schwanz verlaufenden Ast des Vagus, dem N. lateralis versorgt, und zwar von Nervenfasern, die das Gemeinsame haben, daß sie zwar in den Bahnen der genannten Nerven verlaufen, im Zentralorgan aber sämtlich in unmittelbarer Nachbarschaft des Acusticus entspringen, was auf eine Ähnlichkeit ihrer Funktion schließen läßt. Diese ist schwer zu ermitteln, da bei *Säugetieren* und *Mensch* keine ähnlichen Organe vorkommen. Experimente lehren, daß die Seitenorgane zur Perzeption schwacher Wasserströmungen und somit auch indirekt zur Fernwahrnehmung fester Körper dienen. — Über die „Nervenendknospen“, welche außerdem noch in der Fischhaut, speziell an den Barteln und Lippen vorkommen, vor allem aber in der Mundschleimhaut eine weite Verbreitung besitzen, wurde schon früher bemerkt, daß sie zu den Geschmacksorganen überleiten.

Darm.

Viel wichtiger als die bisher besprochenen animalen Organe sind für die Systematik der Fische die vegetativen Organe, vor allem Darm, Kiemen und Herz. Der Darm beginnt mit der geräumigen Mund-Rachenhöhle, verjüngt sich dann zu einem verhältnismäßig wenig gewundenen Rohr, an welchem Ösophagus, Magen, Dünn- und Dickdarm nicht sehr scharf gegeneinander abgesetzt und auch durch Dicke nur unbedeutend unterschieden sind. Mund und Rachen sind in ganz auffallender Weise bezahnt. Bei den *Knochenfischen* können fast alle Knochen der Schädelbasis und des Visceralskeletts — bei manchen

Fig. 514. Darm, A von *Squatina vulgaris*, zum Teil geöffnet, um die Spiralklappe zu zeigen, B von *Trachinus radiatus* (aus Gegenbaur). oe Ösophagus, v Magen, p Pylorus, d Ductus choledochus, vs Spiralklappe, e Enddarm, x Blindsack desselben, dp Ende des Schwimmbblasenganges, ap Appendices pyloricae, i Dünndarm.

Arten diese, bei anderen jene — mit gewöhnlich hechelartförmigen, angewachsenen Zähnen bedeckt sein. Bei den *Haaien* ist die Schleimhaut, ähnlich dem Integument, häufig von kleinen Hautzähnen durchsetzt; kräftige, zum Kauen dienende Zähne finden sich jedoch bei ihnen nur auf dem Palatoquadratum und dem Mandibulare, wo sie in vielen Reihen hintereinander der Schleimhaut eingepflanzt sind. Für die Fischzähne besteht ein unbegrenzter Zahnersatz (Polyphyodontie), da namentlich die nur in der Schleimhaut befestigten Zähne leicht ausfallen. — Leber und Milz sind stets vorhanden, eine Gallenblase und ein Pankreas meistens.

Systematisch wichtige Unterschiede treten in der Beschaffenheit des Darmrohrs und des Pharynx hervor. Bei vielen Fischen (Fig. 514B) sind am Pylorus (p), am Übergang von Magen

Fig. 515. Der Kiemendarm eines Haies (A) und eines Teleostiers (B), durch Entfernen des Schädels freigelegt, beidesmal auf der linken Seite die Kiemenregion horizontal durchgeschnitten. A *Zygaena malleus*, B *Gadus aeglefinus*. *Pg* Palatoquadratum, *a* vordere Befestigung am Schädel, *uk* Unterkiefer, *m* Mund, *prm* Praemaxillare, *ma* Maxillare, *pa* Palatinum, *hm* Hyomandibulare, *is* innere Kiemenpalten, *as* äußere Kiemenpalten, *ops* Kiemendeckelspalt, *h* Hautbrücken, *b* Kiemenbögen, *bl*¹ vordere, *bl*² hintere Kiemenblättchen, *op* Opercula, *s* Schultergürtel, *z* Zunge, *phi* Ossa pharyngea inferiora, *o* Ösophagus.

(*v*) und *Ä* Dünndarm (*i*) dickwandige Blindsäcke, die Appendices pyloricae (*ap*) vorhanden; andere Fische haben dagegen die Spiralklappe (Fig. 514 *Avs*), eine Schleimhautfalte, welche wendeltreppenartig auf der Innenseite des Darms herabsteigt. Selten kommen beide Einrichtungen gleichzeitig nebeneinander vor (*Laemargus*, *Ganoiden*).

Die Unterschiede in der Pharyngealregion werden durch das Verhalten der Kiemen veranlaßt (Fig. 515), deren man zwei Arten, bedeckte Kiemen (A) und Kammkiemen (B), unterscheidet. Bei beiden beginnen die zwischen zwei Kiemenbögen (*b*) gelegenen Kiemengänge auf der Darmseite mit den inneren Kiemenpalten (*is*), deren Eingänge zum Schutz gegen das Eindringen von Nahrungsteilchen von zahnartigen Höckern auf den Kiemenbögen wie mit einer Reuse geschützt sind; ihre Mündungen nach außen zeigen jedoch verschiedenes Verhalten. Bei den bedeckten Kiemen (A) sind die jederseits in einer Reihe hintereinander

Kiemen.

Fig. 516. Querschnitte durch Kiemenbögen und Kiemen von *Zygaena* (rechts) und *Gadus* (links), etwas vergrößert. *b* Kiemenbögen, *z* Zähne, *a* Arterie, *v* Vene, *bl*¹ vordere, *bl*² hintere Kiemenblättchen, *r* Knorpelradius, *h* Hautbrücke.

liegenden äußeren Kiemenspalten (*as*) durch breite Hautbrücken getrennt, welche Kiemengänge und Kiemenblättchen ganz verdecken (Fig. 515 A, 516 rechts). Letztere sind blutgefäßreiche, rote, mit sekundären Fältchen bedeckte Schleimhautfalten, welche in der Richtung des Kiemenganges, in dessen vorderer und hinterer Wand verlaufen. Mit Ausnahme des letzteren trägt jeder Kiemenbogen, wie der Querschnitt (Fig. 515 A und 516) zeigt, zwei Reihen Kiemenblättchen, welche verschiedenen Kiemenspalten angehören und, abgesehen von den Hautbrücken, noch weiterhin durch Gewebe (die knorpeligen Kiemenradialen) voneinander getrennt werden. Bei den Kammkiemen (B) fehlen die Hautbrücken, und auch das trennende Zwischengewebe fehlt je nach den Arten mehr oder minder vollständig; die Kiemenblättchen, die auf einem gemeinsamen Kiemenbogen sitzen, rücken daher zusammen; ihre Enden ragen wie Zinken eines zweireihigen Kammes (daher der Name) frei in das Wasser und würden bei dem Mangel schützender Hautbrücken und bei ihrer außerordentlichen Weichheit der Gefahr folgenreicher Verletzungen ausgesetzt sein, wenn sie nicht durch den Opercularapparat geschützt würden. Der Opercularapparat ist eine Hautfalte, die vom Zungenbeinbogen ausgeht und sich über die Kiemenregion ausbreitet; sie wird von zweierlei Skelettstücken gestützt, den Opercula (Fig. 511 *O*, *So*, *Io*, *Pro*), die am Hyomandibulare ansitzen, und den Radii branchiostegi (Fig. 511 *rbr*), die vom Hyoid entspringen und durch eine Haut, die Membrana branchiostega, verbunden sind. Zwischen dem freien Rand des Kiemendeckels und der Membrana branchiostega einerseits und der Hautoberfläche andererseits findet sich der Kiemendeckelspalt (Fig. 515 B *ops*), der mit den äußeren Kiemenspalten selbstverständlich nicht identisch ist, sondern in einen Vorraum führt, in welchen die Kiemenspalten münden. Dem Gesagten zufolge sind Opercularapparat und Kammkiemen Bildungen, die im ursächlichen Zusammenhang stehen und stets gleichzeitig vorkommen.

Bei manchen *Selachiern* und *Ganoiden* findet sich zwischen Palatoquadratum und Hyomandibulare eine rudimentäre erste Kiemenspalte, das Spritzloch. In demselben kann eine rudimentäre Kieme oder Pseudobranchie liegen, die öfters sogar fortbesteht, auch wenn das Spritzloch fehlt. — Die Fischkiemen entwickeln sich aus dem von der Haut stammenden Abschnitt des Kiemenganges, sie sind daher ectodermal und stimmen hierin vollkommen mit den inneren Kiemen der *Anuren*-Larven (S. 557) überein, von denen man sie lange als etwas prinzipiell Verschiedenes trennte. So ist es denn begreiflich, daß es gelegentlich auch bei den Fischen wie bei den *Amphibien* zur Ausbildung „büschelförmiger Hautkiemen“ kommt, indem einige Kiemenblätter über die Körperoberfläche hervorwuchern und sich zu kleinen Bäumchen verästeln (*Protopterus*, Larven von *Lepidosiren* und *Polypterus*).

Schwimm-
blase.

Hinter der Kiemenregion bildet sich als eine Ausstülpung des Ösophagus die von Gasen prall gefüllte Schwimmblase, wahrscheinlich das Homologon der Lunge der übrigen Wirbeltiere; sie fehlt konstant den *Selachiern*, aber auch manchen *Knochenfischen*, besonders den auf dem Boden lebenden Formen (z. B. den *Pleuronectiden*, deren pelagische Jugendformen die Schwimmblase noch besitzen). Form und Struktur der Schwimmblase ist äußerst mannigfaltig; sie kann in Zipfel ausgezogen, in einen linken und rechten, noch häufiger in einen vorderen

und hinteren Abschnitt eingeschnürt sein; sie ist meist glattwandig; in manchen Fällen aber nach Art primitiver Lungen mit einem in das Lumen vorspringenden Fachwerk versehen. Sie mündet mittelst des Schwimmblasengangs (D. pneumaticus) bei den „Physostomen“ in die Rückwand, selten in die Seitenwand oder Bauchseite des Ösophagus. Bei den „Physoclisten“ ist der Schwimmblasengang durch Rückbildung verloren gegangen; bei ihnen findet sich das sogenannte „Oval“, eine Stelle, in deren Bereich das reiche Gefäßnetz nur durch eine dünne Schicht vom Lumen der Blase getrennt ist. Wahrscheinlich dient die betreffende Stelle zur Resorption der Schwimmblasengase, wenn die Tiere beim Aufsteigen in höhere Wasserschichten unter niederen Druck gelangen, während physostome Arten in solchen Fällen die Luft durch den Schwimmblasengang nach außen hervorperlen lassen. Wird ein Fisch beim Fang aus großen Tiefen rasch emporgezogen, dann sind beiderlei Einrichtungen zum Ausgleich unzureichend; die Schwimmblase dehnt sich übermäßig aus, sie kann sogar platzen; der Leib des Fisches wird aufgetrieben, die Eingeweide können aus dem Mund hervorgepreßt werden („Trommelsucht“). Wie der Fisch aus der Schwimmblase Gas resorbieren kann, so kann er auch in dieselbe Gase abscheiden, welche aus dem Blut stammen (Sauerstoff, Kohlensäure, selbst geringe Mengen Stickstoff, je nachdem das Wasser der Umgebung reich oder arm an Sauerstoff ist). Behufs dieses Gaswechsels kann die Schwimmblase mit „Gasdrüsen“ ausgerüstet sein, blutgefäßreichen, Gase ausscheidenden, mit einem besonderen Epithel ausgerüsteten Stellen. Die Möglichkeit dieses Gaswechsels macht es begreiflich, daß die Schwimmblase bei manchen Fischen zu einem Atmungsorgan wird, und zwar nicht nur bei den lange hierfür bekannten *Dipneusten*, sondern auch anderen Arten, wie *Lepidosteus* und *Amia*. Ja selbst unsere gewöhnlichen Süßwasserfische zehren in sauerstoffarmem Wasser vom Sauerstoffvorrat ihrer Schwimmblase.

Was nun die Hauptfunktion der Schwimmblase anlangt, so verdienen zwei Auffassungen Beachtung, die sich ganz gut miteinander vereinigen lassen. 1. Die Schwimmblase ist ein hydrostatischer Apparat. Die Fähigkeit, den Gasinhalt der Schwimmblase zu vergrößern oder zu verringern, ermöglicht den Tieren, die Wirkungen des Wasserdrucks zu kompensieren und in den verschiedensten Tiefen ein dem umgebenden Wasser gleiches spezifisches Gewicht beizubehalten, so daß sie ohne Muskelaktion sich in jedem Horizont schwebend erhalten können. 2. Die Schwimmblase ist ein hydrostatisches Sinnesorgan, welches zur Bestimmung des Wasserdrucks und demgemäß auch der Wassertiefe dient, von welchem aus reflektorisch eine Regulierung der Muskelbewegungen und des Muskeltonus erfolgt. Eine Stütze findet diese Auffassung darin, daß bei manchen Fischen Einrichtungen bestehen, welche geeignet sind, Druckschwankungen der Schwimmblase auf das Labyrinth, dieses Balance-Sinnesorgan, zu übertragen, sei es mittelst Aussackungen, welche bis in die Schädelbasis vordringen (*Clupeiden*), sei es mittelst der Weber'schen Knöchelchen, das sind bewegliche Anhänge der vorderen Halswirbel, welche einen von der Schwimmblase beeinflussen, bis zum Labyrinth reichenden Hebelapparat darstellen.

Unmittelbar hinter der Kiemenregion liegt das Herz (Fig. 518), eingebettet in das Pericard und gegen Verletzung nach außen geschützt durch den von links nach rechts zusammenschließenden Schultergürtel. Überall besteht es aus Kammer (*v*) und Vorkammer (*a*), welche durch

Herz.

zwei das Rückstauen des Blutes verhindernde Atrio-ventricular-Klappen voneinander getrennt werden; ferner gibt es durch den Arterienstiel das Blut an die Kiemen ab und empfängt dasselbe aus einem dünnwandigen Sack, dem Venensinus (*s*), in den die Cava inferior und die durch Vereinigung der Cardinal- und Jugularvenen entstandenen Ductus Cuvieri (Cavae superiores) münden. (Vergl. auch Fig. 64, S. 99, Fig. 518). Dagegen ergeben sich Unterschiede in der Ausbildung zweier, für die Systematik der Fische sehr wichtiger Abschnitte, des Conus arteriosus (Bulbus cordis) und des Bulbus arteriosus. Conus und Bulbus schließen sich im allgemeinen in ihrem Vorkommen aus; beide sind muskulöse Hilfsorgane, von denen das erste aus dem Herzen, das zweite aus dem Arterienstiel hervorgeht; demgemäß besteht der Conus aus quergestreiften, der Bulbus aus glatten Muskelfasern. Das Ende des Herzens gegen die Arterie wird durch die Region der Semilunarklappen bezeichnet, welche ebenso wie die Atrio-ventricular-Klappen das Zurückstauen des Blutes verhindern. Hat sich diese Region unter Vermehrung der Klappenreihen verlängert und mit Muskeln bedeckt, so entsteht der Conus arteriosus (Fig. 517 A *k*), während der Bulbus arteriosus (Fig. 517 C *b*) eine muskulöse Anschwellung jenseits dieser Stelle im Verlauf des Arterienstiels ist. — Die Verbindung von Arterienstiel und Aorta descendens wird bei jungen Fischen durch direkt aufsteigende Kiemenarterien vermittelt (Fig. 518), später durch die komplizierten Nebenschließungen des Kiemenkreislaufs. Man kann dann zuführende Arterien, respiratorische Kiemenkapillaren und rückführende Venen unterscheiden,

welch letztere sich zur Aorta descendens vereinen (Fig. 64) und auch die großen Kopfarterien (Carotiden) abgeben.

Fig. 517. Verschiedene Herzformen der Fische, im Sagittalschnitt halbschematisch dargestellt. A Herzform der Haie und der meisten Ganoiden, B von *Amia*, C eines Knochenfisches. *s* Venensinus, *α* Vorhof, *v* Kammer, *c* Conus arteriosus, *k* Klappen desselben, *t* Arterienstiel, *b* Bulbus arteriosus (nach Boas).

Urogenital-
system.

Von allen vegetativen Organen finden sich nur die Nieren außerhalb der Leibeshöhle als zwei blutgefäßreiche, rotbraune Organe, welche links und rechts von der Wirbelsäule liegen und meist von der Herzgegend bis zum After reichen. Die Nierengänge münden hinter dem Darm oder in dessen Rückwand und sind öfters mit Ausweitungen versehen, die nach ihrer Funktion Harnblasen genannt werden, morphologisch sich aber durchaus von der vor dem Darm angebrachten Harnblase der höheren Wirbeltiere unterscheiden. In der Leibeshöhle liegen, an besonderen Aufhängebändern (Mesorchien, Mesovarien) befestigt, die voluminösen Geschlechtsdrüsen, welche bei der Mehrzahl paarig, selten unpaar sind. Ihre Produkte werden bei den Männchen der *Ganoiden* und fast allen *Selachiern* durch Abschnitte des Urogenitalsystems entleert, sonst durch Pori abdominales oder besondere Ausführwege. Die Eier

besitzen discoidale Furchung, mit Ausnahme der total und inäqual sich furchenden Eier der *Dipneusten* und *Ganoiden*.

Systematik. Cuvier teilte die Fische nach der Struktur des Skeletts in *Knorpel-* und *Knochenfische*. Indessen hat es sich herausgestellt, daß durch diese Namen genügend nur zwei Extreme, die *Selachier* und *Teleostier*, unterschieden werden, daß zwischen diesen eine Gruppe besteht, die, wie im Skelett, so auch im Bau der übrigen Organe die Mitte hält. Agassiz nannte die Mittelgruppe nach dem Bau ihrer Schuppen *Ganoiden*. Weitere Untersuchungen ergaben, daß dieses allerdings wichtige Merkmal nicht bei allen „Ganoiden“ zutrifft, und so blieb es Joh. Müller vorbehalten, die Gruppe auf breiter anatomischer Basis neu zu charakterisieren und neu zu umgrenzen; er reihte auch die *Dipneusten* der Fischklasse ein. Sehr oft werden *Ganoiden* und *Teleostier* als *Telostomen* (Fische mit endständiger Mundöffnung) vereinigt.

Fig. 518. Kopf eines Knochenfisch-embryos mit der Anlage des Gefäßsystems (Schema aus Gegenbaur). *dc* Ductus Cuvieri (aus Vereinigung von vorderen Jugular- und hinteren Cardinalvenen entstanden), *sv* Sinus venosus, *a* Vorhof, *v* Kammer des Herzens, *abr* aufsteigende Kiemenarterie mit davon abgehenden Arterienbögen, *ad* absteigende Aorta, *c'* Carotis (Kopfarterie), *s* Kiemenspalten, *n* Nasengrube, *A* Auge.

I. Ordnung. Elasmobranchier, Plagiostomen, Selachier.

Die Selachier — die haiartigen Fische genannt, da zu ihnen die gefürchteten Menschenhaie gehören — bilden eine fast ausschließlich marine Gruppe von ca. 0,5–20 m langen Fischen, die vorwiegend von anderen Wirbeltieren leben und sich durch große Gefräßigkeit und Raubgier auszeichnen. Bald schlank gebaut wie die *Haie* im engeren Sinne (Fig. 519), bald dorsoventral abgeplattet wie die *Rochen* (Fig. 520), stimmen sie in der allgemeinen Körperform insofern untereinander überein, als der Kopf sich nach vorn in einen schnabelartigen Fortsatz verlängert, der wie ein Wellenbrecher wirkt und in der Regel von einem Knorpelvorsprung des Schädels, dem *Rostrum*, gestützt wird (Fig. 510 R). Der Mund liegt unterhalb des Rostrum mehr oder minder weit vom vorderen Ende entfernt auf der ventralen Seite und ist eine quere Spalte, welche den Namen „*Plagiostomen*“ (*Quermäuler*) veranlaßt hat. Seine Lage bringt es mit sich, daß die Haie von unten an ihre Beute heranschwimmen und sich auf den Rücken werfen müssen, um mit den Zähnen fassen zu können. Der Schwanz trägt eine heterocerke Flosse oder ist in einen langen Faden ausgezogen. Die Haut ist meist festgepanzert von den dicht aneinander gefügten, rhombischen Placoidschuppen (Fig. 509, 4), die vielfach so fein sind, daß man die „chagrinartige“ Haut zum Polieren benutzen kann. Seltener sind größere Schuppen, die dann mit ihren Stacheln über die Körperoberfläche hervorragen und schon durch ihre Gestalt den Namen „Hautzähne“ rechtfertigen. Solche starke Stacheln finden sich namentlich am vorderen Rand der Rückenflossen (Ichthyodorulithen der Paläontologie). Das innere Skelett ist knorpelig, oft aber von einer dünnen, verkalkten Kruste überzogen. Auch kann die Verkalkung in das Innere der Wirbelkörper

eindringen und hier strahlige (astrospondyle) oder konzentrische (cyclospondyle) Figuren erzeugen. Da echte Knochen fehlen, haben die Selachier keine Oberkiefer, sondern kauen mit dem Palatoquadratum (Gaumenkauer, vergl. Fig. 515). Die den *Holocephalen* und den fossilen *Acanthoden* und *Pleuracanthiden* noch fehlenden amphicölen Wirbelkörper tragen außer den oberen Bögen und den sehr kleinen Rippen noch die Intercalaria (Fig. 510 *ic*). Die Zahl der Kiemenbögen und Kiemenspalten schwankt zwischen 5 und 7, wobei als erste Kiemenspalte die Spalte zwischen Zungenbeinbogen und erstem Kiemenbogen angesehen wird. Außerdem besitzen viele Selachier noch die rudimentäre Kiemenspalte zwischen Kieferbogen und Zungenbeinbogen, das Spritzloch, und darin die Pseudobranchie (Fig. 519 *Spl*). Da mit Ausnahme der *Holocephalen* die äußeren Kiemenspalten durch Hautbrücken getrennt werden (bedeckte Kiemen, Elasmobranchien) [Fig. 515, 516], trägt der Zungenbeinbogen keinen Opercularapparat, wohl aber eine Reihe von Kiemenblättchen.

Aus der Anatomie der Eingeweide sind folgende Punkte zum Unterschied von anderen Fischen (Teleostiern) wichtig: 1. Das Herz (Fig. 517 A) hat einen langen Conus arteriosus mit mehreren Klappenreihen übereinander, dagegen fehlt der Bulbus. 2. Der Darm (Fig. 514 A) besitzt eine Spiralklappe, dagegen weder Appendices pyloricae noch eine Schwimmblase. 3. Die Entleerung der Geschlechtsorgane erfolgt bei *Laemargus* durch Pori abdominales, sonst durch das Nierensystem. Die Eier gelangen durch Platzen der Follikel aus dem ab und zu nur einseitig entwickelten Ovarium in die Leibeshöhle und von da durch die unpaare Tube und die stets paarigen Müllerschen Gänge nach außen. Die Spermatozoen dagegen benutzen den vorderen, meist mit einem besonderen Ausführgang versehenen Abschnitt der Niere. Geschlechts- und Harnwege münden von rückwärts in die Kloake.

Die männlichen *Selachier* unterscheiden sich äußerlich von den Weibchen dadurch, daß einige Radien der Bauchflossen gewaltig vergrößert und zu einem Begattungsorgane (Myxipterygium) ausgebildet sind (Fig. 520 *c*). Die großen dotterreichen Eier werden schon in den Eileitern befruchtet und entwickeln sich meist in uterusartigen Erweiterungen derselben. Die Embryonen, deren Kiemenblättchen sich wie bei manchen Knochenfischlarven (*Gymnarchus*, *Heterotis*) zu langen, aus den Spalten vorragenden Büscheln verlängern (Fig. 501 *k*), ernähren sich vom Inhalt des Dottersacks; nur bei *Mustelus* und *Carcharias* kommt es, was schon Aristoteles wußte, aber erst im vorigen Jahrhundert J. Müller neu bestätigt hat, zur Bildung einer Placenta, welche sich von der Placenta der *Säugetiere* dadurch unterscheidet, daß die Gefäße, welche in die Wand des Uterus eindringen und vielleicht Nahrung aus dem Blut der Mutter saugen, vom Dottersack, nicht wie bei den Säugetieren von der Allantois geliefert werden. Außer viviparen *Selachiern* gibt es auch ovovivipare; bei diesen werden die Eidotter ähnlich wie bei Vögeln von einer Eiweißhülle und einer Schale umgeben, nur daß letztere eine hornige Beschaffenheit hat, meist in 4 Ecken ausgezogen und oft mit Fäden zur Befestigung an Wasserpflanzen, Steinen etc. versehen ist. Die Eier sind sehr groß, bei manchen *Lamniden* sogar von riesigen Dimensionen, 22 cm lang, 13 cm breit.

I. Unterordnung. *Squaliden*. Die Squaliden (Fig. 519) haben einen drehrunden, schlanken Körper mit freibeweglichen Brustflossen und deutlich heterocercer Schwanzflosse und sind dementsprechend gewandte

Schwimmer, die ihre große Schnelligkeit und Körperkraft benutzen, um andere Wirbeltiere, vor allem Knochenfische und Walfische, zu erjagen. Palatoquadratum und Mandibulare sind zu diesem Zweck mit vielen großen, zugespitzten Zähnen mit messerscharfen oder gesägten Kanten ausgerüstet. Auf der Kante des Kieferbogens stehen die großen Zähne; dahinter folgen revolverartig viele Reihen allmählich kleiner werdender Ersatzzähne. Selten sind die Zähne stumpf und nur geeignet, Molluskenschalen zu zertrümmern. Die Kiemenspalten liegen seitlich.

Fig. 519. *Acanthias vulgaris* (nach Claus). *N* Nase, *Spl* Spritzloch, *R* vordere Rückenflosse mit Stacheln, *R*² hintere Rückenflosse, *S* heterocerke Schwanzflosse, *Ks* Kiemenspalten, *Br* Brustflosse, *B* Bauchflosse.

Je nachdem sich 1 oder 2 Rückenflossen vorfinden, am Auge eine Nickhaut und hinter dem Kieferbogen ein Spritzloch vorhanden ist oder fehlt, werden zahlreiche Familien unterschieden. Besondere Erwähnung verdienen: 1. *Carchariden* (wegen der Nickhaut auch die *Nictitantes* genannt), die berühmtesten 4—5 m langen Menschenhaie, deren verbreitetste Art der *Carcharias glaucus* Rond. ist; nahe verwandt der Hammerhai, *Zygaena malleus* Risso. 2. *Lamniden*, Riesenhaie, welche in der nördlichen *Selache maxima* Cuv. die Länge von 10 m, in dem tropischen *Carcharodon Rondeleti* M. H. die Länge von 13 m erreichen. 3. *Rhinodontiden*, wahrscheinlich pflanzenfressend, *Rh. typicus* Smith, 15—20 m lang. 4. *Notidaniden* mit 6—7 Kiemenspalten, *Hexanchus griseus* Cuv., *Heptanchus cinereus* Cuv., der aalartige *Chlamydoselache anguineus* Garman mit endständiger Mundöffnung. 5. *Spinaciden*, Dornhaie, *Acanthias vulgaris* Risso (Fig. 519), der verbreitetste Hai. 6. *Squatinen*, welche durch Verlängerung der Vorderflossen nach dem Rostrum hin den Übergang zu den Rochen bilden. *Squatina angelus* L.

Fig. 520. Männchen von *Raja batis* von der Bauchseite (nach Möbius und Heinke). *R* Rostrum, *n* Nasengrube, durch eine Rinne mit dem Mund (*m*) verbunden, *ks* Kiemenspalten, *a* After, *Br* Brustflosse, *B* Bauchflosse, *c* abgelöster Teil derselben, zur Begattung dienend: Myxipterygium.

II. Unterordnung. *Rajiden*, *Rochen*. Bei den Rochen (Fig. 520) ist der Körper selbst schon dorsoventral abgeplattet und daher blattartig,

außerdem aber noch dadurch seitlich verbreitert, daß die Brustflossen sich halbmondförmig nach vorn und hinten ausgedehnt haben und mit dem Körper verschmolzen sind. Die vorderen Reihen der knorpeligen Flossenstützen reichen meist bis an oder vor das Rostrum, mit welchem sie oft verbunden sind, die hinteren häufig bis an den Beckengürtel. Da somit die gewaltigen Brustflossen (*Br*) ganz wie Seitenteile der rhombischen Körperscheibe aussehen, scheinen sie bei oberflächlicher Untersuchung zu fehlen. Die Tiere schwimmen durch undulierende Bewegungen der Brustflossen, liegen aber meist ruhig mit der Bauchseite auf dem Boden. Bauch und Rücken sind daher durch Farbe unterschieden, außerdem dadurch, daß auf dem Rücken Augen und Spritzlöcher liegen, auf der Bauchseite dagegen Mund, Nasenöffnungen und Kiemenspalten. Schwanzflosse und Afterflosse sind rudimentär oder ganz zurückgebildet. Die Zähne sind meist Mahlzähne und dienen besonders zum Zertrümmern von Molluskenschalen. — 1. *Pristiden* (*Squatinorajiden*) haben zwar ventral gelagerte Kiemenspalten, sonst aber noch die Körpergestalt, Lebensweise und die freien Brustflossen der Haie. Die zum Teil viele Meter langen Tiere haben ihren deutschen Namen „Sägefische“ von der bis zu 2 m langen Säge, dem verlängerten, mit eingekeilten Zähnen versehenen Rostrum. *Pristis antiquorum* Lath. 2. *Rajiden*, Rochen im engeren Sinne, sind die typischen Vertreter der Abteilung. *Raja clavata* L., Nagelrochen, Schwanz mit zahlreichen, stark entwickelten Hautzähnen. *Raja batis* L. (Fig. 520). 3. *Torpediniden*, Zitterrochen, Rochen mit nackter Haut, ausgerüstet mit einem elektrischen Organ. Dasselbe liegt jederseits zwischen den Visceralbögen und dem Extremitätenskelett als ein nierenförmiger Körper, gebildet von zahlreichen, dorsoventral aufsteigenden Säulchen. *Torpedo marmorata* Risso.

III. Unterordnung. *Holocephalen*. Von den typischen Selachiern weichen die Holocephalen oder Meerkatzen in drei Punkten ab. Das Palatoquadratum, welches wenige meißelartige Zähne trägt, ist in der bei *Amphibien* vorkommenden Weise mit dem Schädel untrennbar verwachsen und dient an Stelle des Hyomandibulare als Kieferstiel (Autostylie). Zweitens hat sich als erste Anlage eines Opercularapparates eine zarte Hautfalte vom Zungenbeinbogen aus entwickelt und über die Kiemenspalten hinübergelegt; infolgedessen sind die Kiemenspalten verdeckt und äußerlich nur ein Kiemendeckelspalt sichtbar; ferner sind die Kiemen zu Kammkiemen geworden. Drittens sind die amphicölen Wirbel durch ringförmige Verkalkungen der Chordascheide ersetzt. Placoidschuppen sind nur in spärlicher Zahl, besonders bei jungen Tieren vorhanden. Der bekannteste Repräsentant, *Chimaera monstrosa* L., verdient den Speciesnamen vermöge des auffallend großen Kopfes, von dem aus der Körper sich allmählich in einen feinen Schwanzfaden verjüngt.

Zu den Selachiern werden die paläozoischen *Pleuracanthiden* und *Acanthoden* gerechnet; beide Gruppen besaßen noch keinen Wirbelkörper. Die *Pleuracanthiden* waren diplycerc und werden wegen ihres primitiven Charakters auch *Proselachier* genannt.

II. Ordnung. Ganoiden.

Die Ganoiden bilden eine Übergangsgruppe, in welcher Charaktere der *Selachier* und *Teleostier* in merkwürdiger Weise gemischt sind. Der Darm besitzt die Spiralklappe der *Haie*, außerdem aber eine Schwimmblase mit Schwimmblasengang und die Appendices

pyloricae der *Teleostier*. Selachierähnlich ist das Herz, insofern es einen mit vielen Klappenreihen ausgerüsteten Conus arteriosus hat (Fig. 517 A und B), während die Respirationsorgane wieder an die *Teleostier* erinnern. Die 5 Kiemenbogen tragen mit Ausnahme des letzten Kiemen, welche echte, von dem Opercularapparat des Zungenbeins geschützte Kammkiemen sind. Mit der Bildung des Opercularapparates hat der Zungenbeinbogen seine respiratorische Funktion noch nicht überall verloren, indem er bei *Stören* und *Lepidosteus* eine „Kiemendeckelkieme“ trägt; bei *Stören* findet sich auch noch das Spritzloch nebst Pseudobranchie, bei *Polypterus* nur das Spritzloch. — Das Skelett ist in gewissen Teilen stets verknöchert: große Belegknochen liegen auf dem Schultergürtel, auf der Decke und an der Basis des Schädels (Parasphenoid!); auch die Hornfäden der Flossen sind in knöcherne Flossenstrahlen verwandelt. Im übrigen schwankt das Skelett zwischen zwei Extremen, einerseits äußerst primitiver, knorpeliger Beschaffenheit und völliger Persistenz der Chorda, andererseits ganz außergewöhnlichen Graden der Verknöcherung (opisthocöle Wirbel von *Lepidosteus*). Für den Systematiker wäre es wichtig, Merkmale auffindig zu machen, welche nur den Ganoiden zukommen und zugleich für sämtliche Arten gelten. Für die Ganoidschuppen (Fig. 509, 3) trifft diese Voraussetzung nicht zu, da die *Störe* vollkommen ganoinfreie Knochenplatten, die *Löffelstöre* überhaupt kein Hautskelett oder nur minimale Verknöcherungen haben. Viele lebende Ganoiden und auch die meisten fossilen besitzen Fulcra, Knochenplättchen mit gegabelten Enden, die dachziegelartig in einer Reihe hintereinander den Vorderrand der Flossen decken und ihm größere Festigkeit verleihen (Fig. 10 B); dieselben sind aber bei *Crossopterygiern* (*Polypterus*) und *Amia* nicht vorhanden.

Fig. 521. *Acipenser ruthenus* (nach Haeckel und Kner). *N* Nase, *M* Mund, *O* Operculum mit Kiemendeckelspalt, *Br* Brust-, *B* Bauch-, *R* Rücken-, *A* After-, *S* Schwanzflosse.

Die wenigen rezenten Ganoiden zerfallen in zwei scharf unterschiedene Gruppen, von denen die eine den *Selachiern*, die andere den *Teleostiern* näher steht. Nach der Beschaffenheit des Skeletts hat sie J. Müller als *Knorpelganoiden* und *Knochenganoiden* gegenübergestellt. Da unter den fossilen Formen Verwandte der Knochenganoiden mit gänzlich unverknöcherter Wirbelsäule vorkommen, hat sich die Wahl der Namen als unzweckmäßig herausgestellt; der Gegensatz beider Gruppen muß jedoch nach wie vor aufrecht erhalten werden.

I. Unterordnung. *Chondrostei*, Knorpelganoiden. Die Knorpelganoiden gleichen äußerlich den Haien durch die heterocerke Schwanzflosse, Anwesenheit des Spritzlochs, die Verlängerung des Schädels zum Rostrum und die dadurch bedingte ventrale Lage des Mundes (Fig. 521): in der inneren Anatomie sind sie ihnen ähnlich durch die starke Entwicklung des Knorpelcraniums und (mit Ausnahme der Löffelstöre) durch den Mangel

der Oberkieferreihe; sie kauen mit den median verwachsenen zahnlosen Palatoquadrata wie die *Selachier*. In der Beschaffenheit der Wirbelsäule sind sie sogar noch ursprünglicher als die meisten *Selachier*, da die Wirbelkörper fehlen und die allerdings oft verknöchernenden oberen und unteren Bögen, ebenso wie die gut entwickelten Intercalaria direkt der mit einer dicken Scheide versehenen Chorda aufsitzen (Fig. 476). 1. *Acipenseriden*, Störe, mit starker Panzerung der Haut. *Acipenser sturio* L., Stör, *A. huso* L., Hausen (Schwimmblyse liefert den Hausenleim, die Eier den besten Astrachankaviar), *A. ruthenus* L., Sterlet. 2. *Spatulariden*, Löffelstöre, mit nackter Haut oder winzigen sternförmigen Verknöcherungen, spatelförmigem, langem Rostrum, mit bezahntem Oberkiefer vor dem Palatoquadratum, *Polyodon folium* Lacep. — Die früher den Stören angeschlossenen silurischen und devonischen *Pteraspiden* und *Cephalaspiden* werden als *Placodermen* zu einer besonderen Fischordnung zusammengefaßt.

II. Unterordnung. *Euganoiden* (*Holostei*). Die *Euganoiden* ähneln den Knochenfischen vermöge der endständigen Mundöffnung und des Mangels des Rostrums und werden mit ihnen daher oft als „*Telostomen*“ vereint; dies läßt sich rechtfertigen, da auch sonst die Ähnlichkeit mit Knochenfischen überwiegt: daß der Schädel verknöchert ist, daß Oberkiefer und Zwischenkiefer vorhanden (Kieferkauer), die Palatoquadrata zurückgedrängt und durch die Schädelbasis voneinander getrennt sind. Der Körper ist bedeckt von Cycloidschuppen oder typischen, rhombischen Ganoidschuppen, deren schön irisierende Ganoinschicht sehr gut auch an den Versteinerungen zu erkennen ist. Die lebenden Formen haben sämtlich eine stark verknöcherte Wirbelsäule und eine diphyckerke (Fig. 10 A) oder homocerke (Fig. 10 C) Schwanzflosse, während bei den fossilen *Euganoiden* ausgedehnte Persistenz der Chorda und Heterocerkie sehr häufig sind.

1. Tribus. *Polypteriden*, Flösselhechte, Schuppen rhombisch; anstatt der Radii branchiostegi breite Kehlplatten; ein weites Spritzloch ohne Pseudobranchie vorhanden; die paarigen Flossen bestehen aus einer beschuppten Achse und scheinbar fiederig ansitzenden Flossenstrahlen (*Archipterygium biserialis*). *Polypterus bichir* Geoffr. im Nil, diphycker, Larve mit 1 Paar äußerer Kiemen. Nahe verwandt die paläozoischen und mesozoischen, teils diphyckerken, teils heterocerken *Crossopterygier*. 2. Tribus. *Lepidosteiden*, Schuppen ebenfalls rhombisch, Radii branchiostegi vorhanden, ebenso Pseudobranchien, aber keine Spritzlöcher. *Lepidosteus osseus* L. (Nordamerika). Nahe verwandt sind zahlreiche mesozoische Formen. 3. Tribus. *Amiaden*, leiten zu Teleostiern über, indem die Schuppen echte Cycloidschuppen sind, der Conus arteriosus des Herzens rudimentär, der Bulbus in Entwicklung begriffen ist (Fig. 517 B). *Amia calva* Bonap. Amerika. Nahe verwandt sind viele fossile, besonders jurassische Fische mit zum Teil unvollkommen verknöcherner Wirbelsäule. — Zu den *Euganoiden* sind ferner noch zahlreiche fossile Formen zu rechnen, die den *Lepidosteiden* und *Polypteriden* näher stehen als den *Amiaden*, wie z. B. die meist paläozoischen *Heterocerken*.

III. Ordnung. Teleostier, Knochenfische.

Die Teleostier verdanken ihren Namen der starken Verknöcherung des Skeletts, welche in der Rumpfregeion zur Bildung knöcherner amphicöler, mit kräftigen Rippen ausgestatteter Wirbel führt und dem Schädel samt seinem Visceralskelett die früher schon besprochene, komplizierte Zusammensetzung aus zahl-

reichen, primären und sekundären Knochen verleiht (Fig. 511). Die Teleostier haben wie die Knochenganoiden Ober- und Zwischenkiefer (Kieferkauer); dieselben sind nicht selten unbezahnt, da auch andere Knochen der Mundhöhle, die Palatinreihe, das Zungenbein, die Kiemenbögen, Ossa pharyngea superiora und inferiora (bei *Cyprinoiden* letztere allein), der Vomer, selten auch das Parasphenoid Zähne tragen können. — Die Verknöcherung führt ferner häufig zur Bildung von Gräten, meist gegabelter, oberhalb der Rippen in den Lig. intermuscularia liegender, knöcherner Fäden, welche sich durch ihre Gestalt sowie dadurch, daß sie nie knorpelig präformiert sind, von den Rippen unterscheiden. Endlich verknöchern auch beide Teile des Flossenskeletts, wobei die knorpelig präformierten Flossenstützen, „die Carpalia“ bzw. „Tarsalia“, sehr klein bleiben, während die den Hornfäden entsprechenden „Strahlen“ fast die ganze Breite der Flosse einnehmen. Die Strahlen sind — das ist systematisch wichtig — entweder weich und biegsam (Weichstrahler, *Malacopteren*) oder hart und stachelartig (*Acanthopteren*); im ersten Fall (Fig. 522 *Br*, *A*, *B*, *R*₂) bestehen sie aus zahlreichen hintereinander gereihten Knochenstückchen; im letzteren

Fig. 522. *Perca fluviatilis* (aus Leunis-Ludwig). *N* vordere und hintere Nasenöffnung, *K* Kiemendeckel, *Br* Brustflossen, *B* Bauchflossen, *A* After-, *S* Schwanz-, *R*₁ erste Rückenflosse (Stachelflosse), *R*₂ zweite Rückenflosse (vorwiegend von weichen Flossenstrahlen gebildet), *Sl* Seitenlinie.

Fall sind die Knochenstückchen eines Strahls zu einem einzigen, festen Stachel verwachsen (*R*₁), welcher — ab und zu durch giftige Drüsen unterstützt (*Scorpaena*, *Amphacanthus*) etc. — ein wichtiges Verteidigungsmittel ist. Die Schwanzflosse ist in der Regel homocerk; die Diphycerkie der *Aale*, *Quappen* u. a. ist wohl sekundär erworben. Das Hautskelett fehlt selten (*Silurus glanis*, *Cottus gobio*), meist besteht es aus Cycloid- oder Ctenoidschuppen (Fig. 509, 1 u. 2), seltener aus Stacheln oder ausgedehnten Knochenplatten, welche bei *Panzerwelsen* mit echten Hautzähnen bedeckt sind.

Der Zungenbeinbogen trägt stets die Membrana branchiostega und den Kiemendeckel, dagegen keine Kiemendeckelkieme oder nur Rudimente derselben. Die funktionierenden Kiemen, echte Kammkie-men, sind auf die 4 ersten Kiemenbögen beschränkt und sind demnach jederseits 4 Doppelreihen, wenn nicht eine weitere Reduktion auf 3 $\frac{1}{2}$, 3 oder 2 $\frac{1}{2}$ Doppelreihen eingetreten ist. Meist findet sich die Pseudo-branchie, niemals dagegen das Spritzloch. Anstatt des Conus arteriosus des Herzens (bei *Butirinus* vorhanden) findet sich der Bulbus arteriosus des Arterienstiels; eine Spiralklappe ist im Darm nicht nach-

weisbar, dagegen häufig App. pyloricae. Bei den meisten Teleostiern existiert eine Schwimmblase, während der Schwimmblasengang häufig fehlt.

Von allen Wirbeltieren — mit Ausnahme des *Amphioxus*, der *Cyclostomen* und vielleicht auch einiger *Ganoiden* — unterscheiden sich die *Teleostier* dadurch, daß die Geschlechtsprodukte keinen Teil der Niere benutzen, um nach außen zu gelangen. Entweder werden sie (Eier der *Salmoniden*) durch die Pori abdominales entleert oder durch besondere Kanäle, die nichts anderes als abgekapselte Teile der Leibeshöhle sind. Eine Begattung findet nur bei einigen wenigen lebendig gebärenden Arten (*Zoarces viviparus*, *Anableps*, *Cyprinodonten*) statt. Die Regel ist, daß Männchen und Weibchen zur Laichzeit, während deren sie oft besonders lebhafte Farben, manche auch merkwürdige Hautauswüchse (Perlorgane) erhalten, zusammen schwimmen und es dadurch ermöglichen, daß die Geschlechtsprodukte gleich nach der Entleerung im Wasser zusammentreffen. So erklären sich die kolossalen Schwärme, in denen manche Fische, wie *Heringe* und *Thunfische*, alljährlich zu bestimmten Zeiten ihre Laichplätze aufsuchen. Diese Verhältnisse sind ferner der Grund, weshalb bei fast allen Knochenfischen die künstliche Befruchtung so leicht gelingt. Durch vorsichtiges Drücken und Streichen der Bauchdecken des Weibchens von vorn nach hinten entleert man in eine Schüssel die Eier, breitet über dieselben den aus dem Männchen durch Druck gewonnenen Samen vorsichtig aus und mischt beide durch schonendes Umrühren unter Wasserzusatz. Die befruchteten Eier werden in besondere Brutkästen in durchfließendes Wasser gebracht und täglich die etwa sterbenden ausgesucht und entfernt. Wenn die jungen Fischchen aus den Eihüllen ausschlüpfen, haben sie einen ansehnlichen Dottersack; bevor die letzten Reste des eingeschlossenen Dotters aufgebraucht sind, müssen sie in Brutteichen ausgesetzt und gefüttert werden.

Die Sorge für die junge Brut übernehmen in seltenen Fällen die Fische selbst, und zwar merkwürdigerweise meistens die Männchen. Die männlichen *Stichlinge* und *Macropoden* z. B. bauen Nester, in welche die Weibchen die Eier ablegen, und verteidigen die Eier gegen alle Angriffe; die Männchen der *Lophobranchier* (Fig. 523, *Seepferdchen* und *Seenadeln*) haben zur Aufnahme der Eier eine Tasche auf der Bauchseite, aus der die junge Brut nach beendeter Embryonalentwicklung ausschlüpft. — Eine Metamorphose kennt man von den aalartigen Fischen, deren Larven früher als besondere Arten, *Leptocephaliden*, beschrieben wurden. Die *Leptocephaliden* sind durchsichtige Fischchen mit farblosem Blut, mächtigem Schwanz und äußerst kleinem Rumpf; sie leben normalerweise am Grunde des Meeres über 500 m tief. Unser Flußaal wandert, um sich fortzupflanzen, ins Meer und bekommt die für Tiefseefische charakteristischen riesigen Augen. Seine Larven (*L. brevirostris*) kehren nach beendigter Metamorphose in großen Schwärmen (Montée) in die Flüsse zurück. Die Männchen steigen im allgemeinen nicht weit in die Flußläufe auf und erwarten die Weibchen nahe den Mündungen.

Systematik. Da ungefähr dreißigmal so viel Arten von *Knochenfischen* existieren, als *Selachier* und *Ganoiden* zusammengenommen, ist ihre Einteilung verwickelter. Die Gruppierung nach dem Bau der Schuppen hat sich als unausführbar erwiesen, da Cycloid- und Ctenoidschuppen bei nahe verwandten Fischen, selbst bei gewissen Arten in einem und demselben Tiere vorkommen. Man muß überhaupt mehrere Merkmale zugleich

berücksichtigen: ob ein Schwimmblasengang vorhanden ist (*Physostomen*) oder fehlt (*Physoclisten*), ob die Flossen weiche oder harte Strahlen haben (*Malacopteren* und *Acanthopteren*), ob die Bauchflossen abdominal (*P. abdominales*) oder thoracal (*P. thoracici*) oder jugular (*P. jugulares*) liegen. Dazu kommen Besonderheiten der Kiefer, der Kiemen und der Ossa pharyngea inferiora.

I. Unterordnung. *Physostomen*. Das wichtigste, im Namen ausgedrückte Merkmal der Gruppe, die Anwesenheit des Schwimmblasenganges, ist nur durch Präparation festzustellen; vielfach läßt es im Stich, wenn die Schwimmblase wie bei *Symbranchus*, einem aalartigen Fisch, rückgebildet ist. Daher ist es für die Systematik von Wert, daß sich zwei äußerlich leicht wahrnehmbare Charaktere hinzugesellen: abdominale Lage der Bauchflossen und weiche, gegliederte Beschaffenheit aller oder fast sämtlicher Flossenstrahlen. Die *Physostomen* verdienen besondere Beachtung, weil mehr als zwei Drittel aller eßbaren Fische, namentlich fast alle einheimischen Süßwasserfische, hierher gehören.

Die bekanntesten Süßwasserfamilien sind: 1. die *Cyprinoiden*, *C. carpio* L., Karpfen, *Barbus fluviatilis* Ag., Barbe, *Carassius vulgaris* Nilss., Karausche, *C. auratus* L., Goldfisch, *Tinca vulgaris* Cuv., Schleie, *Abramis brama* L., Brachsen, ferner zahlreiche Weißfische. 2. *Esociden*: *Esox lucius* L., Hecht. 3. *Salmoniden* oder Edelfische, leicht kenntlich an der Fettflosse, einem dorsalen, von Fett erfüllten Hautlappen ohne Knochenstrahlen: *Salmo salvelinus* L., Saibling, *S. hucho* L., Huchen, *Trutta salar* L., Lachs (zur Fortpflanzung in die Flüsse aufsteigend, sonst im Meer), *Trutta fario* L., Forelle, *Coregonus Wartmanni* Bl., Renke, *C. hiemalis* Jur., Kilch, *C. maraena* Bl. Maräne, *Thymallus vulgaris* Nils., Äsche. 4. *Siluroiden*, Welse: *Silurus glanis* L., der größte Süßwasserteleostier Europas, Wels oder Waller. *Malapterurus electricus* L., Zitterwels im Nil, mit mächtigem, elektrischem Organ; tropische Formen sind die mit Knochenplatten und Hautzähnen bedeckten Panzerwelse. 5. *Clupeiden*, grätenreiche, marine Fische: *Clupea harengus* L., Hering. *Clupea sprattus* L., Sprotte. *Alosa vulgaris* C. V., Maifisch, in die Flüsse zur Fortpflanzung aufsteigend. *Alosa pilchardus* Bl., Sardine. Durch Rückbildung der Bauchflossen und schlangenartige Gestalt zeichnen sich aus die *Apodes*: *Anguilla vulgaris* L., Aal, *Gymnotus electricus* L., Zitteraal in Südamerika, mit großem, elektrischem Organ im Schwanz.

II. Unterordnung. *Anacanthinen*. Die *Anacanthinen* sind ebenfalls Weichflosser, haben aber keinen Schwimmblasengang (*Physoclisten*); ihre Bauchflossen liegen vor den Brustflossen an der Kehle (*P. jugulares*). Mit wenigen Ausnahmen (*Lota vulgaris* L., Quappe) sind die *Anacanthinen* marin. Volkswirtschaftlich sind am wichtigsten: 1. die *Gadiden*: *Gadus morrhua* L., Dorsch oder Kabeljau, gesalzen Laberdan, getrocknet Stockfisch; die Leber liefert den Lebertran. *G. aeglefinus* L., Schellfisch. 2. Von links nach rechts stark abgeplattet sind die *Pleuronectiden*. Die in der Jugend symmetrischen Fische werden asymmetrisch, weil sie entweder mit der linken oder rechten Seite des blattförmigen Körpers auf dem Boden liegen. Die aufwärts gewandte Seite wird dunkler gefärbt; auf sie rückt auch das Auge der unteren helleren Seite hinüber. *Pleuronectes platessa* L., Scholle. *Pl. flesus* L., Flunder. *Rhombus maximus* L., Steinbutt. *Hippoglossus vulgaris* Flem., Heilbutt. *Solea vulgaris* Quensel, Seezunge. Rückgebildete Bauchflossen haben die *Ophididen*: *Fierasfer acus* Kaup, kriecht in die Kloake von Holothuriern.

III. Unterordnung. *Pharyngognathen*. Bei vielen einander offenbar nicht verwandten Fischen, sowohl bei Weichflossern wie Hartflossern, ver-

wachsen die Ossa pharyngea inferiora, d. h. die letzten rudimentären Kiemenbögen zu einem unpaaren Stück. — Weichflosser mit bauchständigen Bauchflossen sind die *Scomberesociden*, zu denen ein Teil der „fliegenden“ Fische gehört. *Exocoetus exilis* L. Die Tiere fliegen nicht, sondern steigen wahrscheinlich mit ihren mächtigen, ausgebreiteten Brustflossen wie Papierdrachen gegen den Wind auf. — Hartflosser mit kehlständigen Bauchflossen sind die mit den Papageien an Buntheit rivalisierenden Lippfische, *Labriden*. *Crenilabrus pavo* Brunn.

IV. Unterordnung. *Acanthopteren*. Die an Artenzahl umfangreichste Gruppe der Fische, die Unterordnung der Acanthopteren, gehört zu den Fischen ohne Schwimmblasengang; sie haben meist brustständige Bauchflossen. Das wichtigste Merkmal, der Stachelcharakter der Flossenstrahlen, betrifft nie sämtliche Flossenstrahlen; es genügt, daß mehr als 3 Strahlen der Rücken-, After- und Bauchflosse stachelartig sind. Unter den wenigen Süßwasseracanthopteren sind am bekanntesten *Perca fluviatilis* L. (Fig. 522), der Barsch; *Lucioperca Sandra* Cuv., Zander, Amai; *Gasterosteus aculeatus* L., der durch den Nestbau des Männchens bekannte Stichling. Den Perciden stehen sehr nahe die Seebarsche, *Serraniden*: *Serranus scriba* L., stets, andere Arten mehr oder minder häufig hermaphrodit. Die *Scomberiden* sind die wichtigsten Eßfische der Gruppe: *Scomber scombrus* L., die Makrele, *Thynnus vulgaris* Cuv. Val., der Thunfisch, der zur Laichzeit ähnlich den Häringen in mächtigen Scharen an die Küste zu seinen Laichplätzen wandert, verfolgt von dem ebenfalls zu den Acanthopteren gehörigen *Xiphias gladius* L., dem Schwertfisch. Zu den *Blenniiden* gehört der lebendig gebärende *Zoarces viviparus* Cuv. Weitere Familien sind: *Trigliden*, Panzerwangen: *Trigla gunardus* L., *Dactylopterus volitans* L., ebenfalls ein fliegender Fisch. *Pediculaten*: *Lophius piscatorius* L., die schön gefärbten *Squamipennes* etc.

Fig. 523. *Hippocampus antiquorum*, Männchen (aus Schmarda). *b* Bruttasche, *o* Mündung derselben, *Br* Brustflosse, *R* Rückenflosse.†

V. Unterordnung. *Plectognathen*. Eine kleine Gruppe höchst eigentümlicher, gedrungener Fische ist daran zu erkennen, daß die Oberkiefer mit dem Schädel verwachsen. Einige derselben sind mit parkettartig zusammengefügtten Knochenplatten gepanzert, *Sclerodermen*: *Ostracion quadricornis* L., Kofferfisch, *Balistes caprisicus* Gmel., andere sind mit langen Stacheln bewehrt; *Gymnodonten*: *Diodon hystrix* L., Igelfisch, mit einem weiten Kehlsack, der, mit Luft gefüllt, den Fischen zum Schwimmen dient. Das Fleisch einiger Arten ist giftig.

VI. Unterordnung. *Lophobranchier*. Der gemeinsame Charakter dieser kleinen Gruppe mariner, in Bau und Lebensweise (Brutpflege des Männchens) sehr übereinstimmender Tiere ist in der Beschaffenheit der Kiemen gegeben, deren Blättchen zu blumenkohlartigen Köpfen eingeschrumpft sind. Durch den wie ein Pferdekopf aussehenden Kopf und einen langen, beweglichen Schwanz, mit dem sie sich um Wasserpflanzen festranken, sind ausgezeichnet die *Hippocampiden*: *Hippocampus antiquorum* L., Seepferdchen (Fig. 523), durch langgestreckten Körper die *Syngnathiden*: *Syngnathus acus* L., die Seenadel.

IV. Ordnung. Dipneusten, Lurchfische.

Die Dipneusten haben noch die Gestalt echter Fische (Fig. 524), sie sind wie Fische beschuppt und besitzen paarige Flossen, welche von einem einfach oder doppelt gefiederten Archipterygium gestützt werden. Ein einheitlicher, nicht in Rücken-, Schwanz und Afterflosse gesonderter diphycerker Kamm umgibt den Rücken und das hintere Ende des Körpers. Der Schädel verwächst mit dem Palatoquadratum (Autostylie); er besteht wie auch das übrige Skelett vorwiegend aus Knorpel. Die Chorda dorsalis erhält sich in großer Ausdehnung. Gewöhnlich leben die Tiere im Wasser und atmen mit Kiemen, die von einer Kiemendeckelfalte geschützt werden. Indessen schon im Bau der Kiemen treten Besonderheiten hervor, welche an *Amphibien* erinnern, insofern wenigstens *Protopterus* und junge *Lepidosiren* außer inneren Kiemen äußere Kiemenbüschel besitzen, wie sie vielen *Amphibien* zukommen. Die Ähnlichkeit wird erhöht durch das periodische Auftreten von Lungenatmung. Die Dipneusten leben in den Tropen in Flüssen und Sümpfen, welche während der heißen Zeit in Fäulnis geraten oder ganz austrocknen, so daß die

Fig. 524. *Protopterus annectens* (aus Boas).

Kiemenatmung unmöglich wird. Sie benutzen dann zur Atmung die Schwimmblasen oder, wenn man will, die Lungen, weite unpaare oder paarige Säcke, die mit einem kurzen häutigen Gang ventral in den Ösophagus münden, deren Innenwand zur Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche einen fächerigen Bau besitzt. *Protopterus* hat sogar die Fähigkeit, ganz außerhalb des Wassers zu leben; er vergräbt sich im Schlamm, baut sich daselbst ein Nest, das er mit Schleim austapeziert, und verfällt in einen schlafartigen Zustand. — Wie bei Landbewohnern, hat die Nase doppelte Öffnungen, welche beide einwärts vom Mundrand liegen. Ein besonderer Arterienast geht bei den Dipneumones vom letzten Aortenbogen an die Lunge, und ebenso führen besondere Venen zum Herzen zurück, so daß sich im peripheren Abschnitt schon eine Sonderung von Lungen- und Körperkreislauf entwickelt hat. Auch beginnt die Trennung des Herzens in eine linke arterielle und rechte venöse Hälfte sich auszubilden, besonders im Bereich des Conus arteriosus und des Vorhofes.

Die wenigen Arten, welche noch existieren, sind wahrscheinlich die Reste einer früher reicher entwickelten Gruppe und leben demgemäß über die Welt zerstreut. *Monopneumones*, mit einem Lungensack, in den Flüssen Australiens vertreten durch den *Ceratodus Forsteri* Krefft. — *Dipneumones* mit paariger Lunge, in Südamerika: *Lepidosiren paradoxa* Fitz., in Afrika: *Protopterus annectens* Ow. (Fig. 524). Die Larven beider Arten

haben vier Paar Kiemenbüschel, von denen sich drei bei *Protopterus* dauernd erhalten.

IV. Klasse.

Amphibien, Lurche.

Der bei den *Dipneusten* angebahnte Übergang zum Landleben wird bei den *Amphibien* vollkommen durchgeführt. Während er aber dort nur unter dem Zwange äußerer Verhältnisse erfolgt, ist er hier das notwendige Endresultat einer im Wesen des Organismus selbst begründeten Fortbildung. Daher werden bei den *Amphibien* fast sämtliche Organe von der veränderten Lebensweise betroffen, die Organe der Atmung und der Zirkulation in viel intensiverer Weise als bei den *Dipneusten*, außerdem aber auch die übrigen Organe, die Sinneswerkzeuge, die Extremitäten und im Zusammenhang hiermit Skelett und Körpergestalt.

Die Amphibien unterscheiden sich auf den ersten Blick von den Fischen durch den Mangel der Flossen. Der unpaare Flossensaum erhält sich zwar noch während des Larvenlebens und in einigen Fällen (*Perennibranchiaten*, *Tritonen*) auch noch beim erwachsenen Tier als eine den Schwanz umsäumende Hautfalte, aber er ist nicht in Rücken-, Schwanz- und Afterflosse abgeteilt und auch von keinem eigenen Skelett gestützt (Fig. 4, 5). Die paarigen Flossen haben „pentadactylen

Extremitäten“ Platz gemacht (vgl. S. 494); diese dienen oft noch zum Schwimmen, indem die Zehen untereinander durch Schwimmhäute verbunden sind, daneben aber werden sie auch zum Kriechen und Springen verwandt und besitzen demgemäß eine große Gelenkigkeit in der Verbindung der einzelnen Skelettstücke (Fig. 525). Zu den bei Fischen allein vorhandenen Schulter- und Hüftgelenken gesellen sich Ellbogen- und Kniegelenke zwischen Humerus (bez. Femur *Fe*) einerseits, Radius und Ulna (bez. Tibia *T* und Fibula *F*) andererseits, Hand- und Sprunggelenke zwischen den letztgenannten Stücken und den Carpalien (bez. den Tarsalien *t*, *i*, *f*), endlich gelenkige Verbindungen der Endstücke der 5 Skelettstrahlen, der Phalangen untereinander und mit den Metacarpalien (bez. Metatarsalien). Die Fünffzahl der Zehen wird nicht immer beibehalten, da häufig eine Reduktion auf 4, 3, selbst 2 eintritt.

Fig. 525. Skelett der hinteren Extremität von *Salamandra maculosa* (Larve). *Fe* Femur, *T* Tibia, *F* Fibula, *t* Tibiale, *i* Intermedium, *f* Fibulare, *c* Centrale, 1–5 Tarsalia der zweiten Reihe, 1–5 Metatarsalia und Phalangen der 5 Zehen (aus Gegenbaur).

Für die Extremitätengürtel ist die bei den Fischen noch fehlende, bei den höheren Wirbeltieren vorhandene Verbindung mit bestimmten Teilen des Achsenskeletts von Wichtigkeit. Der Beckengürtel verbindet sich mit der Wirbelsäule, indem sein dorsal vom Hüftgelenk

liegender Abschnitt, das Ilium oder Darmbein, sich an eine Rippe oder beim Mangel derselben an einen Querfortsatz anlegt, während der ventrale Abschnitt, das noch einheitliche Schamsitzbein (*Os ischiopubicum*), mit dem der anderen Seite die Symphyse erzeugt. In den so zustande kommenden Knochenring des Beckens ist bei den Amphibien nur ein Wirbel, der Sacralwirbel, eingeschlossen. Der durch den Landaufenthalt bedingte festere Anschluß der Extremität an die Wirbelsäule tritt uns somit noch auf einer niederen Entwicklungsstufe entgegen. — Noch unvollständiger ist die Befestigung der vorderen Extremität (Fig. 484 A). Der dorsale Abschnitt, die Scapula, endet frei in Muskeln; der ventrale, in Coracoid (*co*) und Clavicula (*cl*) differenzierte Abschnitt trifft mit dem der anderen Seite in einer Art Symphyse zusammen (*firmisternae Anuren*) oder schiebt sich über ihn hinweg (*Urodelen*, viele *Anuren* [*Arcifera*]). Eine Verbindung mit der Wirbelsäule wird nicht erzielt, da die an das Coracoid von rückwärts anschließende Sternalplatte mit keinen Rippen verbunden ist. Letztere sind hierfür zu klein (*Urodelen*) oder fehlen (*Anuren*). Bei den *firmisternen Anuren* grenzt vorn an die Claviculae ein Episternum. Die Wirbelsäule erinnert vielfach (*Perennibranchiaten*, *Derotremen*, *Gymnophionen*, manche *Stegocephalen*) infolge Rückbildung des Intervertebralknorpels durch Amphicölie der Wirbelkörper und Persistenz der Chorda an Fische. Wächst der Intervertebralknorpel stark, so verdrängt er die Chorda ganz oder zum größten Teil; dann bilden sich opisthocöle (*Salamandrinen*) oder procöle Wirbelkörper (die meisten *Anuren*). Bei den *Amphibien* tritt auch die bei *Fischen* nur selten vorhandene, für Landbewohner charakteristische gelenkige Verbindung von Wirbelsäule und Schädel ein, durch welche sich der erste Wirbel (Atlas) von den folgenden unterscheidet.

Der Schädel der *Amphibien* ist meist ausgezeichnet durch die ausgedehnte Erhaltung des Chondrocraniums und die damit zusammenhängende geringe Zahl primärer Knochen (Fig. 526). Die Knochen der Augen- und Nasengegend sind durch das Sphenethmoid gegeben, einen paarigen Knochen bei *Urodelen*, der bei *Anuren* zu einem Knochenring (*os en ceinture*) geschlossen ist; in der Gehörgegend sind meist nur die Prootica, in der Hinterhauptsgegend stets nur die Exoccipitalia vorhanden. Der Mangel des Basioccipitale und Supraoccipitale ist für die Unterscheidung der *Amphibien* von den oft ähnlich aussehenden *Reptilien* von der größten Bedeutung, zumal da mit dem Mangel des Basioccipitale der weitere wichtige Unterschied zusammenhängt, daß die Gelenkverbindung mit dem Atlas durch einen doppelten Condylus occipitalis (*co*) vermittelt wird. — Von Belegknochen sind zu nennen: dorsal die Nasalia (*na*), Frontalia — bei manchen Arten von Praefrontalia begleitet — und Parietalia, letztere beiden bei *Anuren* zu Frontoparietalia (*fp*) verwachsen, ventral das bei den *Amphibien* zum letztenmal mächtig entwickelte Parasphenoid (*ps*).

Eine wesentliche Vergrößerung erfährt der Schädel, indem der hintere Abschnitt des Palatoquadratum, der ansehnliche Quadratknorpel (*Qu*), sich an die Gehörkapsel anlegt und meist mit ihr verschmilzt, während der vordere Abschnitt als Palatinspange (*P*) bis zur Geruchskapsel reicht. Der Quadratknorpel (Kieferstiel) ist auf seiner Außenseite vom Squamosum (*sq*) bedeckt und trägt den von Belegknochen (Dentale etc.) umschiedeten Meckelschen Knorpel (Mandibulare), dessen Gelenkteil wie auch das

Schädel.

Visceral-skelett.

Quadratum selten und auch dann meist unvollkommen verknöchert. Auf der Palatinspange entsteht die Palatinreihe der Belegknochen: Vomer (*vo*), Palatinum (*pal*), Pterygoid (*pt*); davor die Maxillarreihe: Zwischenkiefer (*pmx*) und Oberkiefer (*m*). Zwischen dem hinteren Ende des Maxillare und dem Quadratum besteht eine Lücke, oder dieselbe ist durch den vom Maxillare bis zum Quadratum und Squamosum reichenden Jochbogen (Os jugale *jjg*) überbrückt. Da durch die Verwendung des Quadratum als Kieferstiel das Hyomandibulare funktionslos geworden ist, wird dasselbe rudimentär und wandelt sich in eine Reihe kleiner Skelettstücke um, welche als Hilfsapparate des Gehörorgans funktionieren, die wir in ihrer Gesamtheit Columella (*col*) nennen

Fig. 526.

Fig. 527.

Fig. 526. Froschschädel A von hinten, B von der Seite (im Anschluß an Parker).

Fig. 527. Froschschädel von unten, links nach Entfernung der Belegknochen (nach Wiedersheim).

Chondrocranium: *Gk* Gehörkapsel, *N, N¹* Nasenkapsel, *PP* (*p*) Palatinspange, *As* Alisphenoidknorpel, *Qu* (*qu*) Quadratknorpel, *ob, os* Knorpel, aus dem sonst Basioccipitale und Supraoccipitale hervorgehen. Primäre Knochen: *O lat* (*ol*) Exoccipitale und Condylus occipitalis (*Cocc, co*), *Pro* (*pro*) Prooticum, *E* (*e*) Sphenethmoid. Belegknochen: *Pmx* (*pmx*) Praemaxillare, *M* (*m*) Maxillare, *jjg* (*jjg*) Jugale, *Vo* Vomer, *Pal* Palatinum, *Pt* (*pt*) Pterygoid, *FP* (*pf*) Parietofrontale, *na* Nasale, *Ps* (*ps*) Parasphenoid, *sq* Squamosum; Unterkiefer: *mk* Meckelscher Knorpel mit seinem verknöcherten Ende *m*, *d* Dentale, *an* Angulare; Zungenbeinbogen: *col* Columella, *h¹ h²* Hyoid und Copula; Nervenlöcher: *II* Opticus, *VI* Trigemini, *VI* Abducens, *fo* Foramen magnum. Der Knorpel durch Punktierung deutlich gemacht.

wollen. — Die Beschaffenheit des übrigen Visceralskeletts hängt von der Art der Atmung ab (Fig. 528 A). Solange die Kiemenatmung anhält, finden sich außer der unpaaren, das Corpus hyoideum repräsentierenden Copula noch paarige Hyoidea, die vorderen Zungenbeinhörner, und 4 Paar Kiemenbögen. Beim Übergang zur Luftatmung schwinden die Kiemenbögen ganz oder bis auf Reste, die 1—2 Hinterhörner des Zungenbeins. Für das Verständnis der höheren Wirbeltiere ist es wichtig, daß Reste eines 5. Kiemenbogens als Stützen des Kehlkopfes verwandt werden, und daß das Hyoid mancher *Anuren* bis zum Schädel emporsteigt und mit der Hörkapsel verwächst.

Die durch den Landaufenthalt bedingte Umgestaltung der Sinnesorgane ist fast für jedes derselben nachweisbar. Die Organe der Seitenlinie erhalten sich zwar bei den im Wasser lebenden Larven und den Perennibranchiaten, sonst aber schwinden sie; die Augen werden gegen den eintrocknenden Einfluß der Luft bei den *Salamandrinen* durch obere und untere Augenlider, bei den *Fröschen* durch ein früher als Nickhaut gedeutetes unteres Augenlid geschützt; die Nase wird zugleich Respirationsorgan und demgemäß mit einer inneren, in die Mundhöhle leitenden Öffnung, der Choane versehen. Vor allem vervollkommnet sich das Gehör bei den *Anuren* durch die Ausbildung schalleitender Apparate. Aus dem Spritzloch der Selachier entsteht ein Luftkanal, dessen eines Ende als Tuba Eustachii in den Rachen mündet, dessen anderes Ende, die Trommelhöhle, durch das in den knorpeligen Annulus tympanicus eingespannte Trommelfell geschlossen wird. Die Beziehung des Labyrinths zum Luftkanal wird eine innigere durch das Auftreten der Fenestra ovalis, einer Öffnung in dem das häutige Labyrinth bergenden Petrosum. In der Fenestra ovalis liegt die Steigbügelplatte (ein abgelöstes Stück der knorpeligen Gehörkapsel?). An sie setzt sich die Columella (Hyomandibulare) an, welche sich am anderen Ende mit dem Trommelfell verbindet und die Schwingungen desselben auf das häutige Labyrinth überträgt. Die Skeletteile finden sich auch dann, wenn bei kriechenden Formen (*Urodelen*, *Gymnophionen*), ferner bei *Pelobatiden* Trommelfell und Cavum tympani fehlen. — Das Hirn der Amphibien übertrifft das der Fische durch die stärkere Entwicklung des Großhirns (Fig. 529 *VH*), steht ihm aber nach, indem das Kleinhirn nur eine dünne Marklamelle bildet.

Fig. 529. Hirn vom Frosch. *l* Riechnerven, *Lol* Lobus olfactorius, *f* Trennungsfurche gegen *VH* Großhirnhemisphären, *ZH* Zwischenhirn, *Z* Zirbeldrüse, *MH* Mittelhirn, *HH* Kleinhirn, *NH* Medulla oblongata, *Frh* Rautengrube.

Fig. 528. Hinteres Visceralskelett. A einer kiemenatmenden Larve vom Landsalamander, B einer Kröte (aus Gegenbaur). *a* Zungenbeinkörper, *b* Vorderhorn (Hyoid), *c* Rest der Kiemenbögen.

Am wichtigsten für die systematische Charakteristik der Amphibien sind die Atmungsorgane: daß sowohl Kiemen als Lungen vorkommen. Bei den Larven der *Anuren* finden wir in der Regel innere Kiemen; von denselben entwickeln sich aber, wie bei manchen Fischen, die am meisten dorsal gelegenen Teile verfrüht und zugleich außergewöhnlich stark; sie ragen dann am oberen Ende der Kiemenspalten als drei starke Kiemenbüschel über der Haut hervor, schwinden aber, wenn die übrigen nach außen nicht hervortretenden Kiemenblättchen zur Ausbildung gelangen und der ganze Kiemenapparat durch zwei vom Zungen-

Nervensystem.
Sinnesorgane.

Atmung.

beinbogen entspringende Falten in eine einheitliche Kiemenhöhle eingeschlossen wird, welche durch einen unpaaren, meist linksseitigen, selten einen linken und rechten Porus branchialis (Spiraculum) nach außen mündet. Bei den Jugendstadien der *Urodelen* und *Gymnophionen* ist die starke Entwicklung der drei büschelförmigen „Hautkiemen“ Ursache, daß die Bildung der inneren Kiemen unterbleibt. — Die paarigen Lungen münden mit einer Spalte, der Stimmritze, in das hintere Ende des Pharynx, gewöhnlich direkt, seltener vermittelt einer kurzen Luftröhre, der Trachea. Knorpelige Stücke, letzte Reste von Kiemenbögen, können Luftröhre und Stimmritze stützen und an letzterer zum Spannen der Stimmbänder bei der Tonerzeugung benutzt werden (Larynx). Die Luftatmung ist ein Schluckakt, indem die in den Pharynx aufgenommene Luft durch Kontraktion der Pharynxmuskeln in die Lungen gepreßt wird. — Selten findet man gleichzeitig und dauernd Kiemen und Lungen nebeneinander (*Perennibranchiaten*): gewöhnlich ist eine zeitliche Verteilung derart eingetreten, daß die jungen Tiere durch Kiemen, die älteren durch Lungen atmen, was Ausgangspunkt für die später zu besprechende Metamorphose geworden ist. — Außer den Kiemen und Lungen besitzt auch die Haut der Amphibien eine große respiratorische Bedeutung: das gleiche gilt von Mundhöhle und Pharynx, in denen vermöge des Atmungsmechanismus die Luft lange verweilen muß, häufig auch vom Ösophagus. So erklärt es sich, daß manche *Salamandrin*en (*Spelerpes*, *Desmognathus*, *Plethodon*, *Gyrinophilus*, *Salamandrina*) weder Kiemen noch Lungen haben und ausschließlich auf Haut- und Darmatmung angewiesen sind. Die Capillarnetze der betreffenden Darmabschnitte und der Haut sind demgemäß enorm entwickelt und können sogar in das Epithel eindringen. Mit der Hautatmung hängt es auch zusammen, daß bei *Anuren* die Lungenarterie einen ebenso starken Ast an die Haut wie an die Lunge abgibt (Fig. 531). Die Haut ist dünn und mit zahlreichen Drüsen versehen, die zum Teil Schleim, zum Teil giftige Sekrete produzieren (sog. Parotis, ein Drüsenpaket in der Ohrgegend). Das Epithel ist nach außen durch eine sehr dünne Hornschicht abgeschlossen, die zeitweilig in Zusammenhang abgeworfen wird (Häutung); die Lederhaut ist von großen Lymphräumen unterminiert, deren Anwesenheit es mit sich bringt, daß man namentlich bei *Fröschen* das ganze Integument leicht im Zusammenhang abziehen kann. Verknöcherungen der Haut, bei den fossilen *Stegocephalen* enorm entwickelt, kommen bei den recenten Amphibien selten vor (*Gymnophionen*); dagegen ist bemerkenswert der Reichtum an Chromatophoren, die unter dem Einfluß von Nerven ihre Gestalt verändern und dadurch den Farbenwechsel vieler Amphibien bedingen.

Blutgefäßsystem.

Das Herz der Amphibien (Fig. 530, 531) hat zwei bei *Anuren* scharf getrennte Vorkammern, eine rechte mit venösem Blut (a^1), eine linke, welche zur Zeit der Lungenatmung arterielles Blut (a^2) führt; dagegen findet sich nur eine Kammer (v) und ein äußerlich wenigstens noch einheitlich erscheinender Arterienstamm (aa). Die 3—4 von letzterem entspringenden Arterienbögen verhalten sich verschieden, je nachdem die Atmung durch Kiemen erfolgt oder nicht. Im ersten Fall (Fig. 530) ist an den drei vorderen Arterienbögen ($I-3$) eine doppelte Schließung vorhanden; der eine Weg (b) führt direkt zur Aorta descendens, der andere durch die Kiemenarterien ($I'-3'$) in die Kiemenbüschel und aus dem Capillarnetz derselben durch die Kiemenvenen ebenfalls zur Aorta descendens. Nur der vierte Bogen gibt keine Ge-

fäße an die Kiemen ab, dagegen die Arteriae pulmonales (*p*) an die Lungen. Wenn die Kiemen verloren gehen (Fig. 531), schwindet der dritte Arterienbogen bei vielen Amphibien (namentlich den *Anuren*) gänzlich, von den übrigen drei wenigstens die zu den Kiemen tretenden Gefäße, während die direkten Verbindungen erhalten bleiben und neue Verwendung finden. Der erste Bogen (*1*) liefert die den Kopf versorgenden Carotiden (*c*), der zweite vereinigt sich mit dem der anderen Seite zur Aorta descendens (*ad*), der vierte Arterienbogen (*4*) versorgt als *A. pulmonalis* (*p*) die Lunge; bei *Anuren* gibt er einen zweiten Ast, die *A. cutanea* (*cu*), zur Haut. Eine Längsfalte im Arterienstiel ist so gestellt, daß das dem Körperkreislauf entstammende venöse Blut des rechten Vorhofes der Hauptmasse nach durch den respiratorischen vierten Gefäßbogen in die *A. pulmonales* resp. *A. cutaneae* geleitet wird, während das aus der Lunge durch besondere Venen dem linken Vorhof zuströmende arterielle Blut den Weg zum ersten und zweiten Bogen (Carotiden- und Aortenbogen) einschlägt. So wird eine leidliche Sonderung des Lungen- und Körperkreislaufs bewerkstelligt, obwohl beiderlei Blutströme noch ein gemeinsames Bett (Herzkammer) zu passieren haben; auch können die von Anfang an vorhandenen Verbindungen der Aortenbögen mit der Pulmonalis (Ductus Botalli) und mit dem Carotidenbogen erhalten bleiben (*Urodelen*).

Fig. 530.

Fig. 531.

Fig. 530. Herz und Arterienbögen einer Salamanderlarve (nach Boas). *a*¹ rechte, *a*² linke Vorkammer, *v* Kammer, *aa* Arterienstiel, *ad* Aorta descendens, *as* linker Aortenbogen, *1*–*4* Arterienbögen, *b* direkte Schließung derselben, *l* Kiemenschließung, *1*¹–*3*¹ Kiemenkreislauf, *p* Art. pulmonalis, *c* Carotis, *k* Kiemen.

Fig. 531. Herz und Arterienbögen des Frosches (etwas schematisiert). *a*, rechte, *a*², linke Vorkammer, *v* Ventrikel, *aa* Arterienstiel, *ad*, *as* rechter und linker Bogen der Aorta descendens, *c* Carotiden, *l* Lingualis, *ve* Vertebralis, *ss* Subclavia, *cu* Cutanea, *p* Pulmonalis, *1*, *2*, *4* die drei erhaltenen Arterienbögen.

Für den Geschlechtsapparat (Fig. 500) gilt ähnliches wie bei den *Haien*. Die Eier gelangen aus dem traubigen Eierstock in die weiten Mündungen der Müllerschen Gänge (Oviducte) und werden in Ausweitungen derselben (Uterus) mit Gallerthüllen umgeben. Die Spermatozoen dagegen passieren den vorderen Abschnitt der Nieren und werden durch die Harnleiter entleert. Dieser vordere Abschnitt kann

Urogenital-
system.

sich vom hinteren rein exkretorischen unterscheiden; auch besteht die Tendenz, die Ausführwege des hinteren Abschnitts vom Harnsamenableiter zu trennen. Selten (*Alytes*, *Discoglossus*) erhält sich (ähnlich den *Amnioten*) vom vorderen Abschnitt nur der samenausführende Teil und bildet ein vom Harnleiter gesondertes Vas deferens (auch als Müllerscher Gang gedeutet). Die Unterschiede zu den *Selachiern* bestehen vornehmlich darin, daß die Nieren als kompakte, häufig bohnenförmige Körper innerhalb der Leibeshöhle liegen und daß eine Harnblase vorhanden ist, welche vor dem Darm angebracht ist und sich von vorn in die Kloake öffnet, während die Urogenitalkanäle von rückwärts in letztere einmünden. Neben den Geschlechtsdrüsen finden sich oft mehrere intensiv gefärbte Fettkörperlappen, die vor dem Eintritt der Laichperiode am besten entwickelt sind.

Bei den Amphibien kommt eine Art Begattung vor. Die *Tritonen* schwimmen spielend miteinander, bis das Männchen eine äußerst kompliziert und zierlich gebaute Samenkapsel entleert, welche das Weibchen in die Kloake aufnimmt. Bei den froschartigen *Amphibien* klammert sich das oft kleinere, auf dem Weibchen hockende Männchen mit seinen vorderen Extremitäten hinter den Vorderextremitäten des Weibchens fest und wartet tagelang, bis die Eiablage erfolgt, worauf das Männchen seinen Samen über die Eier ausspritzt, welche bald darauf die bei allen Amphibien herrschende totale, aber inäquale Furchung beginnen. Demgemäß sind die *Batrachier* (mit Ausnahme der viviparen *Pseudophryne*) ovipar; ovipar sind auch die meisten geschwänzten Amphibien, doch ermöglicht die Aufnahme des Sperma in die weiblichen Geschlechtswege, daß einige unter ihnen, wie *Spelerpes fuscus*, *Salamandra maculosa* und *S. atra*, lebendig gebären. Brutpflege findet sich bei *Anuren* weitverbreitet und wird bald vom Männchen, bald vom Weibchen ausgeübt. Das Männchen der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*) wickelt nach der Befruchtung die Eischnüre um seine Beine und verkriecht sich in Erdlöcher, bis die jungen Tiere zum Auskriechen reif sind. Das Männchen von *Rhinoderma Darwini* hat einen weiten, von dem Pharynx ausgestülpten Kehlsack, in welchem es die jungen Tiere bis zur Beendigung der Metamorphose beherbergt. Bei *Pipa americana* werden die befruchteten Eier vom Männchen dem Weibchen auf den Rücken gestrichen, wo sie in dicht aneinander grenzende Taschen der Haut, die in ihrer Gesamtheit an eine Bienenwabe erinnern, eingeschlossen werden. Auch bei den Gattungen *Nototrema* und *Notodelphys* besorgen die Weibchen das Brutgeschäft, indem sie die Eier in einen auf dem Rücken gelagerten Sack aufnehmen.

Entwick-
lung.

Die Entwicklung der Amphibien hat von jeher in den weitesten Kreisen Interesse erweckt als das einzige leicht zu beobachtende Beispiel von Metamorphose bei den Wirbeltieren. Die Metamorphose ist um so deutlicher ausgeprägt, je mehr sich der Bau des ausgebildeten Tieres vom Bau der Fische und damit auch vom Bau der fischähnlichen Larven entfernt. Dies gilt für die *Batrachier*; aus dem Ei schlüpft die Kaulquappe (Fig. 4), welche keine Lunge, dafür aber drei Kiemenbüschel, keine paarigen Extremitäten, dafür aber einen dem Frosch fehlenden Ruderschwanz, d. h. einen mit einem unpaaren Flossensaum eingefassten Schwanz besitzt. Bei der Metamorphose schwinden die äußeren Kiemenbüschel und entstehen zunächst innere Kiemen, welche durch eine Hautfalte (Kiemendeckel) überwachsen und in eine Kiemenhöhle eingeschlossen werden, welche durch eine unpaare oder durch

paarige Öffnungen (Spiracula) nach außen mündet. Später werden die inneren Kiemen und der Ruderschwanz als Larvenorgane resorbiert, während dafür die Lungen und die paarigen Extremitäten hervorsprossen. — Bei allen *geschwänzten Amphibien* vereinfacht sich die Metamorphose, indem gewöhnlich nur die drei Kiemenbüschel schwinden und in ihrer Funktion durch Lungen ersetzt werden. Manchmal kommen dazu noch Gestaltsveränderungen, Veränderungen der Bezahnung und Umwandlung des Ruderschwanzes in einen drehrunden Schwanz. Der letzte Rest einer Metamorphose geht verloren, wenn die Kiemen neben den Lungen dauernd beibehalten werden (*Perennibranchiaten*). Noch in anderer Weise kann die Metamorphose in Wegfall kommen, wenn die ganze Entwicklung, wie bei *Hylodes Martinicensis*, *Rana opisthodon*, *Hyla nebulosa*, *Pipa americana*, in den Eihüllen abläuft, aus denen dann gleich die fertigen kleinen Frösche auskriechen.

I. Ordnung. Urodelen, Schwanzlurche.

Die Urodelen sind unter den Amphibien vermöge ihres langgestreckten, von niedrigen Beinen getragenen geschwänzten Körpers den Fischen noch am ähnlichsten. Ihre Wirbelsäule besteht aus zahlreichen Wirbeln, von denen ein ansehnlicher Teil, die Caudalwirbel, hinter dem Kreuzbeinwirbel liegt. Rippen sind zwar vorhanden, aber so klein, daß sie das Sternum nicht erreichen. Letzteres ist im allgemeinen schwach entwickelt oder fehlt. Trommelfell, Trommelhöhle und Ohrtrompete (Tuba Eustachii) fehlen; ebenso fehlt mit den Stimmbändern die Fähigkeit der Lautbildung.

I. Unterordnung. *Perennibranchiaten* (*Ichthyodea*). Dauernd sind 2 bis 3 Paar Kiemenspalten, drei äußere Kiemenbüschel und ein Ruderschwanz vorhanden, ferner amphicöle Wirbel. Zwei Kiemenspalten: *Necturus maculatus* Rafin (*Menobranhus lateralis* Sav.). *Proteus anguineus* Laur., der Olm der Adelsberger Grotte und anderer Höhlen des Karsts, Lungen rudimentär; als Höhlenbewohner ist das Tier blind, indem es rückgebildete Augen hat, welche außerdem von Muskeln bedeckt und daher funktionsunfähig sind. Auffallend groß sind die Zellen der Gewebe, ganz besonders die Blutkörperchen. Blinde amerikanische Formen: *Typhlomolge Rathbuni* (unterirdische Flüsse von Texas), *Typhlotriton spelaeus* (Höhlen von Missouri, Augen werden erst nach der Metamorphose rückgebildet). — *Siren lacertina* L., drei Kiemenspalten, Nordamerika.

II. Unterordnung. *Derotremen*. Kiemen rückgebildet, ein Kiemenloch erhalten. *Cryptobranchus Alleghanensis* Daud. (*Menopoma Alleghanense* Harl.). Durch Verlust des Kiemenloches leitet zu den Salamandrinen über der über 1 m lange *Megalobatrachus maximus* Schleg. (*Cryptobranchus japonicus* Hov.), die größte lebende Amphibie.

III. Unterordnung. *Salamandrinen*. Nach Verlust der Kiemen schließen sich die anfangs vorhandenen vier Kiemenspalten. Der Ruderschwanz erhält sich bei der Gattung *Molge* (*Triton*): *M. cristata* Laur., *M. alpestris* Laur., *M. vulgaris (taeniata)* L., während bei der Gattung *Salamandra* die geschlechtsreifen Tiere drehrunde Schwänze haben. *Salamandra maculosa* Laur. und *S. atra* Laur. sind beide lebendig gebärend. *S. atra* führt sogar im Mutterleibe seine Metamorphose zu Ende, da die jungen Tiere genügend Nahrung finden, weil von zahlreichen Eiern nur 2 sich entwickeln und von dem Speisebrei leben, zu dem die übrigen Eier zerfallen. — Bei den Tritonen kommt es vor, daß die Larven, durch äußere Um-

stände an der Metamorphose verhindert, die Kiemen behalten und geschlechtsreif werden (Neotenie). Noch mehr trifft das Gesagte für manche Arten der Gattung *Amblystoma* zu. *Amblystoma tigrinum* Green (*mexicanum*) behält im Naturzustand unter normalen Verhältnissen die Kiemen dauernd bei und heißt dann *Siredon pisciformis* Shaw, Axolotl; wenn dieser durch ungünstige Wasserverhältnisse gezwungen wird, sich zum *Amblystoma* zu verwandeln, wird er nicht geschlechtsreif, ein Zeichen, daß das Verharren auf dem *Siredon*-zustand die Norm ist, während für andere Arten, wie *A. opacum* Grav. und *A. punctatum* L., umgekehrt die Beendigung der Metamorphose die natürliche Entwicklungsweise darstellt. Nahe verwandte Arten würden, wenn man sich scharf an die systematischen Begriffe halten wollte, weit zu trennen und verschiedenen Unterordnungen einzureihen sein, das *A. tigrinum* als *S. pisciformis* den *Perennibranchiaten*, die beiden anderen *Amblystomen* den *Salamandrinen*. Man ist daher geneigt, die *Perennibranchiaten* als neotene, d. h. im Larvenzustand geschlechtsreif gewordene Tiere zu deuten.

Hier schließen sich außer ausgestorbenen großen Salamandrinen (dem früher als Menschenskelett „homo diluvii testis“ beschriebenen tertiären *Andrias Scheuchzeri*) die im Carbon auftretenden und in der Trias schon wieder verschwindenden, zum Teil riesigen *Stegocephalen* an, die sich durch starke Beschuppung des Körpers und Knochenpanzerung des Kopfes von den Urodelen unterschieden, manche auch durch die labyrinthisch eingefaltete Schmelzoberfläche der Zähne (*Labyrinthodonten*) und ihre Doppelwirbel (rachitome und embolomere Wirbel).

II. Ordnung. Anuren, Batrachier, Froschlurche.

Die Anuren haben sämtlich den gedrungenen Körperbau unserer Kröten und Frösche. Derselbe ist durch die geringe Zahl (7—9) der Rumpfwirbel und das gänzliche Fehlen des Schwanzes bedingt. Hinter dem Sacralwirbel folgt als Repräsentant einer Schwanzwirbelsäule nur ein langer, säbelförmiger Knochen, das Os coccygis. Rippen sind selten in Resten vorhanden; meist scheinen sie ganz zu fehlen, da ihre Anlagen mit den Proc. transversi verschmelzen und die auffällige Größe derselben bedingen. Um so stattlicher sind die vielfach zum Klettern und Springen dienenden Extremitäten. — Trommelfell und Trommelhöhle sind entsprechend der starken Stimme der Tiere gut entwickelt und nur bei den *Pelobatiden* rudimentär. Metamorphose in der Regel durch Kaulquappen.

I. Unterordnung. *Aglossen*. Krötenartige Batrachier mit rückgebildeter Zunge und unpaarer Mündung der Tubae Eustachii. *Pipa americana* Laur., wegen der Brutpflege Wabenkröte genannt. *Xenopus (Dachylethra) capensis* Cuv.

II. Unterordnung. *Phaneroglossen*. Zunge vorhanden, Tubae Eustachii münden jederseits getrennt. 1. *Raniden* (*Firmisternien*), Frösche, Ober- und Zwischenkiefer bezahnt, Unterkiefer zahnlos; hintere Extremitäten lang, zum Sprung geeignet. *Rana esculenta* L., grüner Wasserfrosch, laicht im Mai und Juni, Männchen mit Schallblasen ausgerüstet; *Rana temporaria* L., brauner Grasfrosch, laicht im März; letzterem ähnlich die selteneren *R. arvalis* Nils. und *R. agilis* Thom., in Amerika *R. catesbiana* Shaw (*mugiens* Daud.), Ochsenfrosch. 2. *Pelobatiden*, Knoblauchskröten, ähneln in der Bezahnung des Oberkiefers den Fröschen, in der Fortbewegungsweise den Kröten: *Pelobates fuscus* Laur., mit besonders großen Kaulquappen; *Bombinator igneus* Laur., Unke; *Alytes obstetricans* Laur., wegen der Brutpflege

des Männchens Geburtshelferkröte benannt. — 3. *Bufoniden*, Kröten mit zahnlösem Oberkiefer, ohne Sprungvermögen; reichliche Hautdrüsen, besonders hinter dem Ohr zu einem Paket vereint, liefern ein giftiges, die Schleimhäute (der Augen!) reizendes Sekret. *Bufo vulgaris* Laur., *B. viridis* Laur., *B. calamita* Laur. — 4. *Hyliden* (*Discodactylen*). Zehen enden mit kleinen Haftscheiben, welche es den Tieren ermöglichen, an senkrechten Wänden emporzuklettern. Eine einheimische Form ist der durch besonders schönen Farbenwechsel ausgezeichnete Laubfrosch *Hyla arborea* L. (Die Familien 2—4 werden wegen des Schultergürtels als *Arcifera* zusammengefaßt.)

III. Ordnung. Gymnophionen. Blindwühlen.

Die ausschließlich tropischen Blindwühlen bohren sich Gänge in feuchter Erde, um auf kleinere wirbellose Tiere Jagd zu machen. Infolge dieser unterirdischen Lebensweise sind die Augen klein und unter der Haut verborgen, die Extremitäten gänzlich rückgebildet, der Körper wurmförmig gestreckt, die rechten Lungen auf Kosten der linken entwickelt, was alles den Tieren Ähnlichkeit mit Schlangen gibt. In der Haut sind fast stets kleine Knochenschuppen eingelagert; Trommelfell und Trommelhöhle fehlen. Die Wirbelkörper sind amphicöl. In der Jugend ist ein später schwindendes Kiemenloch vorhanden; innerhalb der Eischalen haben manche Arten drei Paar wundervolle Kiemenbüschel (Fig. 532), ein Beweis der Zugehörigkeit zu den Amphibien. *Cöciliden*: *Ichthyophis glutinosus* L., Ceylon, *Coecilia gracilis* Shaw (*lumbricoides* Daud.), Amerika.

Fig. 532. Embryo von *Ichthyophis glutinosus* (aus Boas nach Sarasin).

II. Unterstamm.

Amnioten.

Wirbeltiere, welche im Embryonalleben ein Amnion und eine Allantois haben, deren embryonales Nierensystem (Urniere, Urnierengang, Müllerscher Gang) in seiner Funktion durch die bleibende Niere abgelöst wird und dann nur so weit, als es zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte dient, erhalten bleibt, bei denen zwar Kiemenspalten als vorübergehende Bildungen zur Entwicklung kommen, Kiemen und Kiemenatmung dagegen gar nicht mehr auftreten.

V. Klasse.

Reptilien oder Kriechtiere.

Die Reptilien wurden wegen der großen Ähnlichkeit der Körpergestalt lange Zeit systematisch mit den *Amphibien* vereinigt, zu denen sie in der Tat ihrer Erscheinungsweise nach eine vollkommene Parallel-

gruppe bilden. Der schlanke Habitus der *Salamandrinen* wiederholt sich unter den Reptilien bei den *Eidechsen*, die gedrungene Körperform der *Batrachier* bei den *Schildkröten* und manchen *Erdagamen*, die Wurmähnlichkeit der *Cöcilien* bei *Blindschleichen*, *Ringelechsen* und *Schlangen*. Um so mehr müssen die unterscheidenden Merkmale betont werden, bei deren Besprechung wir zwei Gesichtspunkte im Auge behalten müssen: 1. daß die Reptilien zu den Amnioten gehören und daher im Embryonalleben die Merkmale derselben (Urniere, Allantois und Amnion) besitzen, 2. daß sie, wenn auch viele von ihnen im Wasser leben, in ihrem ganzen Bau, im gänzlichen Mangel der Kiemenatmung, in der Beschaffenheit der Haut und des Skeletts sich wie echte Landtiere verhalten.

Die Haut der Reptilien ist, um der Trockenheit der Luft besser Widerstand zu leisten, stark verhornt, so daß man an der Epidermis ein vielschichtiges Stratum Malpighii und ein vielschichtiges Stratum corneum unterscheiden kann. Das Stratum corneum ist an den Zehenspitzen zu kräftigen Krallen entwickelt, Hornscheiden der Zehenenden, deren dorsale Seite (Krallenplatte) stärker entwickelt ist als die ventrale (Krallensohle). Ein weiterer Schutz erwächst den Tieren durch die dicke, vielfach zu Leder gerbbare Cutis, in welcher gar nicht selten Knochen-

platten eingelagert sind. Typische Hautdrüsen fehlen; doch finden sich drüsartige Einsenkungen der Haut, welche verhornte Epithelmassen produzieren (Schenkel- und Analporen der *Saurier*, Rücken-, Anal- und Moschusdrüsen der *Crocodile*) (Fig. 536 b). — Das Achsenskelett, Schädel wie Wirbelsäule, besteht fast ganz aus Knochen; nur ausnahmsweise erhält sich — bei den *Hatterien* und den mit amphicölen Wirbeln ausgerüsteten *Ascalaboten* — die Chorda in ansehnlichen Resten. Meist sind die Wirbel procöl.

Fig. 533. Schädel der Natter von unten (aus Wiedersheim). Cranium: *Eth* Ethmoidalknorpel, *F* und *P* die von der Schädeldecke abwärts gewucherten Frontalia und Parietalia, *Bs* Basisphenoid (im vorderen Abschnitt auch Parasphenoid), *Ep* Basioccipitale, *Ol* Exoccipitale, *Cocc* Condylus occipitalis, *II* Opticusloch. *Fo* Fenestra ovalis; Visceralskelett: *Pmx* Prämaxillare, *M* Mandibulare, *Ts* Transversum, *Vo* Vomer, *Pl* Palatinum, *Pt* Pterygoid, *Qu* Quadratum, *Squ* Squamosum, *Ch* Choane.

Kopfskelett.

Was das Kopfskelett anlangt, so zeigen die *Reptilien* (wie die ihnen sehr nahe stehenden *Vögel*) viele Merkmale, welche sie mit den *Amphibien* teilen, durch die sie sich dagegen von den *Säugetieren* unterscheiden. Besonders gilt das vom Visceralskelett. Wie bei *Amphibien* befestigt sich das hintere Ende des Palatoquadratum resp. da eine knorpelige Palatinspange nicht mehr angelegt wird, der Quadratknorpel an die Gehörkapsel; derselbe verknöchert als Quadratbein, dessen Gelenkfläche den aus vielen Knochen bestehenden Unterkiefer trägt. Auf der Basis des Quadratum, bei *Lepidosauriern* sogar zwischen dasselbe und den Schädel eingeschoben, liegt das Squamosum. Auf seiner Hinterseite endet die in der Fenestra ovalis eingefügte Columella, das zu einem Gehörknöchelchen umgewandelte Hyomandibulare. Vom Quadratum

aus nach vorn erstreckt sich die häufig bezahnte Palatinreihe, Pterygoid, Palatinum und Vomer. Vor der Palatinreihe wiederum, im allgemeinen parallel zu ihr, liegt die Kieferreihe, Maxillare und Prämaxillare. Äußerst charakteristisch für die *Reptilien* ist die Befestigung des hinteren Maxillarendes. Außer dem bei Wirbeltieren weit verbreiteten Jochbogen (Fig. 537) findet sich hier das Os transversum, ein Knochen, welcher bei *Fischen*, *Amphibien*, *Vögeln* und *Säugetieren*, freilich auch bei *Schildkröten* vermißt wird; er bildet eine Brücke zwischen Maxillar- und Palatinreihe, indem er vom hinteren Ende des Maxillare an das Pterygoid herantritt (Fig. 533). — Vom hinteren Visceralskelett erhält sich der Zungenbeinkörper und im besten Fall 3 Paar Hörner (Hyoid und 2 Kiemenbogen); häufig ist das Hyoid oder ein Kiemenbogen zurückgebildet. Weitere Reste der Kiemenbögen sind in den Larynxknorpeln gegeben.

An der Schädelkapsel selbst ist die hintere, vollkommen verknöcherte Region besonders beachtenswert. Außer den Exoccipitalia sind Basi- und Supraoccipitalia vorhanden. Indem das Basioccipitale sich zwischen die Exoccipitalia mit einem ansehnlichen, den Hauptteil des Hinterhauptgelenks bildenden Fortsatz einschiebt, entsteht als ein äußerst wichtiges Merkmal für die Unterscheidung von *Reptilien* und *Amphibien* der unpaare Condylus occipitalis. Vor dem Basioccipitale liegt das Basisphenoid, mit welchem das nach vorn in einen schnabelartigen Fortsatz (Rostrum) ausgezogene rudimentäre Parasphenoid verschmolzen ist. Im dorsalen Abschnitte überwiegen die Belegknochen, Parietalia (häufig untereinander verschmolzen und zur Aufnahme des Scheitelauges vom Foramen parietale durchbohrt), Frontalia, Nasalia, dazu Post- und Präfrontalia, Postorbitalia, meist auch Lacrymalia.

Die Ethmoidalgegend bleibt fast ganz knorpelig; Ali- und Orbitosphenoida sind selten ansehnlich, außerdem in den einzelnen Ordnungen variabel. In der Gehörregion ist nur das Prooticum (Petrosum) konstant; Epitoticum und Opisthoticum (Paroccipitale) verschmelzen gewöhnlich mit den Occipitalia. Nur bei den Schildkröten ist das Opisthoticum ein auffallend großer und selbständiger Knochen. — Der Jochbogen der *Reptilien* (bei *Schlangen* vollkommen rückgebildet) kann ein doppelter sein, ein unterer, welcher die Fossa orbito-temporalis (Augenschläfengrube) wie bei den meisten Wirbeltieren nach außen und unten begrenzt und von Jugale und Quadratojugale gebildet wird, und ein oberer, welcher im Bogen zur Schädeldecke aufsteigt und dort das Postfrontale oder einen demselben angelagerten Knochen, das Postorbitale, in sich aufnimmt. Von vorn steigt dann an das Postfrontale ein Fortsatz des Jugale empor, Fossa orbitalis und temporalis scheidend, von hinten das Squamosum (Supratemporale?), die Fossa temporalis in zwei Abschnitte trennend. Die *Hatterien* haben beide Bögen, die *Saurier* und *Chelonier* nur den oberen, die *Crocodylier* nur den unteren mit einem Fortsatze des Jugale zum Postfrontale.

Wie alle höheren landbewohnenden Wirbeltiere, besitzen die *Reptilien* eine freie Beweglichkeit des Kopfes, welche einerseits durch die schärfere Abgliederung einer Halsregion, andererseits durch eine doppelte Gelenkbildung ermöglicht wird. Der konvexe Condylus occipitalis bildet mit einer konkaven Gelenkfläche des ersten Halswirbels ein Gelenk für die Nickbewegungen des Kopfes. Die Drehbewegungen

dagegen (die Drehungen um die Längsachse) werden durch eine Verschiebung der beiden ersten Halswirbel gegeneinander bewirkt, wobei dieselben zum Atlas und Epistropheus werden. Der erste Halswirbel, der Atlas, ist ein ziemlich gleichmäßig dicker Knochenring. Der Körper des Wirbels, welcher in dem Ring eine Anschwellung bilden sollte, ist selbständig geworden und beginnt bei den Reptilien mit dem Körper des zweiten Halswirbels, des Epistropheus, zu verwachsen; er bildet den Zahnfortsatz desselben, um welchen sich der Atlasring samt dem aufruhenden Schädel bei den Drehungen des Kopfes bewegt. — Auch sonst wird die Wirbelsäule reicher gegliedert. Da in der Regel 2 Sacralwirbel sich mit dem Beckengürtel verbinden, werden Lenden-, Kreuzbein- und Schwanzwirbel noch schärfer als bei den Amphibien geschieden. Ferner kommt es zur Sonderung von Hals- und Brustwirbeln, weil nur die langen Rippen der Brustwirbel, dagegen nicht die kurzen Halsrippen sich mit dem Sternum verbinden (Fig. 484 C). Da die reichere Gliederung der Wirbelsäule durch die Verbindung mit den Extremitäten veranlaßt wird, schwindet sie, wenn die Extremitäten bei *Schlangen*, *Blindschleichen*, *Ringelechsen* rückgebildet werden.

Wenn Extremitäten vorhanden sind, schwankt die Zahl der Zehen zwischen 3 bis 5 (meist 4 oder 5). Am Beckengürtel sind Scham- und Sitzbeine durch das Foramen obturatum geschieden und mit den entsprechenden Knochen der anderen Seite in einer doppelten Symphyse verbunden. Am Schultergürtel sind nur Scapula und Coracoid konstant; eine Clavicula findet sich bei Schildkröten und Sauriern, bei letzteren auch ein Episternum (Fig. 484 C). Systematisch am wichtigsten ist an der hinteren Extremität die Verlegung des Sprunggelenkes mitten in den Tarsus hinein, so daß bei der Bewegung die Tarsalien der ersten Reihe mit Tibia und Fibula, die der zweiten Reihe mit den Metatarsen fest verbunden bleiben (Intertarsalgelenk, Fig. 548 C).

Respira-
tionsorgane.

Da bei keinem Reptil auch nur vorübergehend Kiemen vorhanden sind, werden die embryonal sich anlegenden Kiemenspalten noch vor dem Verlassen der Eihüllen rückgebildet. Auch die Hautatmung spielt nicht mehr die wichtige Rolle wie bei den Amphibien, und so werden die Lungen die Träger der Atmung, wie sie es bei Vögeln und Säugtieren sind. Man kann daher bei *Reptilien* eine allmählich fortschreitende Vervollkommnung der Atmungsorgane verfolgen. Zum Larynx gesellt sich stets eine von Knorpeln gestützte Trachea, die sich entweder direkt in die zwei Lungensäcke öffnet oder zuvor sich in zwei Bronchen gabelt. Die Lunge selbst ist bei primitiven Formen nur in ihren peripheren Teilen gefächert; bei den höheren Reptilien wird aber auch der einheitliche Binnenraum abgeteilt, indem Scheidewände von der Peripherie bis an den „intrapulmonalen Bronchus“ herantreten (Fig. 497). Die ausschließliche Lungenatmung führt zu wichtigen Fortschritten in der Teilung des Herzens in eine linke arterielle und eine rechte venöse Hälfte und in der Sonderung der Gefäße in Körper- und Lungengefäße (Fig. 534). Die beiden Vorkammern (a^1 , a^2) lassen schon durch die tiefe Einschnürung der Oberfläche die vollkommene Trennung erkennen; in der Kammer (v^1 , v^2) bildet sich ebenfalls eine Scheidewand aus;

Blutgefäß-
system.

dieselbe ist aber bei *Schildkröten*, *Eidechsen* und *Schlangen* sehr unvollständig; selbst bei den *Crocodylen*, bei denen die Trennung innerlich vollkommen durchgeführt ist, sieht die Kammer äußerlich wie ein einheitlicher Abschnitt aus. Auch kommt es bei den *Crocodylen* noch zu einer Mischung von arteriellem und venösem Blut, indem zwischen den großen,

Fig. 534.

Fig. 535.

Fig. 534. Herz des *Crocodyls* mit abgehenden Arterien, schematisiert; a^1 rechte, a^2 linke Vor-
kammer, v^1 rechte, v^2 linke Kammer, o^1 rechtes, o^2 linkes Ostium atrioventriculare. Die aufsteigende Arterie ist in 3 Äste gespalten, von denen zwei, Arteria pulmonalis p und linker Aortenbogen as aus der rechten, einer aus der linken Kammer entspringt. Letzterer Stamm hängt mit dem linken Aortenbogen durch das Foramen Panizzae zusammen und gibt ab: ad den rechten arteriellen Aortenbogen, s die Subelavien, c die Carotiden, $1, 2, 4$ die Zahlen der mit den Amphibien vergleichbaren Arterienbögen; die Pfeile geben die Richtungen des arteriellen und venösen Blutstromes an.

Fig. 535. Eingeweide eines *Alligators*. ZB Zungenbeinkörper (bei † perforiert), ZH Zungenbeinhörner, Oe Ösophagus, Tr Trachea, Lg, Lg¹ Lungen, H Herz, L, L¹ Leber, M Magen, Sp sehnige Stelle desselben, P Pylorus, Md, Ed Mittel- und Enddarm (aus Wiedersheim).

von den beiden Kammern aufsteigenden Aortenbögen eine Kommunikation, das Foramen Panizzae, bestehen bleibt. Eine weitere Mischung der Blutsorten wird durch die Art und Weise, in welcher sich die Arterienbögen auf die Herzkammern verteilen, herbeigeführt. Der bei *Fischen* und *Amphibien* noch einheitliche aufsteigende Arterien-

stamm ist durch innere Scheidewände, die sich aber nur selten oberflächlich bemerkbar machen, in 3 Gefäße zerlegt. Eines derselben entspringt aus dem rechten Kammerabschnitt, führt somit venöses Blut und übernimmt den letzten, die Lungengefäße abgebenden Arterienbogen; es ist die A. pulmonalis (*p*). Ein zweites Gefäß entspringt aus dem linken Herzen, ist daher rein arteriell und übernimmt den größten Teil der übrigen Arterienbögen, den Teil, der zu den Carotiden (*c*) (I. Bogen) und zum rechten Aortenbogen (*ad*) (rechte Seite des II. Bogens) wird. So bleibt für das dritte Gefäß nur der linke Aortenbogen (*as*) übrig (linke Seite des II. Bogens), der sich mit dem korrespondierenden rechten, der Aorta descendens, verbindet. Dieser linke Arterienbogen entspringt merkwürdigerweise aus dem rechten Herzen und enthält daher venöses Blut; er versorgt hauptsächlich die Eingeweide. Zwischen ihm und dem rechten Aortenbogen findet sich bei *Crocodylen* das Foramen Panizzae. Der venöse Charakter des linken Arterienbogens und die Unvollständigkeit der Kammer-scheidewand (resp. die Anwesenheit des Foramen Panizzae) verhindern, daß bei den Reptilien eine völlige Scheidung eines Lungen- und Körperkreislaufs erzielt wird. Bei manchen *Schildkröten* kommt dazu noch ein drittes Moment: daß die Pulmonalarterien, wie bei *Urodelen* (Fig. 498 II *dB*, 530), durch linke und rechte Anastomosen (Ductus Botalli) mit den Aortenbögen in Verbindung bleiben.

Nerven-
system.
Sinnes-
organe.

Zu den durch den Landaufenthalt bedingten Unterschieden der *Reptilien* von den *Amphibien* gesellen sich Merkmale höherer Organisation. Das Hirn zeigt zwei Fortschritte: das Kleinhirn wird — besonders bei *Schildkröten* und *Crocodylen* — wieder ansehnlicher; das Großhirn umwächst nach rückwärts und abwärts das Zwischenhirn und bildet den Schläfenlappen der Großhirnhemisphären. Wohlentwickelt wie bei keinem anderen Wirbeltier ist das Parietalorgan, welches bei manchen *Sauriern* als ein unpaares, dorsales Auge unter der Haut im Foramen parietale lagert. Die paarigen Augen besitzen Augenlider (meist ein oberes und ein unteres, sowie eine Nickhaut), häufig (*Chelonier*, *Saurier*) einen Ring von Knochenplättchen in der Sclera. Eine neue durch ein kleines Trommelfell (Membrana tympani secundaria) geschlossene Durchbrechung des Petrosus, die Fenestra rotunda, bringt Cavum tympani und Labyrinth in engeren Zusammenhang.

Urogenital-
system.

Im Nierensystem finden wir die bei Vögeln und Säugetieren herrschenden Verhältnisse. Im Embryo funktioniert zunächst nur die Urniere (Wolffscher Körper) mit dem Urnierengang; caudalwärts von ihr entsteht erst später die bleibende Niere mit dem Ureter, während der embryonale Nierenapparat zugrunde geht mit Ausnahme der Teile, welche vermöge ihrer Beziehung zum Hoden beim Männchen erhalten bleiben und zum Nebenhoden und Vas deferens werden. Beim Weibchen wird der Müllersche Gang, welcher beim Männchen auch angelegt, aber rückgebildet wird, zum Eileiter. Meist münden die Urogenitalkanäle in die Rückenwand des Darmes (Kloake), selten in die Verlängerung der Harnblase (*Chelonier*). Letztere fehlt bei *Schlangen* und *Crocodylen*.

Entwick-
lung.

Fast sämtliche Reptilien legen Eier; nur unter den *Lepidosauriern* gibt es Formen, welche normalerweise, wie z. B. die *Kreuzottern*, viele *Riesenschlangen*, die *Blindschleichen* und einige *Eidechsen*, lebendig gebären. Die Eier sind den Vogeleiern ähnlich, indem die große dotterreiche Eizelle von einer Eiweißschicht und nach außen

davon von einer fibrösen, häufig verkalkenden Schale umhüllt wird. Zum Öffnen der Schale besitzen die Embryonen einen Eizahn, welcher bei *Lepidosauriern* aus Dentin, sonst wie bei den Vögeln aus Horn besteht. Auch darin herrscht Übereinstimmung, daß die Eier, bevor sie abgesetzt werden, im Innern der mütterlichen Ausführungsgänge schon befruchtet worden sind und die Entwicklung begonnen haben. Um die innere Befruchtung zu ermöglichen, finden sich Begattungsorgane, welche systematisch von Interesse sind, da sie in ihrem Bau bei den *Schlangen* und *Sauriern* einerseits, bei den *Schildkröten* und *Crocodilen* andererseits einen besonderen Charakter tragen. Die Unterschiede treffen mit Unterschieden in der Gestalt der Kloakenspalte und der Haut zusammen, so daß man nach allen diesen Merkmalen die Reptilien in zwei Unterklassen trennen kann, in *Lepidosaurier* und *Hydrosaurier*; die eine Unterklasse wird von den *Eidechsen*, *Schlangen* und *Rhynchocephalen*, die andere von den *Schildkröten* und *Crocodilen* gebildet.

I. Unterklasse.

Lepidosaurier, Plagiotremen.

Das gemeinsame Merkmal der *Saurier* und *Ophidier*, welches den Namen Plagiotremen veranlaßt hat, ist die quere Form der Kloakenspalte (Fig. 536a), hinter welcher beim Männchen paarige Copulationsorgane liegen. Jeder Penis ist ein Schlauch, der für gewöhnlich in einem Sack eingeschlossen liegt, bei der Begattung aber wie ein Handschuhfinger umgestülpt wird und auf der so zutage tretenden Oberfläche mit Widerhaken bewaffnet sein kann. — Der Name Lepidosaurier bezieht sich auf die Bedeckung der Haut mit Hornschuppen und Schildern (S. 480). Die bindegewebige Lederhaut bildet abgeplattete Papillen, welche sich insofern an die Fischschuppen anschließen lassen, als sie bei manchen Arten (*Anguis*, *Pseudopus*) noch Knochenplatten enthalten. Durch sie wird die Beschaffenheit der Oberhaut bestimmt. Indem die Hornschicht auf der Höhe der Papillen besonders dick ist und an den Grenzen derselben sich verdünnt, entstehen rhombische und ovale Hornblätter, die entweder parkettartig nebeneinander liegen: Schilder, oder sich dachziegelförmig von vorn nach hinten decken: Schuppen. Die Regel ist, daß der Kopf mit regelmäßig angeordneten und daher auch besonders benannten Schildern bedeckt ist, der Rumpf dagegen mit Schuppen, die in Quer-, Schräg- und Längsreihen stehen. Die gesamte Hornschicht der Lepidosaurier ist nach außen durch eine Lage fest aneinander schließender verhornter Zellen zusammengehalten, die Pseudocuticula, welche, obwohl sie nicht ein Ausscheidungsprodukt von Epithelzellen ist, sondern selbst aus Zellen besteht, vielfach Cuticula genannt wird. Sie ist nach außen von einer echten, aber sehr unscheinbaren Cuticula überzogen. Da nun alle verhornten Zellen abgestorben sind und einer periodischen Erneuerung bedürfen, wird die Hornschicht bei den *Schlangen* und vielen *Sauriern* im Zusammenhang (Natternhemd) alljährlich abgeworfen und durch eine neue ersetzt.

Fig. 536. Hinteres Rumpfteile mit hinteren Extremitäten und Schwanzbasis einer Eidechse (aus Leunis-Ludwig). a Kloakenspalte, b Schenkelporen, sca Analschild.

Während der Dauer dieser periodischen Häutungen, welche trotz ihres verschiedenen histologischen Charakters denen der *Arthropoden* sehr ähnlich sind, kränkeln die Tiere und sterben namentlich in der Gefangenschaft leicht ab.

Alle *Lepidosaurier* sind im Skelett an der schlanken Beschaffenheit der Schädelknochen (Fig. 533, 537, 538) zu erkennen, welche namentlich bei den *Sauriern* einen nur unvollkommenen Abschluß der Schädelkapsel bewirken. Das Quadratbein ist beweglich am Schädel befestigt. Die innere Choane liegt, wie bei Amphibien, weit vorn an der Schädelbasis (Fig. 533 *Ch*), doch beginnt schon die Bildung des harten Gaumens. In der Scheidewand der Herzkammer ist eine weite Kommunikation zwischen linkem und rechtem Abschnitte vorhanden. — Die 3 Ordnungen der *Lepidosaurier* sind einander nahe verwandt und durch so viele Übergangsformen verbunden, daß eine scharfe Scheidung kaum möglich ist.

I. Ordnung. Prosaurier, Rhynchocephalen.

Die *Rhynchocephalen* gleichen den Eidechsen nicht nur in ihrer gesamten Körperform (4 fünfzehige Extremitäten), sondern auch in wichtigen anatomischen Merkmalen: Bau des Schultergürtels, Anordnung der Palatinreihe (kein harter Gaumen), Anwesenheit des Epipterygoids (Pseudocolumella), quere Kloakenspalte, Bau der Lunge. Zugleich leiten sie aber auch zu den *Hydrosauriern*, besonders den *Crocodylen* über, da ein doppelter Jochbogen vorhanden und das Quadratum am Schädel fest verbunden ist. Merkwürdig ist das mächtige Bruststernum mit Bauchrippen, die Processus uncinati der echten Rippen und das gänzliche Fehlen von Begattungsorganen. Die Chorda ist sehr unvollkommen verdrängt, die Wirbel daher amphicöl. Da die *Rhynchocephalen* schon in den paläozoischen Formationen (*Proterosaurier* und *Mesosaurier* im Perm) auftreten und somit zu den ältesten Reptilien gehören, betrachtet man sie als nahe Verwandte der Stammformen, aus denen sowohl die Eidechsen, als auch die Crocodile, vielleicht auch die Schildkröten hervorgegangen sind. Der einzige lebende Vertreter, *Sphenodon* (*Hatteria*) *punctata* Gray, lebt auf kleinen Inseln bei Neu-Seeland.

II. Ordnung. Saurier, Echsen.

Die Saurier oder eidechsenartigen Reptilien unterscheidet man von den *Schlangen* meist an den vier gut entwickelten Extremitäten; allein es gibt einige Formen, welche, obwohl unzweifelhafte Saurier, wie die *Blindschleichen* und *Ringelechsen*, vollkommen extremitätenlos und daher schlangenähnlich sind. Zum Erkennen dieser rückgebildeten Saurier kann dann dienen, daß Reste des Extremitätenskeletts, das Schulterblatt und das an der Wirbelsäule festsitzende Darmbein, vor allem aber das bei Schlangen nie auftretende Sternum, erhalten sind. — Im Schädel treffen wir einen eigentümlichen, wahrscheinlich vom Quadratum abgegliederten Knochen, der nur bei Sauriern und *Rhynchocephalen* (vielleicht in abweichender Form auch bei *Schildkröten*) vorkommt, hier aber mit Ausnahme der *Amphisbänen* und *Chamäleon*s allgemein verbreitet ist (Fig. 537 *co*). Er steigt senkrecht vom Pterygoid zum Parietale des Schädeldaches auf und hieß früher wegen seiner schlanken Gestalt „Columella“; er wird besser Epipterygoid ge-

nannt, da jener Name in der Reptilienanatomie schon für das gleichfalls schlanke Hyomandibulare vergeben ist. — Die Knochen der Kieferreihe sind fest untereinander verbunden, so daß die von ihnen umschlossene Mundspalte keiner besonderen Erweiterung fähig ist; sie werden durch einen oberen Jochbogen (vgl. S. 565) an das Quadratbein angeschlossen. In der äußeren Erscheinung der Saurier ist bemerkenswert die Anwesenheit von Augenlidern, besonders der Nickhaut, und das Vorkommen des Trommelfells, welches die durch die Ohrtrumpete in den Pharynx mündende Trommelhöhle nach außen abschließt. Nur die *Amphisbänen* machen eine Ausnahme, indem Augenlider, Trommelfell und Trommelhöhle fehlen; Verwachsung der Augenlider zu einer durchsichtigen Membran nach Art der Schlangen findet sich auch bei den *Ascaloboten*.

Fig. 537. Schädel von *Ameiva vulgaris* (nach Leunis Ludwig). *pr* Prämaxillare, *na* Nasale, *pf* Präfrontale, *fr* Frontale, *p* Postorbitale (darüber und darunter das Parietale), *sq* Squamosum, *qj* Quadratojugale (meist als Squamosum oder Supratemporale gedeutet), *q* Quadratum, *pt* Pterygoid, *co* Columella (Epipterygoid), *tr* Transversum, *j* Jugale, *la* Lacrymale, *m* Maxillare, *ar* Articulare, *an* Angulare, *d* Dentale, *cr* Coronoideum.

I. Unterordnung. *Ascaloboten*. Eidechsen mit breiter, vorstreckbarer Zunge, unvollkommen verknöchertem Skelett, mit persistenter Chorda und amphicölen Wirbeln; die Haut mehr gekörnelt als beschuppt. Die meisten Arten haben an den Enden der Zehen rauhe Haftlappen, welche es ihnen ermöglichen, an senkrechten Wänden oder sogar an der Unterseite von Zimmerdecken zu laufen. *Tarentola mauritanica* L. (*Ascalobotes fascicularis* Daud.) Gecko.

II. Unterordnung. *Crassilinguien*. Zwei im Bau des Skeletts und der Lungen übereinstimmende Familien, *Iguaniden* und *Agamiden*, haben ein weiteres gemeinsames Merkmal in der dicken, fleischigen, aus dem Mund gar nicht oder kaum vorstreckbaren Zunge. Die *Iguaniden* oder *Leguane*, auf Amerika beschränkt, oft mit abenteuerlichen Rückenkämmen und Hals-säcken ausgerüstet, sind pleurodont, d. h. ihre Zähne sind auf der inneren Seite des Kiefers festgewachsen. *Basiliscus americanus* Laur. Die altweltlichen *Agamiden* sind acrodon, d. h. die Zähne sitzen auf der Kieferkante: *Draco volans* L., ein kleiner Saurier mit seitlichen, von Rippen gestützten Hautfalten, welche durch Spreizen der Rippen zu einem Fallschirm ausgebreitet werden können.

III. Unterordnung. *Fissilinguien*. Die dünne und lange, am freien Ende in zwei Zipfel gespaltene Zunge kann weit aus dem Munde hervorgestreckt und bei *Varanus* in eine besondere Scheide zurückgezogen werden. — Amerikanisch sind die *Tejiden* (*Ameividen*): *Ameiva surinamensis* Laur.; Bewohner der Alten Welt sind die *Lacertiden*: die in Deutschland einheimischen *Lacerta agilis* L. und die lebendig gebärende *L. vivipara* Jacq., am Südsüdhang der Alpen die viel größere smaragdgrüne *L. viridis* Laur. Die ebenfalls der Alten Welt angehörenden größten lebenden Saurier, die *Varaniden*, stehen den übrigen *Fissilinguien* anatomisch sehr entfernt. *Varanus niloticus* L., welcher den Crocodileiern nachstellen soll. Durch

Verkümmerung der Extremitäten und Anwesenheit von Knochenschuppen zeichnen sich die *Seinciden* aus: *Scincus officinalis* Laur.

IV. Unterordnung. *Brevilinguien*. Die kurze Zunge ist am Ende eingekerbt, das Innere der Hornschuppen von Knochenschuppen gestützt. Es besteht eine Neigung zur Rückbildung der Extremitäten. *Anguiden*: *Anguis fragilis* L., die schlangenähnliche, extremitätenlose, lebendig gebärende *Blindschleiche*, *Ophisaurus apus* P. (*Pseudopus Pallasi* Cuv.), Scheltopusik mit rudimentären Beinen.

V. Unterordnung. *Annulaten*. Die *Ringelexsen* oder *Amphisbäniden* sind sowohl in Gestalt als auch in manchen anatomischen Merkmalen schlangenähnlich, Epipterygoid und Extremitäten fehlen, wenn auch das Becken, bei *Chiroleis* sogar Sternum und kleine Vorderbeine erhalten bleiben. Trommelfell und bewegliche Augenlider fehlen. Die rechte Lunge ist rückgebildet, die linke langgestreckt. Die Augen sind rudimentär, da die Tiere, in der Erde vergraben, meist in Ameisenhaufen leben. Ein sehr charakteristisches Merkmal ist die durch Quer- und Längsfurchen in viereckige Tafeln abgeteilte Haut. *Blanus (Amphisbaena) cinereus* Vand., Südeuropa.

VI. Unterordnung. *Vermilinguien*. Die *Chamäleoniden*, die einzige Familie der Gruppe, haben eine lange, fleischige Zunge, welche am Boden der Mundhöhle zusammengerollt liegt, zeitweilig aber hervorgeschleudert wird, um mit dem äußersten, verbreiterten, schleimbedeckten Ende Insekten zu fangen. Weitere Merkmale sind die irisartig funktionierenden, ringförmigen Augenlider, die Kletterfüße, an denen die 3 Mittelzehen verwachsen sind, die 2 Außenzehen nach rückwärts gedreht werden können, der lange Kletterschwanz, der Mangel des Epipterygoids, der Clavicula, des Episternum, des Trommelfelles und der Trommelhöhle. Am bekanntesten sind die Chamäleons wegen des lebhaften Spieles ihrer Chromatophoren, deren wechselnde Kontraktionszustände den sprichwörtlich gewordenen Farbenwechsel verursachen. *Chamaeleon vulgaris* Daud. in Spanien und Nordafrika.

Den Eidechsen stehen ferner sehr nahe die *Pythonomorphen* der Kreide, langgestreckte Meeresreptilien mit kräftigem Ruderschwanz und flossenartigen vorderen und hinteren Extremitäten.

III. Ordnung. Ophidier, Schlangen.

Die Schlangen unterscheiden sich von den meisten *Sauriern* durch den Mangel der Extremitäten und die damit zusammenhängende gleichförmige Beschaffenheit der langgestreckten Wirbelsäule, in welcher man nur noch Rumpf- und Schwanzwirbel auseinander halten kann. Den Schwanzwirbeln und dem Atlas fehlen die Rippen, alle übrigen Wirbel tragen lange äußerst bewegliche Rippen, welche zur Fortbewegung dienen, indem sie den Körper auf ihren distalen, durch ein Ligament verbundenen Enden balancieren. Da es nun *Saurier* ohne Gliedmaßen gibt, so ist weiter zu beachten, daß bei den Schlangen auch die Extremitätengürtel: Scapula, Ilium und namentlich das Sternum, verloren gegangen sind; nur die *Riesenschlangen* haben noch Reste der hinteren mit einer Klaue endenden Extremität und des Beckens, welches aber die Wirbelsäule nicht mehr erreicht. Fußlose *Saurier* und echte *Schlangen* unterscheiden sich ferner dadurch voneinander, daß die Bauchseite der *Saurier* mit Schuppen, die der *Ophidier* mit queren Schienen bedeckt ist. Schließlich diene zur Unterscheidung die Be-

schaffenheit der Sinnesorgane und der Kiefer. Von den Hilfsapparaten des Gehörs ist die Columella zwar vorhanden, dagegen fehlen Trommelfell, Paukenhöhle und Ohrtrompete. Auch die Augenlider scheinen bei flüchtiger Untersuchung zu fehlen; eine genauere Untersuchung lehrt jedoch, daß sie vor der Cornea, von ihr durch den Tränensack getrennt, zu einer uhrglasartigen, durchsichtigen Membran (vordere Cornea) verwachsen sind, welche dem Auge der Schlangen den starren, gläsernen Blick verleiht. — Der Kieferapparat (Fig. 533, 538) zeichnet sich durch seine enorme Dehnbarkeit aus, welche es den Schlangen gestattet, ganze Tiere, die einen größeren Durchmesser haben als sie selbst, zu verschlucken, nachdem sie dieselben — *Riesenschlangen* z. B. kleine Wiederkäuer — umringelt und zermalmst haben. Die Dehnbarkeit hat zum Teil ihre Ursache darin, daß die Unterkiefer in der Symphyse nur durch ein elastisches Band verbunden und daß die Kiefer- und Gaumenknochen (mit Ausnahme des kleinen Zwischenkiefers) am Schädel beweglich angebracht sind. Ferner sind fast alle in Betracht kommenden Knochen, die Squamosa (*Sq*), Quadrata (*Q*) und Transversa (*Tr*), langgestreckt und schlank. Ganz besonders aber wird die freie Beweglichkeit des Kieferapparates gewährleistet für den Oberkiefer durch den gänzlichen Mangel des Jochbogens, für den Unterkiefer dadurch, daß sein Träger, das Quadratum, durch Einschalten des Squamosum vom Schädel weit abgerückt ist. Um den Bissen durch die Mundspalte in den Schlund und die Speiseröhre hinunterzuschieben, sind die Knochen der Gaumenreihe mit hakenförmigen, sich in das Opfer einschlagenden Zähnen bewaffnet. Eine weite Ausdehnung des Darms endlich wird ermöglicht durch die Nachgiebigkeit seiner Wand und die große Beweglichkeit der ventral durch kein Sternum zusammengehaltenen Rippen.

Fig. 538. Schädel einer *Grubenotter* (aus Boas). *Px* Prämaxillare, *N* Nasale, *Pf* Präfrontale, *Fr* Frontale, *Pf* Postfrontale, *Pa* Parietale, *Sq* Squamosum, *Os* Occipitale superius, *Q* Quadratum, *h* Hyomandibulare (Columella), *Pt* Pterygoid, *Tr* Transversum, *Pal* Palatinum, *Mx* Maxillare, *1* Dentale, *3* Articulare.

Die Bezeichnung ist bei den nicht giftigen Schlangen eine gleichförmige auf Kiefer- und Gaumenknochen (Fig. 533). Vomer und meist auch die untereinander verwachsenen Praemaxillaria sind von der Bezeichnung ausgeschlossen. Bei den giftigen Arten (Fig. 538) dagegen treten im Oberkiefer die Giftzähne auf, die sich von den übrigen Zähnen durch ihre besondere Größe und ihre Verbindung mit einer umfangreichen Giftdrüse unterscheiden. Der Ausführgang der Drüse mündet an der Basis des Zahns; das Gift, welches aus ihm beim Biß infolge des durch die Kaumuskeln auf die Drüse ausgeübten Drucks vorquillt, wird auf der vorderen Seite des Zahns entweder durch eine

Rinne (Furchenzähne) bis zur Spitze fortgeleitet (Fig. 539 A) oder, wenn die Ränder der Rinne miteinander verwachsen (Fig. 539 B), durch einen an Basis und Spitze geöffneten Kanal (Röhrenzähne). Bei Schlangen mit Furchenzähnen finden sich vor oder hinter denselben noch gewöhnliche Zähne; hat sich der Giftzahn dagegen zum Röhrenzahn vervollkommen, so ist er der einzige funktionierende Zahn des kleinen, ihm als beweglicher Sockel dienenden Oberkiefers (Fig. 538), während einige an Größe abnehmende Zähne, welche hinter ihm stehen können, nur zum Ersatz bestimmt sind.

Fig. 539. Giftzähne. A Furchenzahn einer Brillenschlange, B Röhrenzahn einer Klapperschlange, A₁, B₂ die zugehörigen Querschnitte, g Giftkanal, p Pulpahöhle (nach Boas).

Aus der inneren Anatomie verdient die asymmetrische Beschaffenheit der Lungen Beachtung. Schon bei den *Riesenschlangen* ist die linke Lunge erheblich kleiner als die rechte; sie ist bei *Nattern* und *Giftschlangen* rudimentär oder ganz geschwunden. Bei den *Typhlopiden* scheint umgekehrt die rechte rückgebildet zu werden. Die bei *Sauriern* vorhandene Harnblase fehlt. Die Exkrete, vorwiegend Harnsäure, gelangen als feste Masse in die Kloake und bilden den Hauptteil der Schlangenexkremente, da bei der außerordentlichen verdauenden Kraft des Schlangensmagens nur spärliche Faeces entleert werden.

I. Unterordnung. *Angiostomen*. Bei einer Reihe kleiner, in der Erde wühlender blinder Schlangen, *Typhlopiden*, ist die Mundspalte noch nicht dehnbar, da die Tiere von kleinen Insekten leben; Transversum fehlt, Reste vom Becken sind vorhanden. *Typhlops vermicularis* Merr.

II. Unterordnung. *Peropoden*. Die *Riesenschlangen* stehen den Sauriern am nächsten, da sie noch paarige Lungen und Stummeln von hinteren Extremitäten, dagegen keine Giftzähne haben; sie sind teils vivipar, teils bebrüten sie ihre Eier; sie erwürgen ihre Beutetiere durch ihre enorme Muskelkraft. *Python reticulatus* Schn., 6—9 m lang; *Boa constrictor* L., 4 m lang.

Fig. 540. Kopf der Kreuzotter (nach Blanchard).

III. Unterordnung. *Colubriformien*. Natterartige Schlangen mit reichlicher Bezahlung des Oberkiefers, aber ohne Extremitätenstummel. Die Tiere sind für den Menschen teils ungiftig, teils giftig, ohne daß es möglich wäre, zwischen beiden eine scharfe Grenze zu ziehen. Ungiftig sind die *Aglyphen*, bei denen keine Furchenzähne vorhanden sind: *Tropidonotus natrix* L., Ringelnatter, *Coronella austriaca* Laur., glatte Natter, *Coluber longissimus* Laur., Äsculapschlange. Giftig sind die *Proteroglyphen*, da Furchenzähne vorhanden sind, die in der Nähe der Mündung der Giftdrüse am vorderen Ende des Oberkiefers stehen, gefolgt von einer Reihe gewöhnlicher Zähne. *Elapiden*: *Naja haje* L., Kleopatraschlange, *N. tripudians* Merr., Brillenschlange mit der Zeichnung eines Pincenez auf dem Nacken. *N. bungarus* Schleg. (*Ophiophagus elaps*),

die größte 4 m lange Giftschlange. *Hydrophiden*, Wasserschlangen mit ruderartig abgeplattetem Schwanz. *Hydrus platyrus* L. Verdächtig giftiger Wirkung sind die *Opisthoglyphen*, bei denen einige der hintersten Oberkieferzähne gefurcht sind. *Dipsadiden*: *Dryophis prasinus* Boie.

IV. Unterordnung. *Solenoglyphen*. Die giftigsten Schlangen haben einen stark verkürzten, sockelförmigen Oberkiefer, auf dem nur ein einziger funktionierender Röhrenzahn nebst einigen Reservezähnen sitzt (Fig. 538). *Viperiden*: *Vipera (Peliás) berus* L., Kreuzotter, lebendig gebärend (Fig. 540), *V. aspis* L., *V. ammodytes* L., Sandviper. *Crotaliden*, Grubenottern mit einer Grube zwischen Nase und Auge. *Crotalus durissus* L., von einer Anzahl raschelnder Hornanhänge am Schwanz Klapperschlange genannt.

II. Unterklasse.

Hydrosaurier.

Die mit Vorliebe das Wasser aufsuchenden oder ausschließlich daselbst lebenden *Crocodylen* und *Schildkröten* werden unter dem Namen „Hydrosaurier“ vereint, weil sie in vielen wichtigen anatomischen Merkmalen übereinstimmen. Sie besitzen eine längsovale Kloakenspalte, an deren vorderem Ende ein unpaarer, erektiler, zur Begattung dienender Höcker liegt. Der Hautpanzer ist von ganz außergewöhnlicher Festigkeit und sowohl aus Knochenplatten wie dicken Hornschildern gebildet. Auch der Schädel hat einen massiven Charakter, da die Knochen zu breiten Lamellen geworden und fest zusammengefügt sind, was besonders für das vollkommen unbewegliche Quadratbein gilt (Fig. 541); er zeichnet sich ferner durch den harten Gaumen aus, eine knöcherne Scheidewand, durch welche von der primitiven Mundhöhle eine die Nasenhöhle vergrößernde obere Etage abgetrennt wird. Die Scheidewand entsteht, indem die Praemaxillaria und Maxillaria von links und rechts horizontale, in der Mittellinie zusammenstoßende Fortsätze (Gaumenfortsätze) aussenden. Bei den *Schildkröten* ist häufig zwischen die Maxillaria der Vomer in das Gaumendach eingefügt. Bei den *Crocodylen* wird die Scheidewand durch Gaumenfortsätze der Palatina und Pterygoidea nach rückwärts verlängert, so daß die Choanen weit hinten an der Schädelbasis münden.

Fig. 541. Schädel eines *Crocodyls*, von unten gesehen. *Pmx* Prämaxillare, *M* Maxillare, *Pl* Palatinum, *Ts* Transversum, *Pt* Pterygoid, *Jg* Jugale, *Qj* Quadratojugale, *Qu* Quadratum, *Ob* Basioccipitale, *Cocc* Condylus occipitalis, *Orb* Orbita, *Ch* Choane (aus Wiedersheim).

IV. Ordnung. Chelonier, Schildkröten.

Die Schildkröten bilden eine schon durch ihre äußere Erscheinung scharf umschriebene Gruppe, da ihr auffallend gedrungener Körper in eine feste Skelettkapsel (Fig. 542, 543) eingeschlossen ist, aus welcher

nur der Kopf, der Schwanz und die vier Beine hervorschauen. Die Kapsel besteht aus einem dorsalen, stark gewölbten und einem flacheren, ventralen Schild, die meist seitlich fest verbunden sind und Carapax (A) und Plastron (B) heißen. Die Grundlage beider Schilder sind Knochentafeln, die in Längsreihen hintereinander stehen. Am Carapax unterscheidet man fünf Längsreihen, die medianen unpaaren Neuralplatten (N), so genannt, weil mit ihnen die Dornfortsätze verbunden sind, links und rechts die mit den Rippen zusammenhängenden Costal-

Fig. 542. Carapax (A) und Plastron (B) von *Testudo graeca*. N Neuralplatten, C Costalplatten, M Marginalplatten, Np Nuchalplatte, Py Pygalplatten, Ep Epiplastron, E Entoplastron, Hy Hyoplastron, Hp Hypoplastron, Xi Xipho-plastron, R Rippen (aus Wiedersheim).

platten (C), zu äußerst die selten fehlenden Marginalplatten (M). Das Plastron besteht aus zwei Knochenreihen, zwischen welche sich vorn ein unpaares Stück (als Episternum gedeutet) einschiebt; es steht bei den meisten Schildkröten mit dem inneren Skelett in keinem Zusammenhang, da ein Sternum fehlt, der Beckengürtel aber nur selten mit dem Plastron verwächst. Überzogen werden die Knochenreihen bei den meisten Schildkröten von Längsreihen von Hornschildern, deren Zahl und Anordnung im allgemeinen mit der Zahl und Anordnung der Knochentafeln übereinstimmt, ohne daß jedoch die Grenzkonturen beider zusammenfielen. Am knöchernen Panzer gewahrt man daher zweierlei

Fig. 543. *Chelone imbricata* (aus Hajek).

Linien, die Nahtlinien der Knochentafeln, und dieselben schneidend andere Linien, welche durch den Abdruck der Konturen der Hornplatten, des „Schildpatts“, hervorgerufen sind. — Nächste der Panzerung ist für die Schildkröten am charakteristischsten die Rückbildung der Zähne;

Oberkiefer und Unterkiefer sind wie bei *Vögeln* mit scharfen Hornscheiden oder bei Mangel derselben mit schneidenden Kanten versehen und sind daher bei größeren Formen nicht zu unterschätzende Angriffswaffen.

Nach der Beschaffenheit des Hautpanzers und der Beine stehen sich 2 Extreme gegenüber, *Land-* und *Seeschildkröten*; erstere haben plumpe Füße mit vorn 5, hinten 4 Krallen tragenden Zehen, letztere haben Ruderplatten, an denen meist die Krallen fehlen; erstere zeigen Carapax und Plastron zu einer hochgewölbten Kapsel vereint, in welche Kopf, Schwanz und Beine zurückgezogen werden können; bei letzteren sind Carapax und Plastron wenig oder gar nicht verwachsen, flach gewölbt und unzureichend, um Kopf und Beine zu bergen. Zwischen beiden Extremen vermitteln die Süßwasserschildkröten. Die ältere auf diese Unterschiede basierende Einteilung ist in der Neuzeit durch ein anatomisches System ersetzt worden.

I. Unterordnung. *Trionychoiden*, in Flüssen lebende, äußerst räuberische Schildkröten, deren Integument noch weichhäutig (kein Schildpatt) ist, deren mit weichen Lippen versehene Kiefer keine Hornscheiden besitzen; Carapax und Plastron sind nicht verwachsen; Randplatten fehlen. Die Füße sind Ruderplatten mit 3 Krallen. *Trionyx ferox* Sch.

II. Unterordnung. *Pleurodiren*. Becken mit Plastron und Carapax verwachsen; die Tiere schützen den Kopf, indem sie den Hals seitlich einbiegen. *Podocnemis expansa* Schw., *Chelys fimbriata* Schn.

III. Unterordnung. *Cryptodiren*. Die Extremitätengürtel verwachsen nicht mit der Kapsel, der Kopf wird durch eine S-förmige vertikale Einkrümmung des Halses zurückgezogen. *Testudiniden* mit plumpen Füßen. Land- oder Sumpfbewohner: *Testudo graeca* L. *T. elephantina* D. B. (Aldabraiseln) und *T. ephippium* (Galapagos) gehören zu den mehrere Zentner schweren Riesenschildkröten; *Emys orbicularis* L. (*lutaria* Schn.), Sumpfschildkröte. *Cheloniden*, Meerschildkröten mit Ruderplatten. *Thalassochelys caretta* L. und *Chelone Midas* L., wegen ihres wohlschmeckenden Fleisches und ihrer Eier gejagt; *Chelone imbricata* L. liefert allein das technisch verwertbare Schildpatt.

IV. Unterordnung. *Athea*. Eine Meerschildkröte, die 2 m große, bis zu 600 kg schwere *Dermochelys* (Sphargis) *coriacea* L., unterscheidet sich von allen Schildkröten dadurch, daß der Carapax aus zahlreichen mosaikartigen Knochenplatten besteht und mit dem Achsenskelett nicht verschmilzt; Haut lederartig.

V. Ordnung. Crocodilier.

Die Crocodilier stehen vermöge ihres langgestreckten Körpers zu den gedrungenen Schildkröten in einem ausgesprochenen Gegensatz. Ihre Haut ist ebenfalls stellenweise von Knochentafeln fest gepanzert, welche aber nicht untereinander verschmelzen und von Hornschildern, die ihnen in der Abgrenzung entsprechen, überzogen werden. Die Ohröffnungen können durch Hautklappen, die Nase durch wulstige Ränder geschlossen werden. Ein mit Rippen verbundenes Sternum ist vorhanden; an dasselbe schließt sich nach rückwärts ein mit Abdominalrippen verbundenes Abdominalsternum an. Die zu einer langen Schnauze ausgezogenen Kiefer tragen zahlreiche kegelförmige Zähne, welche im Gegensatz zu den meisten übrigen Reptilien den Knochen nicht aufgewachsen, sondern in besonderen Alveolen eingekeilt sind (thecodont). — Über die Beschaffenheit des Geschlechtsapparats, Gaumens (Fig. 541) und des Herzens (Fig. 534) wurde schon das Nötige gesagt.

Die Crocodile bewegen sich langsam auf dem Lande, sind dagegen vermöge ihrer durch Schwimmhäute verbundenen Hinterzehen und eines kräftigen Ruderschwanzes vortreffliche Schwimmer. In der Kloake, am Rücken und am Unterkiefer münden paarige Hautsäcke (Moschusdrüsen). Die drei recenten Familien *Crocodyliden* (*Crocodylus niloticus* Laur.), *Alligatoriden* (*Alligator mississippiensis* Daud.) und *Gavialiden* (*Gavialis gangeticus* Gm.) bilden nur ein Überbleibsel einer in früheren Perioden der Erdgeschichte formenreichen Gruppe.

Anhang.

Eine wesentliche Bereicherung hat die Kenntnis der Reptilien durch paläontologische Funde erfahren, welche uns zum Teil mit ganz neuen,

nicht mehr existierenden Ordnungen, zum Teil mit Bindegliedern zwischen den recenten Ordnungen bekannt gemacht haben. Den Übergang zu den *Amphibien*, speziell den *Stegocephalen* vermitteln die meist noch zu letzteren gerechneten Gattungen *Eryops* und *Cricotus*, ferner die ebenfalls dem Perm angehörigen *Cotylosaurier* (*Labidosaurus hamatus* Cope), welche im wesentlichen den *Stegocephalen* ähnlich sind, aber schon den unpaaren Condylus und das rudimentäre Parasphenoid der *Reptilien* besitzen. Den Sauriern schließen sich außer den oben erwähnten *Pythonomorphen* die in Jura und Kreide häufigen *Pterosaurier* oder *Flugsaurier* (*Pterodactylus elegans* A. Wagn.) an, welche durch ihr Flugvermögen, die pneumatische Beschaffenheit der Knochen und die Gestalt ihres Schädels an die Vögel erinnern, sich aber von ihnen dadurch wesentlich unterscheiden, daß sie keine Federn hatten und nach Art der Fledermäuse mit einer Flughaut flogen, welche sich zwischen dem Rumpf und den vorderen und hinteren Extremitäten ausdehnte und durch den enorm langen fünften Finger der Hand gespannt wurde.

Durch schnauzenartig ausgezogene Kiefer, in denen die Zähne in Alveolen oder Rinnen eingekeilt waren, feste Verbindung des Quadratbeins mit dem Schädel, massiven Charakter der Schädelknochen erinnern die häufig riesigen *Plesiosaurier* und *Ichthyosaurier* an die Crocodile; beide in Trias, Lias und Jura besonders ausgebildete Gruppen bestanden aus räuberischen Meeresbewohnern mit flossenartig gestalteten Extremitäten nach Art der *Cetaceen*; die *Plesiosaurier* waren schlank, mit langer Halswirbelsäule, die *Ichthyosaurier* von gedrungener Körperform, mit senkrechter Rücken- und Schwanzflosse, zum Teil sicher vivipar (*Plesiosaurus macrocephalus* Ow., *Ichthyosaurus communis* Conyb.). Einen besonders massiven Charakter endlich erreichte das Reptilienskelett bei den teils paläozoischen, teils mesozoischen *Theromorphen* und den ausschließlich mesozoischen *Dinosauriern*. In beiden Gruppen war die Zahl der Sacralwirbel gewöhnlich auf 3—6 (selten 10) vermehrt. Unter den *Theromorphen*, bei denen sich noch Anklänge an *labyrinthodonte* Amphibien ergeben, erinnern die *Anodontien* an Schildkröten, indem die Bezeichnung ganz (*Oudenodon*) oder bis auf 2 Zähne im Oberkiefer (*Dicynodon pardiceps* Owen) rückgebildet und wahrscheinlich durch Hornscheiden ersetzt war; auch besaßen sie einen harten Gaumen, gebildet von Praemaxillaria, Maxillaria, Palatina und Vomer, und plumpe Extremitäten wie die Schildkröten. Andere Formen (*Theriodontien*) entwickelten ein heterodontes Gebiß ähnlich den *Säugetieren*, mit denen sie auch sonst viel Ähnlichkeit besaßen (Bau des Beckens, des Tarsus, des Jochbogens, bei manchen Arten beginnende Sonderung des unpaaren Condylus in zwei Stücke). Die *Dinosaurier* waren die riesigsten Landtiere, welche je gelebt haben; manche von ihnen waren 12—30 m lang und 4—6 m hoch und benutzten nach Art der Känguruhs ihren gewaltigen Schwanz als Stütze (*Brontosaurus excelsus* Marsh, *Triceratops flabellatus* Marsh, *Iguanodon Bernissartensis* Boul., *Diplodocus longus* Marsh). Gewisse *Dinosaurier* (*Theropoden*, *Ornithopoden*) wurden früher für Vorläufer der Vögel gehalten, nicht nur wegen der Pneumatizität der Knochen, sondern auch wegen des nach rückwärts gerichteten, dem Os ischii parallelen Os pubis und der beginnenden Verschmelzung der Tarsalia mit der Tibia und den Metatarsen (Intertarsalgelenk von *Compsognathus longipes* A. Wagn.); sie unterscheiden sich aber von ihnen durch feste Verbindung des Quadratbeins mit dem Schädel.

VI. Klasse.

Aves, Vögel.

Die Vögel stehen den *Reptilien* besonders im Bau ihres Skeletts so nahe und sind mit ihnen noch enger durch ausgestorbene Zwischenformen verbunden, daß von vielen Seiten eine Vereinigung beider Klassen unter dem Namen „*Sauropsiden*“ befürwortet worden ist. Bei aller Anerkennung dieser nahen Verwandtschaft müssen wir betonen, daß die Klasse vermöge der eigentümlichen Ausbildung ihrer Flugorgane und der Befiederung der Haut einen scharf umschriebenen, einheitlichen Charakter gewonnen hat, welcher eine getrennte Behandlung nötig macht.

Die Haut der Vögel ist an manchen Stellen, wie z. B. am unteren Abschnitt der hinteren Extremitäten, noch nach der Art der *Reptilien* mit Hornschuppen und Schildern, an den Spitzen der Zehen, selten auch der Finger, mit Krallen bewehrt; an den meisten Stellen der Körperoberfläche ist sie aber zart und dünn, da die Lederhaut und das Stratum corneum schwach entwickelt sind. Periodische Häutungen finden nicht mehr statt, indem die Hornschicht wie bei *Säugetieren* eine allmähliche Erneuerung erfährt. Diese Beschaffenheit der Haut steht in Zusammenhang mit dem Auftreten des schützenden Federkleides. Die Vogelfeder ist wie das Haar der Säugetiere ein ausschließliches Horngebilde, nur von viel komplizierterem Bau. Die Hornsubstanz bildet eine feste Achse, den Federkiel oder Scapus, von welchem links und rechts seitliche Fortsätze, die Äste oder Rami, ausgehen. Der Federkiel ist solid, soweit er die Äste trägt (Rhachis oder Schaft), am unteren Abschnitt dagegen ist er hohl (Calamus oder Spule). Der Calamus ist tief in die Lederhaut eingelassen, in den Federbalg, und mit Muskelchen versehen, die die Bewegungen der Feder (Sträuben des Gefieders, Ausbreiten der Schwung- und Steuerfedern an Flügel und Schwanz) veranlassen. Sein Hohlraum ist bei vielen ausgebildeten Federn bis auf trockene Gewebsüberreste (die „Federseele“) leer; bei jungen, noch wachsenden Federn ist er ausgefüllt von einem blutgefäßreichen Bindegewebe, der Federpapille, welche von der Lederhaut aus in das basale Ende des Scapus eindringt und die bedeckende, das Wachstum der Feder ermöglichende Zellschicht (Stratum Malpighii) ernährt. Man kann daher die Feder auffassen als einen langen Hornauswuchs der Haut, welcher auf einer Papille der Lederhaut sich entwickelt hat und von der Oberfläche aus eine Strecke weit in die Lederhaut eingesenkt worden ist, eine Auffassung, die vollkommen der Entwicklung der Federn entspricht und ihre Gleichwertigkeit mit den Schuppen der *Reptilien* dartut. — Bei manchen Vögeln (*Casuar*) kommen aus demselben Federbalg zwei gleich gut entwickelte Federn. Rückbildung der einen macht es verständlich, daß bei vielen Vögeln das Rudiment einer zweiten Feder, der Afterschaft oder die Hyporhachis der Federachse, von unten angefügt ist.

Bei den Konturfedern (Pennae) schließen die Äste (Rami) mit Ausnahme einiger weniger, welche am unteren Ende des Vexillums ein fahnenartiges Büschel bilden, zur Federfahne (Vexillum) dicht zusammen; sie liegen links und rechts vom Schaft einander genau parallel und wiederholen — jeder einzelne für sich — im kleinen das Bild, welches die gesamte Feder ergibt: wie diese mit den Ästen, sind die Äste in fiederiger

Anordnung links und rechts mit den Radien ausgerüstet. Die Radien bedingen den festen Zusammenschluß des Vexillums, da bei der großen Nähe benachbarter Äste die zugewandten Radien sich in ihrem Verlauf kreuzen und decken; dabei greifen die hinteren mit gebogenen Häkchen, den Radioli, von oben zwischen die vorderen ein. — Von den Konturfedern unterscheiden sich die Dunen (Plumae) durch den Mangel der Radioli und die lockere Anordnung der weichen Äste, die Fadenfedern durch die rudimentäre Beschaffenheit oder den gänzlichen Mangel der Fahne. — Da die Federn aus Hornsubstanz bestehen, deren Zellen fest zusammenhalten und sich nur bei den Puderdunen allmählich abschilfern, unterliegen sie denselben Bedingungen wie das Schuppenkleid der *Lepidosaurier*; alljährlich müssen die Federn abgeworfen und durch neue ersetzt werden (Mauern). — Junge Vögel oder Vogelembryonen besitzen zunächst nur dunenartige Erstlingsfedern, welche gewöhnlich den Spitzen der später durchbrechenden Konturfedern aufsitzen. Die letzteren entwickeln sich bei den meisten Vögeln in regelmäßiger Anordnung, in den Federfluren oder Pterylen, zwischen denen die Raine oder Apterien übrig bleiben, in welchen zumeist die bleibenden Dunen angebracht sind (Fig. 544). Die

Fig. 544.

Fig. 545.

Fig. 544. Federfluren und Raine der Taube vom Rücken (aus Leunis-Ludwig).

Fig. 545. Das Gefieder von *Fulco taurarius* (aus Schmarda). HS Handschwinge, AS Armschwinge, EF Eckflügel (Alula), SF Schulterfittich (Parapterum), D, D', D'' Deckfedern, Sz Steuerfedern (Rectrices), Bz Bürzel, L Lauf, Zh Zehen, N Nacken, Br Brust, Ba Bauch, K Kehle, W Wange, H Hinterhaupt, Sch Scheitel, St Stirn, WH Wachshaut mit Nasenlöchern, F Firste des Oberschnabels, Di Dillenkannte des Unterschnabels.

meisten Konturfedern bilden, indem sie sich dachziegelartig übereinander legen, die feste Decke des Gefieders, unter welcher die Dunen oder die Halbdunen, Übergänge zu Konturfedern, als ein wärmendes Futter liegen (Fig. 545). Außer diesen Deckfedern oder Tectrices (D, D', D'') unterscheidet man noch die großen, zum Flug dienenden Konturfedern des Flügels, die Remiges oder Schwungfedern und die den Flug steuernden Schwanzfedern, Rectrices oder Steuerfedern (Sz). Die großen Schwungfedern bilden die Grundlage des Flügels und entspringen von dem der

Hand korrespondierenden Abschnitt der vorderen Extremität (Carpus, Metacarpus, Phalangen) — Handschwingen (*HS*) — und vom Unterarm — Armschwingen (*AS*). — Sie sind an ihrer Basis von Deckfedern (*D, D', D''*) und von den vom Oberarm entspringenden Konturfedern, dem Parapterum oder Schulterfittich (*SF*), zugedeckt. Ein kleiner Schopf von Federn, welcher am ersten Finger ansitzt, bleibt von den Handschwingen getrennt als Eckflügel (*EF*) oder Alula. — Besonders bei Wasservögeln werden die Federn mit dem öligen Sekret einer besonderen, am Grund des Schwanzes über dem Steißbein liegenden paarigen Drüse, der Bürzeldrüse, eingeeölt.

Fig. 546. Flügelskelett des *Storches* (nach Gegenbaur). *h* Humerus, *r* Radius, *u* Ulna, *c, c'* Carpalia der ersten Reihe, *m* verschmolzene Carpalia der zweiten Reihe und Metacarpen, *p, p', p''* Phalangen der 3 ersten Finger.

Indem die Federn nicht nur Schutzorgane sind, sondern auch gewöhnlich den Vogel zu andauerndem Flug befähigen, vermitteln sie eine ganz besondere Lebensweise, unter deren Einfluß fast sämtliche übrigen Organe stehen. Mit dem Flugvermögen ist die Beschaffenheit des Skeletts, der Atmungsorgane, ja zum Teil selbst der Sinnesorgane und des Hirns in Zusammenhang zu bringen.

Da die Federn der Flügel ähnlich den Flossen ein einheitlich wirkendes Ruder darstellen, vereinfacht sich das Skelett der vorderen Extremität (Fig. 546): 1. durch Rückbildung der Finger, von denen nur drei mit äußerst reduzierter Phalangenzahl (*p, p', p''*) übrig bleiben; 2. durch Verschmelzung der zugehörigen Metacarpen (*m*) untereinander und mit den anschließenden Handwurzelknochen. Dagegen wird, um die nötige Energie der Bewegungen und die möglichst vollkommene Übertragung derselben auf den Körper herbeizuführen, die Befestigung an der Skelettachse erhöht durch besondere Ausbildung aller hierbei in Betracht kommenden Teile. Im Schultergürtel (Fig. 547) sind alle drei Knochen von großer Festigkeit, eine säbelförmige Scapula (*s*); ein säulenförmiges Coracoid (*c*) und endlich eine Clavicula, welche

Extremitäten.

Fig. 547. Brustkorb, Schultergürtel und Becken vom Storch (nach Gegenbaur). *st* Brustbein, *st'* Abdominalfortsätze desselben, *crs* Crista sterni, *f* Furcula (verschmolzene Schlüsselbeine), *c* Coracoid, *s* Scapula, *as* sternale, *oc* vertebrale Teile der Rippen, *u* Processus uncinati der vertebralen Teile, *sp'* Dornfortsatz des ersten Brustwirbels, *fp* verschmolzene Dornfortsätze der übrigen Brustwirbel, *il* Darmbein, *is* Sitzbein, *p* Schambein, *x* Hüftgelenk.

gewöhnlich mit der Clavicula der anderen Seite am sternalen Ende verschmilzt und den für die meisten Vögel so charakteristischen Gabelknochen, die Furcula (*f*), liefert. Das Coracoid verbindet sich ge-

lenkig mit dem breiten Sternum (*st*), die Clavicula zumeist ligamentös mit der Carina (*crs*) oder Crista sterni, einem longitudinalen Knochenkamm, welcher von der Mittellinie des Sternums sich erhebt, um den Flugmuskeln, namentlich dem großen Brustmuskel, möglichst viele Ursprungspunkte zu liefern. Je entwickelter das Flugvermögen, desto ansehnlicher ist daher im allgemeinen die Crista sterni; doch kann für mangelhafte Entwicklung der Carina eine Kompensation auch durch Verbreiterung der Sternalplatte erzielt werden (*Albatros*). Den Laufvögeln fehlt die Crista gänzlich. — Für die Festigkeit des Brustkorbes und seiner Verbindung mit der Wirbelsäule ist es von Wichtigkeit, daß die aus einem sternalen und vertebralen Stück bestehenden Rippen am vertebralen Stück die Processus uncinati tragen, welche sich über die folgende Rippe hinüberschieben.

Da die vorderen Extremitäten nicht mehr zum Gehen dienen, fällt das Tragen der Körperlast beim Gehen ausschließlich den hinteren Extremitäten zu, welche nur mit den Zehen den Boden berühren, während der Mittelfuß zur Verlängerung des Beines aufrecht gestellt ist. Mit der starken Belastung der hinteren Extremitäten hängen zwei auffällige Charaktere derselben zusammen, die breite Verbindung des Beckens mit der Wirbelsäule und die Vereinfachung des Skeletts der freien Extremität. Das Darmbein (*il*) steht bei den Embryonen der Vögel nur mit den zwei schon bei den *Reptilien* vorhandenen Sacralwirbeln in Verbindung, dehnt sich aber später nach vorn in die Lenden-, selbst in die Brustregion, nach hinten in die Caudalregion aus, mit immer neuen Wirbeln verwachsend, so daß insgesamt 9 bis 22 Wirbel in die Verbindung eintreten können; linke und rechte Darmbeine treffen häufig dorsal von der Wirbelsäule noch zusammen. Diese ausgedehnte Verwachsung des Beckens mit dem Achsenskelett wird verständlich, wenn wir bedenken, daß die Wirbelsäule der Vögel, trotzdem sie beim Gehen ausschließlich auf den Beinen ruht, nicht wie beim Menschen zur senkrechten Haltung aufgerichtet wird, sondern stets zum Boden geneigt bleibt; sie trägt sich daher nicht in sich, sondern kann nur durch starke Befestigung an dem Beckengürtel ihre Stellung beibehalten. Die unteren Teile des Beckens, Scham- und Sitzbein (*p* und *is*), sind dadurch ausgezeichnet, daß beide von der Gelenkpfanne aus rückwärts und einander parallel stehen, und daß linke und rechte Stücke nur ausnahmsweise (zweizehiger *Strauß*) ventral in einer Symphyse verwachsen.

Im Bau der hinteren Extremität begegnen wir ähnlichen Erscheinungen, wie wir sie bei *Huftieren* wiederfinden werden. Der Druck der Körperlast begünstigt es, daß der einheitliche Charakter, welcher dem Skelett des Oberschenkels zukommt, sich auch auf Unterschenkel und Fuß überträgt, und daß die in diesen Abschnitten herrschende Vielzahl der Knochen durch einen einzigen, den Druck einheitlich leitenden Knochen ersetzt wird (Fig. 548). Daher bildet sich die im Embryo (B) vorhandene Fibula bis auf unbedeutende Reste zurück; es verschmelzen die im Embryo (B) getrennten Metatarsen untereinander zum Laufknochen (A, *c*), der so viele Gelenkflächen hat, als er Zehen trägt, nämlich 2—3 (*d'*—*d'''*), da die 5. Zehe sich nur noch embryonal anlegt und der erste Metatarsus mit seiner Zehe sich getrennt erhält oder auch der Rückbildung unterliegt; schließlich verschwinden die Tarsalien, und zwar ebenfalls durch Verschmelzung mit benachbarten Skeletteilen. Da schon bei den *Reptilien* (Fig. 548 C)

ein Teil der Tarsalien (*ts*) bei der Bewegung dem Unterschenkel, ein anderer Teil (*ti*) dem Fuß folgt, vollzieht sich die Verschmelzung bei den von *Reptilien* abstammenden Vögeln in der Weise, daß von den beiden embryonalen Tarsalstücken das proximale (*B*, *ts*) mit der Tibia zum Tibiotarsus, das distale (*ti*) mit den Laufknochen zum Tarsometatarsus verwächst. So entsteht das für die *Vögel* so charakteristische Intertarsalgelenk.

Rücksichtlich der Wirbelsäule ist noch nachzutragen, daß die Wirbel miteinander sogenannte Sattelgelenke bilden, daß hinter dem Becken

Fig. 548. A Hintere Extremität von *Buteo vulgaris*; *a* Femur, *b* Tibiotarsus, *b'* Rest der Fibula, *c* Tarsometatarsus, *d*, *d'*, *d''*, *d'''* die Zehen, *c'* getrennte Darstellung des Tarsometatarsus, B und C Unterschenkel und Fuß eines Vogelembryo (B) und einer Eidechse (C), um die Entstehung des Intertarsalgelenks zu erklären: *f* Femur, *t* Tibia, *p* Fibula, *st* Tarsale der ersten Reihe (Talus), *ts* Tarsalia der zweiten Reihe, *m* Metatarsus, *I—V* die einzelnen Stücke desselben (aus Gegenbaur).

Schädel und Wirbelsäule.

nur wenige Caudalwirbel übrig bleiben, welche teilweise zu dem die Steuerfedern tragenden Pygostyl verschmelzen, daß sich entsprechend der gut entwickelten Halsregion viele Halswirbel (darunter Atlas und Epistropheus) finden, welche, mit Ausnahme der zwei zu den Thoracalwirbeln überleitenden, mit den zugehörigen Halsrippen verschmelzen. Der Schädel (Fig. 549) ähnelt sehr dem Eidechschenschädel in der Anwesenheit eines unpaaren Condylus occipitalis, in der beweglichen Anfügung des Quadratum an die Schädelkapsel und der Um-

Fig. 549. Schädel einer jungen *Trappe* (aus Claus). *Imx* Prämaxillare, *Mx* Maxillare, *N* Nasale, *L* Lacrymale, *Et* Mesethmoid, *Fr* Frontale, *Pa* Parietale, *Os* Supraoccipitale, *Ol* Exoccipitale, *Sq* Squamosum, *Q* Quadratum, *Als* Alisphenoid, *Spb* Basisphenoid und Parasphenoid, *Sm* Interorbitalseptum, *Ang* Angulare, *Pt* Pterygoid, *Qj* Quadratojugale, *Art* Articulare, *Pal* Palatinum, *J* Jugale, *D* Dentale.

bildung des Hyomandibulare zu einem schlanken Gehörknochen (Columella); dagegen fehlt das Transversum. Die Schädelkapsel ist, dem Wachstum des Hirns folgend, geräumiger geworden, vollkommener durch frühzeitig verschmelzende Knochen abgeschlossen und durch Verlagerung des Gelenkhöckers auf die untere Seite fast rechtwinklig zur Achse der Wirbelsäule gestellt. Zähne fehlen bei den lebenden Vögeln, finden sich aber bei den fossilen *Odontornithes* und *Saururen*; für den Zahnangel sind Ober- und Unterkiefer durch harte, schneidende Hornscheiden entschädigt. Die Hornscheide des Oberkiefers verlängert sich häufig auf der Außenseite in einen weichen Hornüberzug, die Wachshaut oder das Ceroma (Fig. 545 WH).

Im Schädel der Vögel finden wir 4 Occipitalia, ferner an der Basis das Basisphenoid, welches sich nach vorn in ein Rostrum verlängert, einen unpaaren Abschnitt des Parasphenoids, während paarige Teile die Basitemporalia bilden; dorsal lagern die Parietalia und Frontalia, seitlich die Prootica, Alisphenoida und Orbitosphenoida. Auch das breite Squamosum ist der Hirnkapsel eingefügt. Im Interorbitalseptum liegt ein mächtiges Mesethmoid, auf der Nasenkapsel die Nasalia, an sie anschließend die Lacrymalia. Das Quadratbein artikuliert am Squamosum. Von ihm erstreckt sich nach vorn 1. die Palatinreihe (Pterygoid, Palatinum, Vomer), 2. der Jochbogen, Quadratojugale und Jugale zur Kieferreihe (Maxillare und Prämaxillare). Letztere sind der Ethmoidalregion beweglich abgeschlossen, so daß beim Öffnen des Schnabels nicht nur der Unterkiefer abwärts, sondern auch der Oberkiefer aufwärts bewegt wird.

Pneumatizität.

Ein wichtiger Gesamtcharakter des Vogelskeletts ist die pneumatische Beschaffenheit desselben. An Stelle von Knochenmark und Knochengewebe füllen namentlich bei gut fliegenden Formen Lufträume das Innere der Knochen mehr oder minder aus, so daß nur die den Markraum umgebenden Rindenschichten des Knochens, auf denen seine Trag- und Stützkraft beruht, erhalten bleiben. So werden größtmögliche Festigkeit und Leichtigkeit des Knochengerüsts vereinigt. Bei *Buceros* und *Palamedea* sind sämtliche Knochen pneumatisch; bei anderen, beim *Pelikan*, *Sula*, *Tachypetes* etc. sind nur die Phalangen der Zehen markhaltig. Bei *Pinguin* und *Apteryx* endlich sind Lufträume wie bei *Säugetieren* nur in einigen Schädelknochen vorhanden.

Eingeweide.

Die Lufträume der Knochen hängen zum kleineren Teil (Schädel) mit Nase und Trommelhöhle, zum größeren Teil durch Vermittelung der Luftsäcke mit den Lungen zusammen. In die Lungen führt eine auffallend lange Trachea, die sich am unteren Ende in die beiden Bronchen gabelt. Die Vögel haben einen oberen und unteren Kehlkopf. Der erstere (Larynx) entspricht dem Kehlkopf der übrigen Wirbeltiere: er wird nicht zur Stimmbildung benutzt. Dazu dient vielmehr der in seinem Vorkommen auf die Vögel beschränkte untere Kehlkopf oder Syrinx, welcher an der Gabelung der Trachea in die Bronchen liegt und gewöhnlich von Trachea und Bronchen gemeinsam, seltener nur von der Trachea oder nur von den Bronchen gebildet wird. Seine Stimmbänder werden von besonderen Muskeln gespannt, welche bei Singvögeln eine sehr komplizierte Anordnung haben. Die unverhältnismäßig kleinen Lungen bilden auf ihrer Oberfläche, wie das besonders bei Embryonen gut zu sehen ist (Fig. 550), Aussackungen, die Luftsäcke, welche später gewaltige, dünnwandige Luftreservoirs

werden und bei der Präparation leicht abreißen, so daß dann auf der Oberfläche der Lungen große Öffnungen entstehen (Fig. 550 1—5). Meist sind 5 Paar Luftsäcke vorhanden, die hauptsächlich im Cöloin liegen, mit Aussackungen aber auch zwischen die Muskeln (besonders der Brust und Achselregion) dringen und schließlich auch in die Knochen hineingelangen.

Fig. 550. Entwicklung von Trachea, Lungen und Luftsäcken des Hühnchens (nach Selenka). *tr* Trachea, 1—5 die Luftsäcke (vergl. Fig. 551).

Die schwammig aussehenden Lungen der Vögel liegen beiderseits der Wirbelsäule zwischen die abgeplatteten vertebrealen Rippenenden eingefalt und mit ihnen fest verbunden. Beim Eintritt in die Lunge verliert der Bronchus (Fig. 551 *br*) bis auf geringe Reste seine Knorpelstützen und erweitert sich zum Vestibulum (*v*), geht dann als Mesobronchus (*bm*) in die Tiefe nach rückwärts und endet in dem abdominalen Luftsack (5). Ein Seitenzweig versorgt den hinteren subcostalen Luftsack (4). Vom Vestibulum wie vom Mesobronchus gehen sekundäre Bronchen aus; a) 3—5 Ento- oder Ventralbronchen (I—IV), welche die übrigen Luftsäcke abgeben; b) 6 oder mehr Ecto- oder Dorsalbronchen. Von den sekundären Bronchen, zum Teil aber auch direkt vom Mesobronchus, entspringen die Parabronchen oder „Lungenpfeifen“, dicht nebeneinander und vorwiegend rechtwinklig zu jenen; sie verlaufen parallel und anastomosieren vielfach untereinander.

Fig. 551.

Fig. 552.

Fig. 551. Rechte Lunge des Huhns, etwas schematisiert. Die Darstellung ist so gedacht, als ob ein Fenster herausgeschnitten wäre, um den Mesobronchus mit seiner Verzweigung sichtbar zu machen. *br* Bronchus, der sich zum Vestibulum erweitert, *bm* der in der Verlängerung gelegene Mesobronchus mit den davon ausgehenden Ectobronchen (*eb*). I—IV die aus dem Vestibulum entspringenden Entobronchen (der zweite ist nicht bezeichnet), *l* Lungenpfeifen, 1—6 Eingänge in die Luftsäcke, 1 cervicaler, 2 interclavicularer, 3 vorderer subcostaler, 4 hinterer subcostaler, 5 abdominaler Luftsack, *a* Arteria, *v* Vena pulmonalis.

Fig. 552. Querschnitt durch eine Lungenpfeife nebst Teilen zweier angrenzender Lungenpfeifen, auf der Grenze ein Blutgefäß; Lufträume injiziert (nach Fischer).

Jede Lungenpfeife hat eine dicke spongiöse Wand, weil (Fig. 552) in dieselbe von dem zentralen Luftsack aus reichliche Aussackungen eindringen, welche sich verästeln, untereinander anastomosieren und so ein dichtes Netzwerk von Luftcapillaren bilden.

Das Einatmen der Vögel erfolgt durch Heben des Brustkorbes, bei welchem die winklig eingeknickten Rippen mehr gestreckt werden und der Sternovertebraldurchmesser sich vergrößert (aktive Inspiration); das Ausatmen geschieht durch Senken des Brustkorbes (aktive Expiration). Dadurch werden die mit den Rippen fest verbundenen Lungen, trotz ihrer geringen Elastizität, abwechselnd ausgedehnt und verkleinert, sicherlich zugleich auch die Lungensäcke, welche wegen ihrer schlechten Blutversorgung nicht selbst respiratorisch, sondern nur wie anhängende Blasebälge wirken können. Diese Blasebalgwirkung kommt namentlich bei den Flugbewegungen der Vögel zur Geltung, indem die subpectoralen und axillaren Luftsäcke beim Flügelschlag ausgedehnt und zusammengepreßt werden. Wahrscheinlich werden hierdurch anderweitige Respirationsbewegungen überflüssig und so die für den Flug wichtige Ruhestellung des Thorax in Inspirationsstellung ermöglicht. Schließt man die Trachea und öffnet man den Luftkanal des Oberarmbeines, so kann der Vogel durch letzteren atmen.

Der Blutkreislauf der Vögel ist aus dem der *Reptilien* durch völlige Scheidung von Lungen und Körperkreislauf entstanden. Von den dort vorhandenen 3 großen Arterienstämmen ist die Pulmonalis und der rechte aus der linken Kammer kommende Aortenbogen erhalten, der linke venöse Bogen rückgebildet. Die Scheidewand zwischen den Herzkammern ist vollständig. — Am Darm (Fig. 59) fällt die Anwesenheit eines Kropfes (*b*), welcher indessen nicht immer vorhanden ist, eines drüsigen Vormagens (*c*) und eines muskulösen Kaumagens (*d*), sowie zweier langer, selten rudimentärer Blindschläuche am Übergang von Dünn- und Dickdarm (*k*) auf. Leber (*e*) mit Gallenblase (*f*), Pancreas (*g*) und Milz sind vorhanden. In den Enddarm (Kloake) münden von hinten ein Blindsack, die Bursa Fabricii, die paarigen Ureteren (*m*) und die Geschlechtswege (*n*). Letztere zeigen im weiblichen Geschlecht das Eigentümliche, daß der rechte Oviduct samt dem zugehörigen Ovar rückgebildet wird, während die entsprechenden linken Teile sich um so kräftiger entwickeln. Ein schwellbarer Penis ist nur beim Strauß in der Vorderwand der Kloake kräftig entwickelt, sonst rudimentär oder gar nicht vorhanden. Da bei den Vögeln gleichwohl eine Begattung stattfindet, werden die großen dotterreichen Eier (das „Gelbei“ des „Vogeleies“) schon in den Eileitern befruchtet (Fig. 102). Indem sie langsam die letzteren passieren, werden sie durch Drüsen der ausgeweiteten Eileiterwand mit Umhüllungen versehen, zunächst mit einer dicken Lage von Eiweiß (*w*), dann mit der Schalenhaut (*ism* und *sm*), welche aus zwei aufeinander schließenden und nur am abgerundeten Eipol durch die Luftkammer (*ach*) getrennten Blättern besteht. Dazu kommt schließlich im Uterus noch die den Abschluß bildende Kalkschale (*s*). Während der Wanderung durch die Ausführwege spielen sich die ersten Entwicklungsvorgänge, Furchung und Gastrulation, ab, welche bei der Eiablage in Stillstand geraten und erst wieder von neuem beginnen, wenn die Eier der zur Entwicklung nötigen Wärme, meist durch Bebrütung, ausgesetzt werden.

Die Sorge für die junge Brut, das mit der Begattung im Zusammenhang stehende Geschlechtsleben und die durch das Flugvermögen bedingte komplizierte Lebensweise haben bei den Vögeln zu einer den *Reptilien* weit überlegenen Intelligenz geführt, die in der besseren Ausbildung des Hirns und der Sinnesorgane ihren Ausdruck findet. Am Hirn (Fig. 553) ist das Kleinhirn (*HH*) als das

Zentralorgan für die Koordination, das harmonische Ineinandergreifen der Körperbewegungen, ganz auffallend stark ausgebildet. Entsprechend groß sind auch die Großhirnhemisphären (*VH*), deren Stirnlappen den Lobus olfactorius (*Lol*), deren Schläfenlappen außer dem Zwischenhirn auch das Mittelhirn zu bedecken beginnen. Dem komplizierten Stimmapparat entspricht ein ausgezeichnetes Gehör, weil am Labyrinth die Schnecke (*Lagena*) eine bedeutende Vergrößerung erfahren hat und weil der schalleitende Apparat (Trommelhöhle, die untereinander verschmolzenen Ohrtrompeten, *Columella* und Trommelfell) vorzüglich ausgebildet ist; auch die ersten Andeutungen einer Ohrmuschel und eines äußeren Gehörganges durch Versenken des Trommelfelles in die Tiefe sind schon gegeben. Um den durch das Flugvermögen bedingten weiten Entfernungen gewachsen zu sein, ist die Sehschärfe der meisten Vögel eine ganz außergewöhnliche und das Auge (Fig. 554) mittels vorzüglicher Accommodationsapparate (Cramptonscher Muskel) für verschiedene Entfernungen einstellbar. Eigentümlichkeiten des Vogelauges, welche schon bei den meisten Reptilien schwach entwickelt sind, sind der Kamm oder Pecten (*P*), eine mit kammzinkenartigen Falten bedeckte Wucherung der Chorioidea in den Glaskörper hinein, und der Scleralring, ein Knochenring, welcher im vorderen Abschnitt des Auges die Sclera (*Sc*) stützt; zu den oberen und unteren Augenlidern gesellt sich eine durchsichtige Nickhaut.

Fig. 553.

Fig. 554.

Fig. 553. Hirn der Taube (aus Wiedersheim). *Lol* Lobus olfactorius, *VH* Vorderhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Kleinhirn, *NH* Nachhirn.

Fig. 554. Auge einer Eule (nach Soemmering und Franz). *Co.* Cornea, *V.K.* vordere Augenkammer, *CM.* Ciliarmuskel, *Jr.* Iris, *Sc.* Sclera, *†* Scleralknochen, *L.* Linse, *Ch.* Chorioidea, *Cv.* Glaskörper, *P.* Pecten, *Rt.* Retina, *Op.* Opticus.

Warum die geschlechtlichen Vorgänge und die Brutpflege für die Intelligenzentwicklung eine so wichtige Rolle spielen, lehrt ein genaueres Eingehen auf die einschlägigen Verhältnisse. Bei den Vögeln herrscht ein lebhafter Wettbewerb um die Weibchen, besonders bei den polygamen Arten. Zur Zeit der Fortpflanzung suchen die Männchen die Gunst der Weibchen zu gewinnen, sei es durch auffallende Bewegungen (Balzen des Auerhahns), sei es durch Gesang (*Singvögel*), sei es endlich durch Pracht des Gefieders (*Paradiesvögel*, Fig. 15 a). Alle diese Eigentümlichkeiten sind auf das männliche Geschlecht beschränkt und führen meist zu einem auffallenden Dimorphismus von Männchen und Weibchen (Fig. 15). Die Unterschiede der Befiederung steigern sich gewöhnlich beim Eintritt der

Geschlechtstätigkeit, indem das Männchen das brillanter gefärbte Hochzeitskleid erhält. Man spricht dann von einer Frühjahrsmauser, bei welcher jedoch höchstens eine teilweise Erneuerung, meist nur eine Verfärbung des Gefieders stattfindet. Die Rückkehr zum Alltagskleid wird durch einen allgemeinen Wechsel der Federn, durch die allen Vögeln nach Beendigung der Fortpflanzung zukommende Herbstmauser, bewirkt.

Wenn zumeist beim Weibchen die Färbungen des Gefieders schlicht und unscheinbar sind, so hat das seinen besonderen Grund noch in der vom Weibchen geübten Brutpflege, während deren die Tiere durch unauffällige Färbung vor Störungen durch Feinde möglichst geschützt sein müssen. Nur selten wird die Erwärmung, deren die abgelegten Eier zur Weiterentwicklung bedürfen, äußeren Einflüssen überlassen, den Sonnenstrahlen, welche den Sand, in dem die Eier vergraben sind, erwärmen, oder der Temperatursteigerung, welche in faulenden Blätterhaufen durch Gärung entsteht (*Scharrhühner*). Regel ist, daß beide Geschlechter gemeinsam ein Nest bauen, welches bei den *Webervögeln* mit besonderer Kunstfertigkeit — ab und zu bei sozialen Formen unter einem gemeinsam erbauten Dach — errichtet wird. Wenn genügend Eier zusammen sind, bebrütet sie das Weibchen, seltener auch das Männchen, zu welchem Zweck sich oft durch Ausfallen der Federn nackte, zur Erwärmung geeignete Hautstellen, die Brutflecken, ausbilden. Beim Verlassen der Eischalen sind viele Vögel, wie *Hühner* und *Enten*, so weit entwickelt, daß sie frei herumlaufen und unter Leitung der Mutter sich ihr Futter selbst suchen können. Man nennt dieselben *Nestflüchter* (*Autophagen*) im Gegensatz zu den *Nesthockern* (*Insessores*), welche fast nackt oder mit unvollkommenem Federkleid aus dem Ei auskriechen und daher auf die Wärme des Nestes, auf Schutz und Fütterung durch die Eltern angewiesen sind.

Von großem Interesse in den Lebensverhältnissen der Vögel sind schließlich ihre periodischen Wanderungen. Man unterscheidet Standvögel, welche dauernd auf die engste Umgebung sich beschränken, Strichvögel, welche, um sich zu ernähren, ausgedehnte Beutezüge unternehmen, Wander- oder Zugvögel, welche beim Herannahen des Winters in Scharen meist auf bestimmten Zugstraßen weite Wanderungen nach Süden antreten und ein wärmeres Klima aufsuchen. Die bei uns einheimischen Arten ziehen dann nach den Mittelmeerländern, vielfach sogar in das Innere von Afrika; dafür können ihren Platz bei uns nordische Formen einnehmen. Auch zu diesen Massenwanderungen ist die Nahrungssuche Veranlassung. Die Vögel können sich dem während des Winters herrschenden Mangel an Nahrung (namentlich an Insekten und Früchten) nicht so leicht wie *Reptilien* und *Amphibien* durch den Winterschlaf entziehen, weil ihre gesteigerte Intelligenz und ihre energischeren Lebensprozesse einen lebhafteren Stoffwechsel und fortlaufende Ernährung nötig machen. Daher sind die Vögel wie die *Säugetiere* im Gegensatz zu den „kaltblütigen“ *Reptilien*, *Amphibien* und *Fischen* ausschließlich Warmblüter; sie bewahren unter dem mannigfachen Wechsel der äußeren Temperatur ihre 38—40 (vielleicht sogar 44)⁰ C betragende Körperwärme.

Bei der Systematik der Vögel hat man lange Zeit sich auf äußere, durch Anpassung an die Lebensbedingungen hervorgerufene Merkmale gestützt. Genauere anatomische Untersuchung hat dann gezeigt, daß dieses System den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen der Familien nicht entspricht, ohne daß es aber gelungen wäre, auf diesem Wege die Klasse in eine kleinere Anzahl leicht charakterisierbarer natürlicher Ordnungen einzuteilen. Für ein Lehrbuch empfiehlt es sich daher, das alte System bei-

zubehalten und darauf hinzuweisen, wo es mit den Ergebnissen der anatomischen Untersuchung in Widerspruch steht.

I. Unterklasse. Ratiten, Cursores, Laufvögel.

Unter dem Namen „*Ratiten*“ faßt man mehrere, anatomisch sehr verschiedenartige Familien zusammen, welche darin übereinstimmen, daß die Federn noch nicht die gesetzmäßige Anordnung der Federfluren besitzen und daß mit dem Mangel des Flugvermögens auch viele, durch dasselbe bedingte Einrichtungen fehlen. Die Knochen sind nur wenig pneumatisch; die Tiere haben keine *Crista sterni* und keine *Furcula*, da die Schlüsselbeine rudimentär (*Dromaeus*) oder gar nicht mehr als selbständige Knochen vorhanden sind (die übrigen *Ratiten*); die vorderen Extremitäten sind klein und tragen keine zum Flug brauchbaren Schwungfedern, wie denn überhaupt die Federn weder den Charakter typischer Konturfedern mit geschlossenem Vexillum, noch den Charakter typischer Dunen besitzen. Um so kräftiger sind die Laufbeine (Fig. 555 f), die eine rasche und andauernde Fortbewegung auf der Erde ermöglichen. — Da sich immerhin noch manche durch das Flugvermögen bedingte Einrichtungen (Verwachsung der Handknochen und öfters auch der Schwanzwirbel, Anordnung der Flügelmuskeln) erhalten haben, ist es sehr wahrscheinlich, daß die *Ratiten* aus den *Carinaten* durch Rückbildung des Flugvermögens hervorgegangen sind. Die anatomischen Unterschiede der einzelnen Familien lassen sogar vermuten, daß dieselben sich an verschiedenen Stellen vom Grundstock der *Carinaten* abgezweigt haben und somit keine einheitliche Gruppe darstellen.

I. Gruppe. Straußartige Vögel (mit langem Humerus): *Struthioniden*, zweizehige Strauße, *Struthio camelus* L., afrikanischer Strauß; *Rheiden*, dreizehige Strauße, *Rhea americana* L., Nandu. — II. Gruppe. Kasuarartige, dreizehige Vögel (mit kurzem Humerus und Doppelfedern): *Dromaeiden* ohne helmartigen Knochenaufsatz des Schädels, *Dromaeus Novae Hollandiae* Lath, neuholländischer Strauß. *Casuariden* mit Helmaufsatz, *Casuarus casuarius* L., Helmkasuar Neuguineas. — III. Gruppe. Apteryxartige Vögel: *Apterygiden* mit langem Schnepfenschnabel, rudimentärem Armskelett, mit 4 Zehen. *Apteryx Oweni* Gould, Kiwi, Neuseeland. *Dinornithiden*, dreizehig, Armskelett nicht bekannt; riesige, 3 m hohe, schwerfällige Vögel Neuseelands, die jetzt ausgestorben zu sein scheinen, jedenfalls aber noch mit dem Menschen gleichzeitig gelebt haben. *Dinornis giganteus* Ow., Moa. Vielleicht reihen sich hier auch die Riesenvögel von Madagaskar, die *Aepyornithiden*, an (Knochenreste und 8 Liter fassende Eier wurden im Schwemmland gefunden).

II. Unterklasse. Carinaten.

Der Name der zweiten Unterklasse bezieht sich auf die Anwesenheit der Carina oder *Crista sterni*, deren Ausbildung mit dem die meisten Carinaten auszeichnenden Flugvermögen zusammenhängt. Dazu kommen als weitere Merkmale die kräftigen Schwung- oder Steuerfedern im Flügel und im Schwanz und die Verwachsung der Schlüsselbeine zur *Furcula*. Indessen gibt es vorzügliche Flieger, deren *Crista* nur wenig hervorragt (größere Raubvögel und Sturmvögel); bei manchen schlecht fliegenden „Carinaten“ schwindet die Carina fast ganz (*Strigops*).

Ebenso ist die Furcula nicht immer ausgebildet, sei es, daß die Schlüsselbeine nicht verwachsen sind (viele *Papageien* und *Tukane*), sei es, daß sie ganz fehlen (*Mesites*). Die Schwungfedern der Flügel können endlich bei manchen Carinaten ebenfalls rückgebildet sein, wie sie z. B. bei den nicht fliegenden, gleichwohl mit starker Carina ausgerüsteten *Pinguinen* die Gestalt kleiner Schuppen angenommen haben, so daß sich die Grenzen von Ratiten und Carinaten stellenweise verwischen.

I. Ordnung. Gallinaceen, Rasores, Hühner. Die hühnerartigen Vögel sind Nestflüchter von gedrungenem Körper und mit gut, aber nicht in einseitiger Weise ausgebildeten vorderen und hinteren Extremitäten, so daß die Tiere gut laufen und leidlich fliegen können. An den Füßen sind 3 Zehen nach vorn gewandt und an der Basis meist durch eine Bindehaut verbunden (Gang- oder Wandelfüße, Fig. 555 c); die nach rückwärts stehende erste Zehe ist etwas höher eingelenkt, meist kleiner; über ihr findet sich beim Männchen häufig der Sporn, ein hornbedeckter Fortsatz des Laufknochens; die Krallen sind wenig gekrümmt, abgeplattet, zum Scharren geeignet. Der Oberschnabel greift mit seinen Rändern über den Unterschnabel über, ist an seiner Spitze nach abwärts gebogen und in der Regel nicht so lang wie der Kopf. Nackte, blutgefäßreiche Stellen sind meist am Kopf vorhanden und zu Lappen ausgewachsen, besonders bei dem durch stattliches Gefieder ausgezeichneten Männchen.

Polygam sind die *Phasianiden*: *Phasianus colchicus* L., Fasan, *Pavo cristatus* L., Pfau, *Gallus bankiva* Temm., von den Sundainseln stammend, Stammform des Haushuhns, *Meleagris gallopavo* L., Truthuhn. Teils poly-, teils monogam sind die *Tetraoniden* oder Feldhühner: *Tetrao urogallus* L., Auerhuhn, *T. tetrix* L., Birkhuhn, *Perdix perdix* L., Rebhuhn, *Lagopus mutus* Montin, Alpenschneehuhn. In zusammengescharzten Misthaufen verbergen ihre Eier die *Megapodiden*: *Megapodius Dupereyi* Less. et Garn., Neuguinea. Die ebenfalls hierher gerechneten *Tinamiden* gelten unter den recenten Vögeln für die primitivsten.

II. Ordnung. Columbinen, Tauben. Von den Hühnern unterscheiden sich die Tauben leicht durch schlankeren Körperbau, kürzere Beine, deren Zehen der Bindehaut entbehren (Spaltfüße), und längere, einen vorzüglichen Flug ermöglichende Flügel. Vor allem aber sind sie Nesthocker. Ihr Schnabel besitzt zwei die Nasenöffnungen bedeckende, von weicher Haut überzogene Auftreibungen. Der an der Speiseröhre vorhandene Kropf liefert ein milchiges Sekret, welches zum Atzen der Jungen dient. Am verbreitetsten sind die *Columbiden*, welche besonders in den Tropen durch zahlreiche, prächtig gefärbte Arten vertreten sind. Die Rassen unserer Haustaube stammen nach Darwin von der *Columba livia* L., der blaugrauen Felstaube. Verwandte der Tauben sind die Zahntauben (*Didunculus strigirostris* Gould). In die Nähe der Tauben werden gewöhnlich auch die *Dronten* gestellt, Vögel, welche, der eine gegen Ende des 17., der andere im 18. Jahrhundert ausgerottet worden sind: *Didus ineptus* L. auf St. Mauritius und *D. solitarius* Gm. auf Rodriguez. Im Habitus erinnern an die Hühner die *Pteroclididen*: *Syrnhaptes paradoxus* Pall., Steppenhuhn.

III. Ordnung. Natatores, Schwimmvögel. Durch ihre Neigung zum Wasseraufenthalt stimmen zahlreiche, im Bau sehr erheblich unterschiedene Familien überein. Man nennt sie Schwimmvögel, weil sie mit Hilfe ihrer durch Schwimmhäute verbundenen Zehen geschickt schwimmen und tauchen.

Entweder sind alle 4 Zehen durch Schwimmhäute verbunden — Ruderfuß (Fig. 555 l) — oder nur die 3 vorderen — Schwimmfuß (k) — oder die vorderen Zehen sind einzeln für sich von Schwimmhäuten eingefaßt — Spaltschwimmfuß (h). Ergeben sich somit schon im Bau der Füße Unterschiede, welche einer näheren Verwandtschaft der Familien widersprechen, so wird letztere weiterhin zweifelhaft gemacht durch die verschiedene Beschaffenheit von Flügel und Schnabel.

1. *Lamellirostres* (*Anseriformes*). Die 3 Vorderzehen durch eine Schwimmhaut verbunden (Schwimmfuß); Schnabel bis auf die harte Spitze („Nagel“) weichhäutig, seine Ränder mit queren, hintereinander gestellten Hornblättchen bedeckt; die Tiere „grundeln“ und nähren sich von Pflanzen und kleinen Tieren. *Anas platyrhynchos* (*boschas*) L., Wildente, Stammform

Fig. 555. Verschiedene Fußformen der Vögel (aus Schmarda). a Watbein mit doppelt geheftetem Fuß eines Storches, b Spaltfuß der Drossel, c Wandelfuß eines Fasans, d Sitzfuß eines Falken, e Klammerfuß der Mauerschwalbe, f Lauffuß des Straußes, g Kletterfuß eines Spechtes, h Spaltschwimmfuß vom Steiβfuß, i Watbein und Lappenfuß eines Wasserkuhns, k Schwimmfuß der Ente, l Ruderfuß des Tropikvogels.

der Hausente *A. domestica* L., *Somateria mollissima* L., Eiderente; *Anser anser* L., Wildgans, Stammform von *Anser domesticus* L.; *Cygnus olor* L., Höckerschwan.

2. *Longipennes* (*Tubinares*), räuberische Vögel mit kräftigem Schnabel, Schwimmfüßen und langen, einen schnellen Flug ermöglichenden Flügeln. *Procellariiden*, Sturmavögel: *Diomedea exulans* L., Albatros. — *Lariden*, Möven, im Bau den *Charadriiformes* verwandt: *Larus ridibundus* L., Lachmöve, *L. canus* L., Sturmmöve, *Sterna hirundo* L., Seeschwalbe.

3. *Pygopodes* und *Urinatores*. Vögel mit kleinen, zum Teil zu Rudern rückgebildeten Flügeln und aufrechter Körperhaltung, welche durch die Verlagerung der Beine nach rückwärts bedingt ist. Mit Schwimmfüßen ausgerüstet, im inneren Bau aber voneinander sehr verschieden, sind die ausschließlich arktischen, den Möven verwandten *Alciden* (*Alca impennis* L., im Laufe des 19. Jahrhunderts auf Island ausgerottet) und die ebenso-

ausschließlich antarktischen *Impennes* (*Aptenodytes patagonica* Forst., Pinguin, Fig. 556). Den Alken schließen sich die *Colymbiformes* an; sie haben zum Teil Schwimmfüße (*Colymbus arcticus* L.), zum Teil Spaltschwimmfüße (*Podiceps cristatus* L.).

4. *Steganopodes*, alle vier Zehen nach vorn gewandt und durch Schwimmhäute verbunden (Ruderfüße); *Pelecanus onocrotalus* L., *Phalacrocorax carbo* Dumont, Kormoran, *Fregata aquila* L., Fregattvogel. Die Gruppe zeigt einerseits zu den *Colymbiformes*, andererseits zu den *Ciconiiformes* Verwandtschaft.

IV. Ordnung. Grallatores, Watvögel. Die Watvögel sind ihrem Aufenthaltsort, sumpfigen Gegenden und Ufern von Seen, Teichen und Flüssen, vortrefflich angepaßt, indem die Laufknochen an ihren Beinen stark verlängert und die Federn weit bis auf die Unterschenkel aufwärts durch Hornschienen ersetzt sind (Stelzbeine, Fig. 555 a). In Korrelation damit steht die auffallende Verlängerung von Hals und Schnabel.

Derselbe Habitus scheint sich bei drei anatomisch sehr verschiedenen Gruppen ausgebildet zu haben. Die eine Gruppe (*Ciconiiformes*), ausgezeichnet durch Schnäbel mit starker Hornbekleidung, wird gebildet von den *Ardeiden*, Reiher: *Ardea cinerea* L., Fischreiher, *Botaurus stellaris* L., Rohrdommel, *Ibis religiosa* Cuv., und *Ciconiiden*, *Ciconia ciconia* L., Storch, *Leptoptilos crumeniferus* Less., Marabu. Hier schließt sich an, den *Lamellirostres* ähnelnd, *Phoenicopterus ruber* L., Flamingo. — Die zweite Gruppe (*Gruiformes*) — Schnabel relativ kurz, stets an der Basis, oft auch nach der Spitze zu von weicher Haut überzogen — besteht aus den: 1. *Gruiden*, Kranichen: *Grus grus* L., 2. *Ralliden*, Wasserhühnern: *Crex crex* L., Wachtelkönig; 3. *Allectoriden*, Hühnerstelzen: *Otis tarda* L., Trappe. — Die dritte Gruppe der *Charadriiformes* (mit langem, dünnem Schnabel) wird nach ihrem Bau mit den *Alciden* und *Lariden* vereinigt: *Vanellus vanellus* L., Kiebitz, *Scolopax rusticola* L., Waldschnepfe, *Gallinago media* Frisch, Bekassine, *G. gallinula* L., Moorschnepfe.

Fig. 556. *Aptenodytes patagonica* (aus Brehm).

V. Ordnung. Scansores, Klettervögel. Alle Klettervögel sind leicht an ihren Kletterfüßen zu erkennen, an denen 2 Zehen (2 und 3) nach vorn, 2 Zehen (1 und 4) nach rückwärts gewandt sind (Fig. 555 g). Trotzdem weisen der verschiedene Bau und Habitus der unter gemeinsamen Namen zusammengefaßten Formen darauf hin, daß die Zusammenfassung nicht auf Blutsverwandtschaft beruht.

1. *Psittaci*, *Papageien*. Buntgefärbte, meist tropische Vögel, mit kurzem, aber hohem, gedrungenem, stark gekrümmtem Schnabel, mit fleischiger Zunge. Außer den Kakadus (*Ptilolophus leucolophus* Less.), den Sittichen (*Melopsittacus undulatus* Gould) und den kurzschwänzigen Papageien (*Psittacus erithacus* L.) sind als abweichende Formen die Nachtpapageien zu nennen (*Strigops habroptilus* Gray). 2. *Cuculi*, *Coccyges* Kuckucke. Schnabel

leicht gebogen oder gerade, äußere Zehe meist eine Wendezehe. *Cuculus canorus* L., Kuckuck. 3. *Picarien*, Spechte. Mit geradem, konischem, langem Schnabel und langer, vorstreckbarer Zunge. *Picus viridis* L., Grünspecht, *P. major*, *medius* und *minor*, Buntspechte, *P. martius* L., Schwarzspecht. Den Spechten sind nahe verwandt die *Ramphastiden*, die Tukane der Tropen.

VI. Ordnung. Passeres. Die Ordnung der Passeres ist die umfangreichste Gruppe des Vogelsystems; sie enthält ausschließlich Nesthocker, meist von geringer Körpergröße, mit zierlichen, bis auf die Fersen hinab befiederten Beinen, mit stark verhorntem Schnabel ohne Wachshaut. Von den drei nach vorn gewandten Zehen sind die beiden äußeren miteinander verwachsen (Wandelfüße) oder sie sind bis an den Grund getrennt (Spaltfüße, Fig. 555 b). Bei einem Teil der Arten, welche dann meist, wenn auch nicht immer, durch große Sangeskunst im männlichen Geschlecht ausgezeichnet sind, finden sich besondere Muskeln des Syrinx, welche sonst bei Vögeln nicht vorkommen. Man nennt sie daher Singvögel oder *Oscines*, im Gegensatz zu den übrigen Passeres, den Schreibvögeln oder *Clamatores*. Beide Gruppen unterscheiden sich ferner dadurch, daß die Singvögel eine große, freibewegliche Hinterzehe haben, was sonst bei den Vögeln und so auch bei den Schreibvögeln nicht zutrifft.

I. Unterordnung. *Oscines*. Alle unsere Singvögel gehören hierher: die *Fringilliden*, Finken: *Fringilla coelebs* L., Buchfink, *F. carduelis* L., Stieglitz, *F. cannabina* L., Hänfling, *Passer domesticus* L., Sperling; *Alaudiden*, Lerchen: *Alauda arvensis* L., *Sylviden*; Säger: *Sylvia atricapilla* L., Mönch; *Turdiden*, Drosseln, *Luscinia luscinia* L., Nachtigall, *L. philomela* Bechst., Sprosser; *Hirundiniden*, echte Schwalben: *Hirundo rustica* L.; *Pariden*, Meisen, *Motacilliden*, Bachstelzen, außerdem aber auch die rabenartigen Vögel, *Corviden*: *Corvus frugilegus* L., Saatkrähe, denen die durch Geschlechtsdimorphismus auszeichneten Paradiesvögel, *Paradiseiden*, sehr nahe stehen, *Paradisea apoda* L. (Fig. 15).

II. Unterordnung. *Clamatores*, Schreibvögel. Hinterzehe schwach, nicht selbständig beweglich, Muskulatur des Syrinx einfach. Vielfach werden hierher nur einige vorwiegend in Südamerika entwickelte Gruppen gestellt, die *Cotingiden* und *Tyranniden*, ferner die *Menuriden* oder Leierschwänze Australiens. Früher dagegen fanden unter den *Clamatores* noch zahlreiche einheimische Vögel Platz, welche jetzt abgelöst werden und als *Cypselomorphen* oder *Coraciformes* zusammengefaßt und mit den *Eulen* und *Spechten* vereint werden: *Cypseliden*, Mauerschwalben, mit Klammerfüßen (Fig. 548 c): *Cypselus apus* L. (nahe verwandt die *Trochiliden* oder *Colibris*); *Caprimulgiden*, Nachtschwalben, Ziegenmelker; *Alcediniden*, Eisvögel: *Alcedo ipsida* L., der Fischbrut schädlich (ihnen nahe verwandt sind die tropischen *Bucerotiden*, Nashornvögel).

VII. Ordnung. Raptatores, Raubvögel. Die Raubvögel sind muskelstarke Vögel von meist ansehnlicher Körpergröße. Ihre bis an das untere Ende der Laufknochen befiederten Füße haben 4 kräftige, mit starken Krallen bewehrte Zehen, von denen 3 nach vorn gewandt und an der Basis durch eine kurze Bindehaut verbunden sind (Sitzfüße, Fig. 555 d). Am kräftigen Schnabel springt der Oberschnabel mit hakenförmig nach abwärts gekrümmter Spitze über den Unterschnabel hervor. Nach ihrem Bau setzen sich die Raubvögel aus zwei in keiner näheren Verwandtschaft zueinander stehenden Gruppen zusammen.

I. Unterordnung. *Diurni*, *Falconiformes*, *Tagraubvögel*, schlanke, den *Ardeiden* nahe verwandte Tiere mit dicht au liegendem Gefieder, von außergewöhnlicher Sehschärfe. *Cathartae*, mit weichen Lappen am Kopf, *Sarcorhamphus gryphus* L., Kondor. *Vulturiden* mit kahlen Stellen an Hals und Kopf und mit langem Schnabel: *Vultur monachus* L., Mönchsgeier, *Neophron percnopterus* Sav., ägypt. Aasgeier, *Gypaetes barbatus* L., Lämmergeier, durch Mangel der kahlen Stellen zu den Adlern überleitend, neuerdings auch zu ihnen gerechnet. *Falconiden* mit kurzem Schnabel: *Aquila chrysaetus* L., Steinadler, *A. imperialis* Behst., Königsadler, *Buteo buteo* L., Bussard, *Falco gyrfalco* L., Edelfalk, *Astur palumbarius* L., Habicht.

II. Unterordnung. *Nocturni*, *Nachtraubvögel*. Gedrungene Tiere mit weichem, locker absteheudem Gefieder, großen von einem Kreis von Federn (Schleier) umstellten, nach vorn gewandten Augen; sie stehen anatomisch den *Caprimulgiden* (*Coraciformes*) näher als den Tagraubvögeln. *Bubo bubo* L., Uhu; *Syrnium aluco* L., Waldkauz, *Athene noctua* Retz., Steinkauz, *Strix flammea* L., Schleiereule.

III. und IV. Unterklasse. Saururen und Odontornithes.

Die Beziehungen der Vögel zu den Reptilien haben durch paläontologische Funde wesentliche Klärung erfahren, indem zwei jetzt nicht mehr existierende Gruppen, die zahntragenden Vögel oder *Odontornithes* und die *Saururen*, entdeckt wurden. Die aus der Kreideformation stammenden *Odontornithes* haben im Ober- und Unterkiefer Zähne, welche in einer gemeinsamen Rinne oder in Alveolen eingepflanzt sind; sie müssen in zwei Gruppen aufgelöst werden: die *Hesperornithiden* oder *Odontoleen* (*Hesperornis regalis* Marsh), welche sich den Ratiten anschließen, und die mit einer Carina ausgerüsteten *Ichthyornithiden* oder *Odontotormen* (*Ichthyornis dispar* Marsh). Noch wichtiger als die zahntragenden Vögel ist die in zwei Exemplaren aus den Solenhofener Schiefer (Jura) bekannte, ebenfalls bezahnte *Archaeopteryx lithographica* v. Meyer, bei welcher die Carpalien und Metacarpalien der Flügel noch nicht verwachsen, die 3 Finger wohlentwickelt und mit Krallen bewaffnet sind und die Schwanzwirbelsäule, trotzdem sie zwei Reihen von Federn trägt, wie bei einer Eidechse aus 20 langgestreckten Wirbeln besteht (Fig. 2). *Archaeopteryx* und *Ichthyornis* besaßen amphicöle Wirbel.

VII. Klasse.

Mammalien, Säugetiere.

Unter den Wirbeltieren und demgemäß im gesamten Tierreich nehmen die Säugetiere die höchste Stufe der Entwicklung ein; sie verdienen weiterhin unser besonderes Interesse, weil zu ihnen nach Bau und Entwicklung der *Mensch* gehört, wenn er auch seiner Intelligenz nach selbst von den höchst organisierten Arten durch eine weite Kluft getrennt wird.

Integument,
Haare.

Die auffälligsten Merkmale zur Charakteristik der Klasse liefert auch hier wieder die Beschaffenheit der Haut. Man kann mit Oken die Säugetiere Haartiere nennen, weil für sie die Haare ebenso charakteristisch sind wie für die Vögel die Federn. Die Haare (Fig. 557 H) sind Horngebilde, welche auf Papillen der Lederhaut sitzen und von den Blutgefäßen derselben ernährt werden; sie sind mit ihrem unteren Ende, der Haarwurzel, in eine Einsenkung der Haut, den Haarbalg,

eingelassen und sind hier von einer doppelten Umhüllung umgeben, der epithelialen Wurzelscheide, einer Einsenkung der Epidermis, und einer bindegewebigen Lage, der Balgscheide. Kleine Muskelchen können sich an die Basis der größeren Haare befestigen und dieselben aufrichten. Da Seitenäste fehlen, ist der Aufbau des Haares einfacher als der der Feder und ebenso die Verschiedenartigkeit der Formen geringer. Durch spirale Einrollung ausgezeichnet sind die dünneren Wollhaare, gerade gestreckt die Stichelhaare; letztere werden bei zunehmender Dicke Schnurrhaare (an der Oberlippe vieler Säugetiere), Borsten (Schweine) und Stacheln (Igel und Stachelschweine) genannt. Im Pelz vieler *Säugetiere* findet man zweierlei Haare, feine, den dichten Untergrund bildende Woll- und darüberliegende Stichelhaare. Histologisch bestehen die Haare aus verhornten Zellen, welche öfters in die Zellen der Mark- und Rindensubstanz geschieden sind; nach außen werden sie von einem Oberhäutchen, der uns von den Reptilien her schon bekannten Pseudocuticula, überzogen. Die Anwesenheit des Oberhäutchens bedingt bei den meisten Säugetieren eine periodische Erneuerung des Haares, bei welcher das alte Haar ausfällt und durch ein aus dem alten Balg (? ob auch von der alten Papille) hervorsprossendes neues Haar ersetzt wird. Gewöhnlich findet nur ein einmaliger Haarwechsel im Frühjahr statt. Bei Tieren, die sich zum Winter weiß verfärben, scheint aber auch im Herbst ein Haarwechsel einzutreten. — Außer den Haaren finden sich bei manchen Säugetieren noch echte Schuppen. Konstante Horngebilde dagegen sind die Bewaffnungen der Zehenspitzen; sie werden nach ihrer Gestalt als Krallen (Ungues), Hufe (Ungulae) und Nägel (Platt-nägel, Laminae) unterschieden (S. 480, Fig. 473).

Fig. 557. Schnitt durch die Haut des Menschen (aus Wiedersheim). *Sc* Stratum corneum, *SM* Stratum Malpighii, *Co* Corium, *F* subkutanes Fett, *NP* Nervenpapillen, *GP* Gefäßpapillen, *N* und *G* Nerven und Gefäße des Corium, *SD* Schweißdrüsen, *SD*¹ Ausführungsgänge derselben, *H* Haar mit Talgdrüsen *D*.

Die alte Ansicht, daß die Haare der *Säugetiere* wie die Federn der *Vögel* den Schuppen der *Reptilien* entsprechen, hat in der Neuzeit viele Gegner gefunden, welche vielmehr annehmen, daß sie aus den Nervenendhügeln wasserbewohnender Wirbeltiere hervorgegangen sind, indem diese Sinnesorgane beim Übergang zum Landleben funktionslos wurden und verhornten. Wenn Schuppen vorhanden sind, zeigen die Haare eine regelmäßige Gruppierung zu denselben. Da eine derartige Gruppierung sich auch bei schuppenlosen Säugetieren, oft freilich nur beim Embryo, nachweisen läßt, scheint das Schuppenkleid eine von den Urmammalien vererbte Einrichtung zu sein, welche neben dem Haarkleid bestand, bei den meisten Säugetieren aber verloren gegangen ist, was gegen die Homologie von Schuppen und Haaren sprechen würde.

Hautdrüsen.

Ein weiteres Merkmal der Säugetierhaut ist ihr Drüsenreichtum. Mit seltenen Ausnahmen finden sich zweierlei Drüsen, Talg- und Schweißdrüsen. Erstere sind acinöse Drüsen, welche mit Vorliebe in den Haarbalg münden und dem Haar die nötige Geschmeidigkeit verleihen (Fig. 557 D); letztere können auch in den Haarbalg münden, öfters jedoch sind sie von ihm unabhängig; sie sind einfache tubulöse Drüsen mit aufgeknaultem hinterem Ende, welche ein flüssiges Sekret, den Schweiß erzeugen (SD) und indem sie Abkühlung durch Verdunstung ermöglichen, für das Behaupten einer bestimmten Körpertemperatur (Homoiothermie) von großer Bedeutung sind. Unter dem Einfluß des Geschlechtslebens entwickeln sich die Drüsen, speziell die Talgdrüsen, an gewissen Stellen zu besonders energischer Tätigkeit und bilden ansehnliche Drüsenpakete und Drüsenbeutel: Violdrüsen am Schwanz mancher *Carnivoren*, Klauendrüsen der *Wiederkäuer*, Brunstfeige am Kopf der *Gemsen*, Moschusdrüsen und Bibergeildrüsen an der Vorhaut von *Moschustier* und *Biber* (Fig. 566). Die wichtigsten Modifikationen der Hautdrüsen sind jedoch vermöge ihrer allgemeinen Verbreitung und ihrer großen physiologischen Bedeutung die Milchdrüsen, welche das am meisten charakteristische Merkmal der Säugetiere bilden und daher auch den deutschen und den wissenschaftlichen Namen der Klasse veranlaßt haben. Bei den *Monotremen* sind die Milchdrüsen unzweifelhaft enorm entwickelte, verästelte Schweißdrüsen; das gilt auch für die übrigen *Säugetiere*, bei denen sie mit Unrecht früher als modifizierte Talgdrüsen gedeutet wurden, weil ihre Enden bläschenförmig erweitert sind. Bei *Ornithorhynchus* münden die Drüsen auf einer umschriebenen Hautpartie. Dieses mit Drüsenmündungen bedeckte Feld ist bei *Echidna* von der Umgebung scharf abgesetzt

Fig. 558. A wahre, B falsche Zitze (aus Wiedersheim nach Gegenbaur).

(Areola mammae), es kann sich entweder direkt zu einer Papille erheben, der echten Zitze oder Brustwarze (Fig. 558 A, Mehrzahl der Säugetiere); dann fehlt ein einheitlicher Ausführweg für die Milchdrüsen; — oder das Mammarfeld kann sich zur Mammartasche einsenken. Wenn nun weiter die Umgebung der Mammartasche ebenfalls zu einer Papille ausgezogen

wird, so entsteht die Pseudozitze (B), in deren Innerem ein gemeinsamer Ausführungsgang für alle Drüsen eines Pakets (Strichkanal der Kühe) liegt. Stets sind die Brustwarzen auf der ventralen Seite symmetrisch zur Mittellinie in zwei nach rückwärts konvergierenden Reihen angebracht, in der Brust- oder Achselgegend oder, was häufiger ist, in der Bauch- oder Inguinalregion. Ihre Zahl ist mindestens zwei, steigt aber bei manchen Tieren (*Centetes*) auf 22; im allgemeinen entspricht sie der Maximalzahl von jungen Tieren, welche das Weibchen erzeugt. Obwohl in beiden Geschlechtern vorhanden, treten die Milchdrüsen doch nur im weiblichen Geschlecht in Tätigkeit und auch hier nur nach der Geburt der Nachkommenschaft, wenn zur Ernährung derselben das Drüsensekret, die Milch, nötig ist.

Ein Hautskelett ist nur bei wenigen Arten vorhanden, wie z. B. in Form festgefügtter Knochenplatten bei den *Gürteltieren*; dagegen zeigt das Achsenskelett zahlreiche, nur bei Säugetieren vorkommende

Merkmale. Am Schädel treten die bisher besprochenen Knochen vielfach nur noch als Knochenkerne auf, welche frühzeitig mit benachbarten Kernen zu größeren Knochen verschmelzen. Wie das Schläfenbein lehrt, können hierbei sogar Teile von ganz verschiedener Herkunft, Teile des Visceralskeletts und der Schädelkapsel, vereinigt werden, so daß eine scharfe Trennung von Schädel und Visceralskelett nicht mehr durchführbar ist, wenn auch im allgemeinen die Unterscheidung von Hirn- und Gesichtsschädel dieser Trennung entspricht. Wir sind daher gezwungen, um nicht Engverbundenes auseinanderzureißen, bei der Schilderung des Schädels eine andere Einteilung als bisher zu befolgen, die Einteilung, welche uns die menschliche Anatomie an die Hand gibt.

Im hinteren Abschnitt des Säugetierschädels (Fig. 480—482) begegnen wir einem großen Knochen, dem Os occipitis, welcher durch einen doppelten Condylus occipitalis mit dem Atlas gelenkig verbunden ist und die vier uns von früher her bekannten, verschmolzenen, primären Knochen, die Occipitalia, außerdem aber gewöhnlich noch einen bei Säugetieren allein auftretenden Belegknochen, das Interparietale, enthält. Das Interparietale (*Ip*), streng genommen ein Knochenpaar, entsteht im Winkel zwischen den Parietalia und dem Supraoccipitale und liefert den obersten Teil der Hinterhauptschuppe. Nach vorn von ihm liegen in der Schädeldecke wie bei den übrigen Wirbeltieren: die Parietalia (bei manchen *Wiederkäuern* und *Nagern* mit dem Interparietale verwachsen), die Frontalia und die Nasalia, wozu sich stets noch die Lacrymalia gesellen (Fig. 481, 482, 559 *pa*, *fr*, *na*, *la*). An der Schädelbasis setzt sich vorn an das Basisoccipitale das Keilbein, Os sphenoidum, an, welches bei vielen Säugetieren dauernd (Fig. 481), beim Menschen (Fig. 482) wenigstens embryonal in zwei Stücke getrennt ist, das vordere und das hintere Keilbein. Jedes dieser Stücke läßt sich entwicklungsgeschichtlich wieder in drei Teile zerlegen. Das hintere Keilbein besteht aus dem unpaaren Basisphenoid (*Spb*) (Körper) und den paarigen Alisphenoida (*Als*) (den großen Keilbeinflügeln, Alae temporales), das vordere aus dem Präsphenoïd (*Ps*) (Körper) und den Orbitosphenoida (*Ors*) (Alae orbitales, den kleinen Keilbeinflügeln). Vor dem vorderen Keilbein liegt ebenfalls dreiteilig das Ethmoid (*Eth*); das unpaare Mesethmoid bildet zwischen den beiden tief in den Knochen eindringenden Nasenhöhlen eine knöcherne Scheidewand; die paarigen Exethmoidea liefern die Seitenwand der Nasenkapsel und durch komplizierte Faltungen ihrer Innenseite behufs Vergrößerung der Geruchsschleimhaut die den Riechwülsten zugrunde liegenden Muscheln oder Conchae, zu denen sich als ein selbständiger Knochen das Os turbinale, die „untere Muschel“, gesellt.

Das zwischen die Knochen der Schädeldecke und der Schädelbasis seitlich eingekeilte Schläfenbein kann nur verstanden werden, wenn man es im Zusammenhang mit dem ersten und zweiten Visceralbogen betrachtet und zugleich von embryonalen Verhältnissen ausgeht (Fig. 559). Man findet dann als Grundlage des Knochens die knorpelige Gehörkapsel, die Anlage des Petrosus (Schläfenbeinpyramide *pe*), und, wie bei den übrigen Wirbeltieren an derselben befestigt, 1. den knorpeligen Kieferbogen: das Quadratum (*a*) und das Mandibulare (*n+mk*), 2. den knorpeligen Zungenbeinbogen: Hyomandibulare (*st*) und Hyoid (*h*) (vgl. damit das Visceralskelett der Selachier, Fig. 510). Hierzu kommt der Belegknochen an der Basis des Quadratum, das Squamosum (*sq*),

welches sich proportional der Reduktion des Quadratum vergrößert hat, und schließlich unterhalb des Squamosum der Annulus tympanicus (*ty*). Wenn nun Verknöcherung der knorpeligen Teile eintritt, so entsteht aus mehreren Knochenkernen ein einheitliches Petrosum; dasselbe verschmilzt meist mit dem Squamosum und häufig auch mit dem in manchen Ordnungen zu einer ansehnlichen Knochenkapsel (Bulla ossea) heranwachsenden Tympanicum. Petrosum und Squamosum einerseits, Tympanicum andererseits umschließen einen Raum, die Trommelhöhle, in welchen die oberen Stücke der beiden Visceralbögen hineingeraten, um durch Verknöcherung zu den Hörknöchelchen zu werden, Hyomandibulare zum Stapes, das Quadratum zum Amboß (Fig. 495, 496). Die Art, wie nun der vordere Rand des Annulus tympanicus, bei der Vereinigung mit dem Squamosum und dem Petrosum die Glaserische Spalte, Fissura petroso-tympanica, bildend, auf den Kieferbogen trifft, bringt es mit sich, daß auch das obere Ende des Mandibulare (*n*),

Fig. 559. Kopfskelett eines Embryo von *Tatusia hybrida* (nach Parker und Wiedersheim); knorpeliges Primordialeranium punktiert, häutiges schraffiert (*h*). 1. Belegknochen: *na* Nasale (davor Nasenkapsel und Nasenöffnung), *la* Lacrymale, *fr* Frontale, *pa* Parietale, *im* Intermaxillare, *mx* Maxillare, *ju* Jugale, *sq* Squamosum, *de* Dentale. 2. Knorpel und primäre Knochen: *os* Occipitale superius, *o* Occipitalknorpel, *pe* Petrosum (Gehörkapsel), *a* Amboß (Quadratum), *n* Hammer (Articulare), *mk* Meckelscher Knorpel, *st* Steigbügel (Hyomandibulare), *h* Zungenbeinbogen, *kb* Rest der Kiemenbögen, *ty* Tympanicum.

welches dem Articulare der übrigen Wirbeltiere entspricht, in die Trommelhöhle eingeschlossen wird; bei der Verknöcherung liefert dasselbe den Hammer, während der untere Abschnitt, der „Meckelsche Knorpel“ (*mk*), gleichsam abgequetscht wird. Der Meckelsche Knorpel schwindet später; dagegen wächst sein Belegknochen, das Dentale (*de*), so sehr heran, daß es allein den Unterkiefer darstellt, welcher nun mit dem Squamosum ein neues Kiefergelenk bildet. Dieses neue Kiefergelenk der Säugetiere liegt zwischen den Belegknochen des Quadratum und des Mandibulare, zwischen Squamosum und Dentale, wie das alte, jetzt zum Hammer-Amboßgelenk gewordene Gelenk zwischen den entsprechenden Primärknochen: Quadratknochen und Articulare. Physiologisch ist die neue Gelenkbildung wohl so zu verstehen, daß die bei den Säugetieren erfolgende Vervollkommenung der Bezahnung einen

festere Anschluß des die Zähne tragenden Dentales an die Schädelkapsel erforderte. — Auch sonst tritt das Squamosum vicariierend für das Quadratbein ein, indem es sich mit dem vom Maxillare herkommenden, selten fehlenden Jochbein (Os zygomaticum s. jugale, *ju*) verbindet.

Die Zurückführung von Hammer und Amboß der *Säugetiere* auf Articulare und Quadratum der übrigen *Wirbeltiere* und die Lehre, daß das Kiefergelenk der ersteren dem Kiefergelenk der letzteren nicht homolog ist, ist wie in früheren Jahren so auch neuerdings wieder von einigen Morphologen lebhaft bekämpft worden, welche den funktionellen Ersatz eines so unentbehrlichen Gelenks durch ein anderes für unmöglich halten. Dieser Einwurf verliert an Bedeutung, wenn man annimmt, daß der Funktionswechsel durch einen Zustand angebahnt wurde, auf dem beide Gelenke gleichzeitig zum Kauen dienten.

Der untere Teil des Zungenbeinbogens (*h*) oder das Hyoid bleibt außerhalb der Trommelhöhle und verschmilzt an seinem oberen Ende mit dem Petrosom. Das obere Ende (Processus styloideus) kann dann von dem unteren, an der Copula (Corpus hyoideum) ansitzenden Stück (dem vorderen Zungenbeinhorn) ganz getrennt werden, indem die verbindende Knorpelstrecke zu einem Ligament (L. stylohyoideum) atrophiert. Im Zungenbein der Säugetiere erhält sich schließlich noch ein Rest des ersten Kiemenbogens in den Hinterhörnern (Cornua majora des Menschen); Reste der übrigen Kiemenbögen bilden die Kehlkopfknorpel.

Wie das Quadratum (Amboß) im Vergleich zum gleichnamigen Knochen der übrigen Wirbeltiere an Größe ganz auffallend reduziert ist, so ist auch der vordere Abschnitt des Palatoquadratum, welcher die Knochen der Gaumenreihe, Vomer, Palatinum, Pterygoid, unfast, schwach entwickelt, besonders im Vergleich zu den davor liegenden, mächtigen Maxillarknochen. Zwischenkiefer (Praemaxillare oder Intermaxillare, *im*) und Oberkiefer (Maxillare, *mx*) — beide beim Menschen zu einem einheitlichen Oberkiefer verwachsen — bilden vermöge ihrer Ausdehnung einen ansehnlichen Teil des Gesichtsschädels und schicken nach rückwärts und einwärts die Gaumenfortsätze (Processus palatini) aus. Durch letztere werden die Knochen der Gaumenreihe eingeeengt; die Vomerer der beiden Seiten werden zu einem unpaaren, die Nasenscheidewand vervollständigenden, senkrecht gestellten Knochen zusammengepreßt, Palatina und Pterygoidea werden rückwärts verlagert. Das Palatinum beteiligt sich noch am harten Gaumen, das Pterygoid (neuerdings als Rest des Parasphenoids gedeutet) nur ausnahmsweise (*Cetaceen*, manche *Edentaten*); letzteres verliert sogar gewöhnlich seine Selbständigkeit und schließt sich dem ihm am meisten benachbarten Knochen der Schädelbasis, dem Basisphenoid, an; genauer gesagt: es verschmilzt mit einem Fortsatz desselben, der Lamina externa des Processus pterygoideus, als die Lamina interna. Im hinteren Keilbein sind somit, wie im Schläfenbein, craniale und viscerele Teile vereint.

Die Wirbel der Säugetiere sind durch vollkommene Verknöcherung ausgezeichnet und untereinander durch Ligamenta intervertebralia, Bandscheiben aus Faserknorpel, verbunden. Stets sind die Halswirbel und die rippentragenden Brustwirbel voneinander unterschieden, meist auch — mit Ausnahme der *Cetaceen* — Lendenwirbel, Sacralwirbel und Schwanzwirbel. Auch die Variabilität in den für die einzelnen Regionen

Wirbelsäule
und Extre-
mitäten.

geltenden Zahlen ist eine beschränkte. Namentlich haben fast alle Säugetiere sieben Halswirbel (darunter Atlas und Epistropheus); nur ganz ausnahmsweise kommen neun (*Bradypus tridactylus*) oder sechs (*Choloepus Hoffmanni*, alle *Manatus*-Arten) vor. Bei der Bildung der Sacralwirbel muß man zwei Erscheinungen auseinanderhalten: 1. Verbindung der Wirbel mit dem Os ilium (echte Sacralwirbel), 2. Verschmelzung der echten Sacralwirbel untereinander und mit darauffolgenden caudalen, pseudosacralen Wirbeln zum Os sacrum. Die Zahl der echten, das Ilium befestigenden Sacralwirbel ist sehr häufig, wie bei *Amphibien*, nur einer (die meisten *Beutel*-, *Huf*- und *Nagetiere*, *Halbaffen*) oder zwei (*Carnivoren*, *Primates*), selten mehr (*Echidna*, viele *Edentaten*, bei denen auch das Sitzbein sich mit der Wirbelsäule verbinden kann). Pseudosacrale Wirbel fehlen selten ganz, meist schwankt ihre Zahl zwischen 1 und 3. — Vom Gliedmaßenskelett interessieren uns am meisten Schulter- und Beckengürtel. Das Coracoid, welches bei *Monotremen* noch das Sternum erreicht, ist bei allen übrigen Mammalien zu einem Fortsatz der Scapula, dem Processus coracoideus, eingeschrumpft. Seltener (bei den schnell laufenden Tieren) fehlt die Clavicula; dieselbe tritt bei den *Monotremen* (Fig. 560 *Cl*) noch an ein gut entwickeltes Episternum (*Ep*), sonst scheint sie mit dem Sternum zu artikulieren; tatsächlich ist sie aber von ihm getrennt durch die Cartilagine interarticularae (früher als Reste des Episternum, jetzt als „Praeclavia“ gedeutet). Am Becken sind Darm-, Sitz- und Schambeine zum Hüftbein verwachsen; Sitz- und Schambeine derselben Seite sind durch auf- und absteigende Fortsätze ventral untereinander vereinigt und umschließen gemeinsam das Foramen obturatum (Fig. 569). Die Schambeine der linken und rechten Seite treffen in einer Symphyse zusammen, welche sich auch auf die Sitzbeine ausdehnen kann.

Fig. 560. Sternum- und Schultergürtel von *Ornithorhynchus anatinus*, linke Hälfte nur zum Teil dargestellt (aus Wiedersheim). *St* Manubrium sterni (oberes Ende des Brustbeins), *Ep* Episternum, *Cl* Clavicula, *S* Scapula, *G* Gelenkfläche für den Oberarm, *Co*, *Co'* Coracoid.

Nächst dem Haarkleid und der scharfen Sonderung von Hals und Brust, Lenden, Sacral- und Caudalregion, wobei letztere zum Schwanz rückgebildet wird, ist für die Erscheinungsweise der Säugetiere die hohe Differenzierung der peripheren Extremitäten wichtig. Ihre Verwendung ist eine sehr mannigfaltige. Bei kletternden Tieren können sie durch Opponierbarkeit des Daumens und der Großzehe zu Greifhänden und Greiffüßen werden, meist aber entwickeln sie sich zu kräftigen Trageapparaten, welche den Körper über den Boden erheben. Die hierzu nötige Streckung der Extremität wird häufig dadurch gesteigert, daß Fuß und Hand nicht in ganzer Länge dem Boden aufliegen (plantigrade W.), sondern in die aufsteigenden Stützen einbezogen werden, in ganzer Ausdehnung mit Ausnahme der letzten Phalange bei den Zehenspitzengängern, oder nur mit Tarsus und Metatarsus, Carpus und Metacarpus bei den Zehengängern.

Da sich die Säugetiere im allgemeinen durch ihre Intelligenz von den übrigen Wirbeltieren unterscheiden, ist auch ihr Hirn durch die

Größe von Großhirn und Kleinhirn ausgezeichnet (Fig. 561—563). Das Kleinhirn ist im Gegensatz zu Vögeln und Fischen in seitliche Kleinhirnhemisphären (*IV*) und den medianen Wurm differenziert. Beim Großhirn kommt in erster Linie der Mantelteil der Hemisphären in Betracht. Die Stirnlappen desselben wachsen nach vorn über die Lobi olfactorii herüber, welche daher von dem vorderen Ende des Hirns mehr und mehr auf die Unterseite verlagert werden. Die Schläfenlappen dehnen sich links und rechts über die Sehhügel bis an die Schädelbasis aus. Die Hinterhauptslappen endlich decken nach rückwärts successive Mittelhirn, Kleinhirn und Medulla oblongata zu. Da nun die Hauptzunahme der geistigen Fähigkeiten sich innerhalb der Klasse selbst vollzieht, so ergibt uns das Großhirn eine aufsteigende Reihe, welche folgende Zusammenstellung erläutern möge. Bei *Monotremen*, *Beuteltieren*, *Insektenfressern* und *Nagern* (Fig. 561) kommt vorn der Lobus olfactorius (*lo*), hinten vielfach noch das Mittelhirn (*III*) zum Vorschein; bei *Halbaffen*, *Carnivoren* (Fig. 562) und *Ungulaten* ist

Fig. 561. Gehirn des Kaninchens (nach Gegenbaur).

Fig. 562. Gehirn des Haushundes (nach Wiedersheim).

Fig. 563. Gehirn des Pavians.

I Großhirn, *III* Mittelhirn (Corpora quadrigemina), *IV* Kleinhirn, *V* Nachhirn (Medulla oblongata), *R* Rückenmark, *lo* Lobus olfactorius, *Wu* Wurm.

vorn der Lobus olfactorius, hinten das Kleinhirn (*IV*) zum größeren Teil zugedeckt; bei *Menschen*, *Anthropoiden* und vielen anderen *Affen* (Fig. 563) endlich sieht man beim Abtragen des Schädeldaches nur die beiden Großhirnhemisphären, welche alle übrigen Hirnteile mehr oder minder vollkommen von oben verdecken. Weiter ist zu beachten, daß bei den Wirbeltieren der ersten Gruppe die Oberfläche des Hirns meist glatt ist, daß dagegen bei den übrigen das Wachstum der Hirnrinde zur Einfaltung und Bildung von Gyri und Sulci (Hirnwindungen) führt, welche bei den menschenähnlichen Affen, besonders aber beim Menschen, die größte Komplikation erreichen. Eine notwendige Folge der Massenzunahme des Hirnmantels ist die Vergrößerung der die einzelnen Regionen verbindenden Nervenstränge, der Kommissuren, die sich immer mehr als besondere Hirnteile hervorheben. So werden innerhalb der Säugetierklasse zwei quere Kommissuren zwischen linker und rechter Großhirnhemisphäre (Hirnbalken und Hirngewölbe, Corpus callosum und Fornix) deutlich, ferner zwei derbe Stränge vom Großhirn nach den rückwärts gelegenen Hirnteilen, die Crura cerebri, endlich ein queres Kommissurensystem unter dem Kleinhirn, der Pons Varoli,

Verbindungen, welche in anderen Wirbeltierklassen, ja selbst bei niederen Säugetieren, wie *Monotremen* und *Beuteltieren*, noch nicht mächtig genug sind, um besonders benannt zu werden.

Das Anwachsen des Großhirns und Kleinhirns, und zwar vorwiegend in ihren dorsalen Abschnitten, führt zu einer mehrfachen Knickung der Hirnachse, die sich schon bei *Reptilien* bemerkbar macht, bei den *Vögeln* fortschreitet und bei den *Säugetieren* ihr Maximum erreicht (Hirnbeuge). Anstatt in der Richtung des Rückenmarks zu verlaufen, biegt sich in der Gegend der Medulla oblongata die Hirnachse ventralwärts (Nackenbeuge), dann in der Gegend der Varolsbrücke wieder nach dem Rücken zu (Brückenbeuge), um auf der Höhe der Corpora quadrigemina zum zweitenmal ventralwärts eingeknickt zu werden (Scheitelbeuge). — Durch sein Wachstum übt ferner das Hirn einen äußerst interessanten Einfluß auf die Beschaffenheit des Schädels aus, indem es — bei den *Vögeln* meist noch auf die Gegend hinter den Augen beschränkt — bei den höheren *Säugetieren* bis in die Geruchsgegend vordringt. So kommt es zu einem Anwachsen des Hirnschädels auf Kosten des Gesichtsschädels. Das Größenverhältnis beider hat schon Camper als Maßstab der Intelligenz angesehen und durch den „Camperschen Gesichtswinkel“ zu bestimmen gesucht, eine Bestimmungsmethode, welche in der Neuzeit wesentliche Verbesserungen erfahren hat.

Sinnes-
organe.

Unter den Sinnesorganen ist die Nase durch drei Merkmale ausgezeichnet. Es findet sich die äußere Nase als ein von Knorpeln gestütztes, oft zu einem Rüssel ausgezogenes Organ. Der Binnenraum der Nase wird vergrößert, indem durch Ausbildung des harten und des weichen Gaumens ein Teil der primitiven Mundhöhle ihm zugefügt wird. Ihr oberer Abschnitt, die Regio olfactoria, erfährt in seinen Seitenwandungen eine komplizierte Ausgestaltung durch Bildung der Riechwülste oder oberen Muscheln, welche zu der schon bei *Amphibien* vorhandenen unteren Muschel (Os turbinale) hinzutreten. Zur Vergrößerung der Schleimhautflächen dienen weiterhin sinuöse Ausstülpungen in die benachbarten Knochen, in die Stirnbeine, Keilbeine und Oberkiefer (Sinus frontales, S. sphenoidales, S. maxillares). — Bei Auge und Ohr sind die äußeren Hilfsapparate für die Erscheinungsweise der Säugetiere wichtig, beim Auge die oberen und unteren Augenlider, neben denen die Nickhaut in mehr oder minder rudimentärem Zustand fortbesteht, beim Ohr die von Knorpel gestützte, nur bei *Cetaceen*, *Monotremen* und *Sirenen* unvollkommen entwickelte Ohrmuschel und der äußere Gehörgang. Das Gehörorgan ist zugleich in seinen inneren Teilen wesentlich umgestaltet: die Säugetiere sind die einzigen Wirbeltiere, bei denen die drei Gehörknöchelchen, Hammer, Amboß und Steigbügel, vorkommen (Fig. 496) und der Blindsack des Sacculus, der Ductus cochlearis, in 2—4 Spiralwindungen wie ein Schneckenhaus eingewunden und zur Schnecke entwickelt ist (Fig. 79, 495).

Bezahnung.

Bei der Besprechung des Säugetierdarmes verdient vor allem die auf Unterkiefer, Zwischen- und Oberkiefer beschränkte Bezahnung Beachtung, weil sie sowohl zur Unterscheidung der gesamten Klasse von anderen Wirbeltierklassen als auch innerhalb der Klasse zur Charakteristik der einzelnen Ordnungen benutzt wird. Wenn wir *Monotremen*, *Edentaten* und *Cetaceen*, bei welchen die Bezahnung in offenkundiger Rückbildung begriffen ist, außer acht lassen, so sind

vier Merkmale hervorzuheben, welche sämtlich darauf hinweisen, daß das Gebiß der Säugetiere höher entwickelt und daher einer größeren Gesetzmäßigkeit unterworfen ist, als das Gebiß der übrigen Wirbeltiere (Fig. 564): 1. Die Zahl der Zähne ist mindestens für jede Art, meist sogar für die Gattung, vielfach auch für die Familie, konstant. Wie die Menschen normalerweise 32 Zähne haben, so die Hunde 42, die anthropoiden Affen 32, die plattnasigen Affen 36 usw. 2. Die Zähne sind besser befestigt. Ihr Dentinkörper wird in der Regel durch eine leichte Einschnürung in die mit Schmelz bedeckte Krone und die von Zement (Knochengewebe) umhüllte Wurzel abgeteilt. Die Wurzeln sind in besondere Höhlungen des Kiefers, die Zahnalveolen, eingekleint und entstehen zuletzt, wenn das Wachstum des Zahnes seinem Ende entgegengeht, so daß Zähne, bei denen die Wurzelbildung unterbleibt, wie die Schneidezähne der *Nager*, die Stoßzähne der *Elefanten* oder die Eckzähne der *Schweine* etc. unbegrenzt fortwachsen. Aus dem Einfluß der Wurzelbildung auf das Wachstum des Zahnes erklärt sich ferner der Unterschied von brachyodonten und hypsodonten Zähnen, Zähnen mit kurzen und langen Kronen. Erstere sind durch frühzeitige, letztere durch verspätete Bewurzelung ausgezeichnet. 3. Infolge ihrer besseren Befestigung nutzen sich die Zähne nicht so schnell ab und bedürfen nicht des raschen Ersatzes; es findet meist nur ein einmaliger Wechsel statt, indem das bei der Geburt vorhandene oder bald darauf durchbrechende „Milchgebiß“ oder „lacteale Gebiß“ — besser Zähne der „ersten Dentition“ genannt — nach einiger Zeit vom bleibenden Gebiß — Zähnen der zweiten Dentition — ersetzt wird (diphyodonte Säugetiere). In einigen Fällen unterbleibt der Zahnwechsel ganz, sei es, daß die zuerst angelegten Zähne sich dauernd erhalten (*Benteltiere*, vielleicht auch *Zahnwale*), sei es, daß die erste Dentition mehr oder minder rudimentär wird (*Edentaten*, manche *Nager*, *Insektenfresser*, *Fledermäuse*, *Pinnipедier*) (monophyodonte S). Außer den zwei typischen Dentitionen können noch Reste von einer, selbst zwei weiteren Dentitionen vorkommen. Eine niemals funktionierende, aus verkalkten Anlagen bestehende, prälacteale Dentition ist am besten bei *Marsupialiern* zu beobachten, seltener, und dann nur in Keimrudimenten, bei *Placentaliern*. Eine dritte, den bleibenden Zähnen folgende Dentition wird nur bei manchen *Placentaliern* angelegt; einige Zähne derselben können ausnahmsweise auch in Funktion treten. 4. Innerhalb der Zahnreihe hat sich eine Arbeitsteilung vollzogen und zu Unterschieden in der Gestalt und der Bewurzelung der Zähne geführt (Anisodontie oder Heterodontie); die Zähne des Zwischenkiefers und ihre Antagonisten im Unterkiefer sind einwurzelig, haben Meißelgestalt und heißen daher Schneidezähne, *Dentes incisivi*; bei dieser Definition muß man aber beachten, daß die Schneidezähne ab und zu nadelartig zugespitzt, wie bei *Insectivoren* (Fig. 574), anstatt mit einer mit zwei Wurzeln versehen sein (einige *Insectivoren*, *Marsupialier*, *Lemuriden*) und die Gestalt von Stoßzähnen annehmen können

Fig. 564. Bleibendes Gebiß und Milchgebiß der Katze. *c* Eckzähne, *p*²—*p*¹ Prämolarkzähne, *m*¹ Molarkzahn, *d* bedeutet das Milchgebiß (aus Boas).

(*Elefanten*, *Dugong*). An die Dentes incisivi schließt jederseits oben und unten der Dens caninus, der Eckzahn (*c*) an, ein ebenfalls einwurzeliger, gewöhnlich konisch zugespitzter Zahn (wahrscheinlich ein modifizierter Prämolare). Nach hinten von ihm folgen die Backzähne, meist breite, zwei- bis mehrwurzelige Zähne mit höckeriger Mahlfäche: sie sind stets nur zum Teil — die vorderen — im Milchgebiß angelegt, während die hinteren erst im bleibenden Gebiß auftreten und daher gar nicht gewechselt werden. Nach dieser verschiedenen Entwicklung unterscheidet man die im Milchgebiß vorgebildeten Backzähne als Praemolares oder Lückzähne (falsche Backzähne) und die nicht vorgebildeten als Molares oder echte Backzähne, eine Unterscheidung, welche aber ebenfalls nicht scharf durchgeführt werden kann. — Aus dem Gesagten folgt mit Notwendigkeit, daß man eine jede Säugetierart nach der Beschaffenheit ihres Gebisses wird charakterisieren und diese Charakteristik in eine „Zahnformel“ wird zusammenfassen können. Man hat nur nötig, die Zahlen der vier oben genannten Zahnformen — die des Oberkiefers und Unterkiefers, durch einen horizontalen Strich getrennt — in ihrer Reihenfolge aufzuführen. Bei der Symmetrie beider Körperhälften bedarf es nur der Angabe für eine Seite, wobei man mit den Schneidezähnen beginnt und im Fall, daß eine Zahnsorte fehlen sollte, den Defekt mit einer 0 bezeichnet. Die Zahnformel des Menschen würde demnach lauten: $\frac{2}{2} \frac{1}{1} \frac{2}{2} \frac{3}{3}$, die der Rinder, denen im Oberkiefer die Schneide- und Eckzähne fehlen: $\frac{0}{3} \frac{0}{1} \frac{2}{1} \frac{3}{3}$. — Die verschiedenen Zahnformeln der Säugetiere (mit Ausnahme der *Monotremen* und *Marsupialier*) lassen sich auf eine Grundformel, aus der sie der Hauptsache nach durch Rückbildung entstanden sind, zurückführen. Dieselbe lautet wahrscheinlich: $\frac{4}{4} \frac{1}{1} \frac{4}{4}$.

Die Backzähne unterliegen je nach der Nahrung am meisten einem Wechsel der Form. Als Ausgangsform wollen wir das Gebiß omnivorer Tiere wählen, bei denen die Krone mehrere stumpfe Höcker besitzt (*bunodontes* Gebiß). Bei animalischer Nahrung (Fig. 564, 571) sind die Höcker der Krone zugespitzt und schneidend (*secodontes* G. der *Insectivoren* und *Carnivoren*); ist die schneidende Kante außergewöhnlich scharf und auf der Innenseite des Zahns noch ein besonderer Höcker (Talon) vorhanden, so spricht man von einem Reißzahn (D. *lacerans* der *Carnivoren*). Bei pflanzlicher Kost werden die Höcker durch quere Kämme (Joche) verbunden oder sie sind halbmondförmig (*lophodontes* und *selenodontes* G.). Indem die Höcker und Joche teilweise abgeschliffen und die Furchen zwischen ihnen mit Zement ausgefüllt werden, entstehen breite Mahlfächen, deren Festigkeit hauptsächlich durch die der Abnutzung am meisten Widerstand leistenden Schmelzüberzüge der Höcker und Joche bedingt wird. Diese dringen von der äußeren Schmelzmauer des Zahnes als Falten nach innen vor; indem die Spitzen der Höcker abgenutzt werden, können auf der Mahlfäche Schmelzinseln entstehen (Dentes complicati der *Huftiere*). Wenn die Schmelzfalten in regelmäßigen Abständen von innen und außen in den Zahn vordringen und in der Mitte zusammentreffen, so zerlegen sie ihn in zahlreiche aufeinander folgende, durch Zement verbundene Blätter (zusammengesetzte Zähne der *Elefanten* [Fig. 585] und mancher *Nager*).

Paläontologische Untersuchungen, mit denen auch neuere entwicklungsgeschichtliche Erfahrungen übereinstimmen, haben zu dem Resultat geführt, daß in der Bildung der Höcker bei den Backzähnen eine große Gesetz-

mäßigkeit herrscht. Man unterscheidet triconodonte und trituberculare Zähne, je nachdem 3 Höcker in einer Reihe oder in Form eines Dreieckes gestellt sind, endlich multituberculare Zähne mit zahlreichen regellosen Höckern. Die tritubercularen Zähne entwickeln sich weiter, indem zu den 3 vorhandenen Höckern, und zwar immer zunächst am Unterkiefer, sich ein neues Stück hinzufügt, der mit 3 kleinen oder einem stärkeren Höcker versehene Talon. Die Bildung der Höcker erfolgt bei den Prämolaren in anderer Weise als bei den Molaren. Da erstere meist auch einfacher gebaut (nicht selten einhöckerig und einwurzelig) sind, gründet sich die Unterscheidung der beiden Formen der Backzähne nicht ausschließlich auf ihre Entwicklungsgeschichte, sondern auch auf ihren Bau. Dies ist wichtig, weil es vorkommt, daß Prämolaren nicht gewechselt werden (*Beuteltiere*, manche *Insectivoren* und *Nager*) und daß andererseits hinter den Molaren Anlagen von Ersatzzähnen auftreten. Letzteres, sowie das Lageverhältnis zur Zahnleiste beweist, daß die Molaren, streng genommen, nicht der zweiten, sondern gemeinsam mit dem Milchgeiß der ersten Dentition angehören. Sie sind verspätet angelegt und daher in das bleibende Gebiß übernommene Teile der ersten Dentition.

Vor den Zahnreihen liegen bei den Säugetieren die weichen Hautfalten der Lippen, welche durch die Anwesenheit einer besonderen Muskulatur von ähnlichen Einrichtungen anderer Wirbeltiere unterschieden sind. Von der die Zunge und Zähne umschließenden Mundhöhle ist der folgende Abschnitt des Darmrohres, der Pharynx, durch das Gaumensegel getrennt; derselbe verjüngt sich nach rückwärts in den Ösophagus, dessen Grenze gegen den Magen durch die verschließbare Cardia bezeichnet wird. An seinem anderen Ende kann der Magen durch den Pylorus gegen den Darm (im engeren Sinn) abgeschlossen werden. Am Darm unterscheidet man nach dem Durchmesser des Lumens stets Dünn- und Dickdarm (bestehend aus Colon und Rectum). Indem der Dünnarm in den Dickdarm seitlich einmündet, markiert sich an letzterem ein besonderes, blind geschlossenes Ende, der Blinddarm, welcher bei Säugetieren mit animaler Kost klein ist oder fehlt, bei den Herbivoren (besonders den *Nagetieren*) dagegen stets groß ist und sogar der ansehnlichste Darmabschnitt sein kann. Hat das hintere blinde Ende des Blinddarms geringeres Kaliber und abweichende Struktur (Reichtum an Lymphfollikeln), so entsteht der Wurmfortsatz oder Processus vermiformis (*Primates*, *Nager*). In die Mundhöhle münden 3 Paar Speicheldrüsen, in den Dünnarm (Duodenum) Leber und Pankreas.

Für den Atmungsapparat ist am wichtigsten die Anwesenheit eines kräftigen, bei anderen Wirbeltieren (vielleicht schon bei *Amphibien*) nur in seinen Anfängen erkennbaren Zwerchfelles oder Diaphragma, einer Scheidewand, welche die Leibeshöhle in eine Brust- und Bauchhöhle sondert. In der Brusthöhle liegen Ösophagus, Herz mit Herzbeutel, vor allem Trachea, Bronchien und Lungen, in der Leibeshöhle alle übrigen vegetativen Organe. Die Scheidewand ist muskulös und in die Brusthöhle hinein kuppelförmig gewölbt; bei der Kontraktion des Zwerchfelles muß sich seine Wölbung abflachen und der Raum der Brusthöhle sich erweitern. Das führt zur Ausdehnung der an der Brustwand luftdicht anschließenden Lunge und damit zur „Inspiration“, während bei Erschlaffen des Zwerchfelles die Lungen, ihrer Elastizität folgend, sich zusammenziehen und einen Teil der Luft austreiben (Expiration). Außerdem kann Heben des Brustkorbes die Inspiration,

Respirationsorgane.

Senken die Expiration unterstützen. — Die Atmungswege (Fig. 497, 3 und 4) beginnen mit dem zur Stimmbildung dienenden Kehlkopf, der durch die für die Säugetiere charakteristische Cartilago thyreoidea vervollkommen ist und durch den Kehldeckel (Epiglottis) gegen den Pharynx abgeschlossen werden kann; auf ihn folgt die Trachea, welche sich in einen linken und rechten Bronchus gabelt; jeder Bronchus verästelt sich fortgesetzt, bis die kleinsten Bronchiolen entstehen, welche mit Ausstülpungen, den zur Atmung dienenden Lungenbläschen, bedeckt sind. — Das Herz der Säugetiere (2 Kammern und 2 Vorkammern) ist in eine linke und rechte Hälfte getrennt; ebenso wird frühzeitig im Embryonalleben der anfänglich einfache Arterienstiel in eine venöse, aus dem rechten Herzen entspringende A. pulmonalis und in eine arterielle, aus der linken Herzkammer entspringende Aorta ascendens zerlegt. Zum Unterschiede von Reptilien und Vögeln wird normalerweise der linke Arterienbogen zum arteriellen Aortenbogen, während der rechte verloren geht.

Urogenital-
system.

Für die systematische Einteilung der Säugetiere hat das Urogenitalsystem die allergrößte Bedeutung gewonnen (Fig. 565). Dasselbe besteht auf frühen Stadien des Embryonallebens in beiden Geschlechtern im wesentlichen aus denselben Teilen: aus der zuerst sich anlegenden Urniere (Wolffschem Körper, *W*) und der später auftretenden, bleibenden Niere, aus der als Allantois sich in die Embryonalhäute erstreckenden Harnblase (4 und 5) und aus 3 Ausführgängen, den Müllerschen Gängen (*m*), den Wolffschen oder Urnierengängen (*w*), und den Gängen der bleibenden Nieren oder Ureteren (3). Die Ausführgänge münden sämtlich nicht mehr in den Darm, sondern in die Harnblase im weiteren Sinne, der Ureter (mit Ausnahme der *Monotremen*) in den Grund (Fundus) der Harnblase, Wolffsche und Müllersche Gänge in die Sinus urogenitalis genannte untere Verlängerung (*ug*) der Blase. Auf dem Wolffschen Körper lagert in der Leibeshöhle die Geschlechtsdrüse (*ot*). In der vorderen Wand des Sinus urogenitalis liegt ein Körper aus schwellbarem Gewebe, der Geschlechtshöcker (*cp*), welcher beim weiblichen Geschlecht klein bleibt (Clitoris), beim männlichen Geschlecht sich vergrößert und die Grundlage des Penis liefert. Da der Sinus urogenitalis von vorn in den Enddarm (*z*) mündet, ist embryonal stets eine Kloake (*cl*) vorhanden. Der entodermale Abschnitt der Kloake wird bei allen Säugetieren ausnahmslos in Darm und Urogenitalsinus getrennt. Bei den *Monotremen* erhält sich dann noch eine tiefe ectodermale Kloakenbucht; schwach angedeutet ist dieselbe auch bei weiblichen *Marsupialiern*, manchen *Insectivoren*, *Rodentien* und *Edentaten*; bei den übrigen Säugetieren werden After und Urogenitalöffnung durch Ausbildung des Dammes (Perineum) vollkommen getrennt.

Männliche
Geschlechts-
organe.

Aus der indifferenten Anlage der Urogenitalkanäle läßt sich leicht der männliche Apparat ableiten, der sich ziemlich gleichförmig bei den meisten Säugetieren verhält (Fig. 566). Geschlechtshöcker und Sinus urogenitalis wachsen gemeinsam aus und erzeugen den von der Harnröhre durchbohrten Penis. Die Müllerschen Gänge schwinden und aus Wolffschem Gang und Teilen des Wolffschen Körpers entstehen die Ausführwege des Hodens: Vas deferens und Nebenhoden. Mit Ausnahme der *Monotremen*, *Elefanten* und mancher *Insectivoren* tritt eine Verlagerung der Hoden von ihrer der Lendengegend angehörigen Ursprungsstätte ein; sie erfolgt nach abwärts längs eines zur Haut

der Leistengegend ziehenden Bandes (Gubernaculum Hunteri); die Verlagerung ist unbedeutend bei den *Cetaceen* und manchen *Edentaten*; gewöhnlich aber erreicht sie einen solchen Grad, daß die Hoden die Bauchhöhle verlassen und in peritoneale Bruchsäcke zu liegen kommen, welche in der Umgebung des Penis in die Genitalwülste (Fig. 565 *ls*) oder den Hodensack ausgestülpt werden. Solange der Bruchsack (Scheidenkanal) sich nicht abgeschnürt hat, kann der Hoden außerhalb der Zeit der Geschlechtstätigkeit (der Brunst) in die Leibeshöhle zurück-

Fig. 565.

Fig. 566.

Fig. 565. Schema des Urogenitalsystems eines *Säugetieres* auf frühem Stadium (im Anschluß an Thomson). Ventrale Ansicht, nur Harnblase, Kloake und Genitalhöcker in Profilstellung gebracht. *3* Ureter, *4* Harnblase, *5* Verlängerung der letzteren zur Allantois (Urachus), *ug* Sinus urogenitalis, *cl* Kloake, *i* Enddarm, *cp* Genitalhöcker, *ls* Anlage des Hodensacks (der großen Schamlippen), *ot* Geschlechtsdrüse, *w* Wolffsche Körper, *x* dessen oberes Ende, *m* Müllerse Gänge, *gc* Vereinigung beider zum Genitalstrang.

Fig. 566. Urogenitalsystem des männlichen *Bibers* (aus Blanchard). *o* Harnblase mit Ureteren, *n* Hoden, *m* Samenleiter, *l* Samenbläschen, *k* Cowpersche Drüsen, *i* Corpora cavernosa des Penis, *c* Eichel des Penis, *a* Bibergeißelsäcke, *b* deren Mündung in den aufgeschnittenen Vorhautkanal, *d* Mündung des Vorhautkanals, *e* Analdrüsen, *f* deren Mündung, *g* After, *h* Schwanzwurzel.

gleiten (*Nager*, viele *Insektenfresser* etc.), was durch Verwachsung der Wände des Scheidenkanals bei sehr vielen Säugetieren, wie dem Menschen, unmöglich gemacht wird. Anhänge des männlichen Geschlechtsapparates sind die Samenbläschen (an den Samengängen), ein Rest des Müllerschen Ganges (Uterus masculinus), die Cowperschen Drüsen und die Prostata, ein reichlicher Drüsenbesatz am Sinus urogenitalis.

Im weiblichen Geschlecht bilden sich allgemein der Wolffsche Körper und Gang zurück; der Geschlechtshöcker (Clitoris) und der

Weibliche Geschlechtsorgane.

Sinus urogenitalis wachsen nicht in die Länge; die Ovarien erfahren eine geringe Verlagerung und treten nicht aus der Leibeshöhle heraus, die Müllerschen Gänge endlich werden zu den Ausführgängen. In der Art, wie letzteres geschieht, ergeben sich große, systematisch wichtige Unterschiede. Bei den *Monotremen* münden beide Gänge völlig voneinander getrennt in den Sinus urogenitalis; sie sind nur in zwei Teile differenziert (Fig. 567 A), in die durch weite Öffnungen mit der Leibeshöhle in Verbindung stehenden Eileiter (*od*) und die Scheiden (*u*). Zwischen den beiden Scheiden münden ebenfalls noch in den Sinus urogenitalis (aber auf einer Papille, welche in die Harnblase hineinragt) die Ureteren (*ur*). Bei den *Beuteltieren* (B und C) unterscheidet man drei Abschnitte, außer Eileiter (*od*) und Scheide (*v*) noch den Uterus (*u*); ferner bahnt sich bei ihnen eine Verschmelzung der Müllerschen Gänge der linken und rechten Seite an. Die oberen, an den Uterus angrenzenden Enden der beiden Scheiden nähern sich (B) und verwachsen bei einem Teil der Arten (C) zu einem unpaaren Blindsack

Fig. 567. Weiblicher Geschlechtsapparat A von *Echidna aculeata*, B von *Didelphys dorsigera*, C von *Phascolomys Wombat* (B und C nach Wiedersheim). *cl* Kloake, *d* Darm, *h* Harnblase, *n* Niere, *o* Ovar, *od* Oviduct, *pu* Mündung der Ureteren, *su* Sinus urogenitalis, *t* Ostium abdominale tubae (Mündung des Eileiters in die Leibeshöhle), *u* Uterus, *u'* Mündung desselben in die Vagina, *ur* Ureter, *v* Vagina, *vb* Vaginalblindsack.

(*vb*), der sogar als eine unpaare Scheide dauernd in den Sinus urogenitalis münden oder bei dem Geburtsakt vorübergehend wegsam gemacht werden kann; von der Verwachsungsstelle aus trennen sich die henkelartig gestalteten unteren Scheidenenden (*v*) von neuem und bleiben bis zum Sinus urogenitalis getrennt. Die bei den Beuteltieren vorbereitete Verschmelzung beider Scheiden ist bei allen placentalen Säugetieren zu Ende durchgeführt und sind dadurch Scheide und Sinus urogenitalis ein einheitlicher Kanal geworden (Fig. 568). Dagegen kann der Uterinabschnitt der Müllerschen Gänge getrennt sein (A. Uterus duplex vieler *Nagetiere*), oder er ist teilweise verschmolzen (B. Uterus bicornis der *Insektenfresser*, *Wale*, *Huf-* und *Raubtiere*) oder vollkommen einheitlich (C. Uterus simplex bei *Affen* und *Menschen*).

Wir haben soeben drei verschiedene Grundformen des weiblichen Geschlechtsapparates kennen gelernt, insofern die Scheide vom Uterus noch nicht differenziert ist (*Ornithodelphier*) oder doppelt (*Didelphier*) oder einfach und unpaar ist (*Monodelphier*). Diesen drei Typen entsprechen drei verschiedene Arten der Fortpflanzung. Die *Ornithodelphier* sind eierlegend, die *Didelphier* und *Monodelphier* sind zwar

beide lebendig gebärend, unterscheiden sich aber durch die Dauer der Tragzeit. Die Eier aller lebendig gebärenden Säugetiere sind so klein (ca. 0,2 mm), daß sie eine totale, nahezu äquale Furchung erleiden. Derartige Eier bedürfen der Ernährung durch die Mutter, um einen Organismus von dem komplizierten Bau eines Säugetieres zu liefern. Da nun bei den *Didelphiern* die Ernährung im Uterus gewöhnlich eine sehr unvollkommene ist, ist auch die Tragezeit eine sehr kurze: sie beträgt, wenn wir Tiere von gleichem Körpergewicht in Vergleich stellen, nicht einmal so viele Wochen, wie Monate bei den *Monodelphiern*, weil bei letzteren sich die Ernährungsbedingungen für den Embryo durch Bildung der bei einigen Beuteltieren schon angedeuteten Placenta wesentlich vervollkommen haben. Dementsprechend werden bei den *Didelphiern*, den „*Aplacentalien*“, die Embryonen in einem außerordentlich viel unvollkommeneren, hilfsbedürftigeren Zustand geboren und sind von viel geringerer Körpergröße als bei den *Monodelphiern*, den „*Placentalien*“.

Fig. 568. A Uterus duplex, B Uterus bicornis, C Uterus simplex (aus Gegenbaur). *od* Oviduct, *u* Uterus, *v* oberes Ende der Vagina.

Die Sorge für die Nachkommenschaft ist allen Säugetieren gemein und wird vorwiegend oder ausschließlich vom Weibchen ausgeübt, welches seine Jungen nicht nur mit dem Sekret der Milchdrüsen säugt, sondern auch gegen Angriffe verteidigt und in warmen, wenn auch meist wenig kunstvollen Nestern unterbringt. Die meisten Säugetiere sind monogam, andere sind polygam, bei dritten kommt es überhaupt nicht zum dauernden Zusammenleben der Geschlechter. — Die Körpertemperatur ist eine konstante (Homöothermie, Warmblüter) und beträgt ca. 36—41° C (bei *Echidna* nur 26—34°). Um sie aufrecht zu erhalten, bedürfen die meisten Säugetiere einer andauernden Ernährung. Von dieser Regel machen nur wenige eine Ausnahme, wie *Bären*, *Dachse*, *Siebenschläfer*, *Murmeiltiere* etc., die in der kalten Jahreszeit in einen Winterschlaf verfallen und dann keine Nahrung mehr zu sich nehmen. In diesen Fällen tritt stets infolge des herabgesetzten Stoffwechsels eine sehr bedeutende Abnahme der Körpertemperatur ein, beim *Murmeiltier* bis nahezu 0° C.

I. Unterklasse und Ordnung.

Monotremen, Kloakentiere, Ornithodelphier, Ovomammalien.

Beschränkt auf Australien und Neuguinea leben wenige eigentümliche Säugetierarten, die sich auf die 3 Gattungen *Echidna*, *Proechidna* und *Ornithorhynchus* verteilen und sich schon dadurch von allen übrigen Säugetieren unterscheiden, daß sie dotterreiche, etwa 1—1,5 cm lange, weichschalige Eier legen. Letztere erfahren im Uterus des Weibchens die discoidale Furchung, werden dann aber weiter ausgebrütet, von *Echidna* in einem zur Zeit der Fortpflanzung sich bildenden Brutbeutel (Marsupium) am Bauch. Die jungen Tiere werden beim Verlassen der Eischalen von der Mutter gesäugt, und zwar mit dem Sekret enorm vergrößerter Schweißdrüsen, die links und rechts von der Mittellinie des

Bauches zwei Drüsenpakete bilden, die Mammarydrüsen. Jedes Drüsenpaket mündet auf einem besonderen Bezirk der Bauchhaut, der bei *Ornithorhynchus* ein wenig schlitzartig vertieft ist, bei *Echidna* ein umschriebenes Mammarfeld bildet. Unterschiede zu den übrigen Säugetieren, welche zugleich Ähnlichkeiten zum Teil mit den Reptilien, zum Teil mit den Vögeln darstellen, sind die starke Ausbildung des Episternum und der das Sternum erreichenden Coracoidea (Fig. 560), die Mündung der Ureteren in den Sinus urogenitalis (nicht in den Fundus der Harnblase), die Kloakenbildung in beiden Geschlechtern und die spezifisch vogelähnliche Beschaffenheit der weiblichen Geschlechtsorgane (*Ornithodelphia*), bei denen das kräftigere linke Ovar allein funktioniert und ein Unterschied von Uterus und Scheide noch fehlt. Alles das darf uns nicht vergessen lassen, daß die *Monotremen* das Haarkleid, die Schädelbeschaffenheit (Hörknöchelchen, Articulation des Unterkiefers) und den Sinus urogenitalis echter Säugetiere haben und in der Anwesenheit der Beutelnknochen auf dem Becken (Fig. 569) sogar eine nähere Verwandtschaft mit den Beuteltieren bekunden. Die oberen Enden der Hyoide sind ligamentös oder direkt mit dem knorpeligen Gehörgang verbunden, der sich in eine rudimentäre Ohrmuschel erweitert. — Die Kiefer sind zahnlos und

Fig. 569. Linksseitige Ansicht des Beckens von *Ornithorhynchus anatinus* (aus Wiedersheim). *Il* Ilium, *Is* Os ischii, *P* Os pubis, *Om* Os marsupiale, *Fo* Foramen obturatum.

von Hornscheiden umschlossen; doch finden sich bei jungen *Ornithorhynchen* außer einigen rudimentären Anlagen jederseits im Oberkiefer drei, im Unterkiefer zwei vielhöckerige Backzähne, welche später von vier breiten Hornplatten ersetzt werden; auch *Echidna* entwickelt im Embryonalleben eine Zahnleiste mit Zahnanlagen, ferner einen unpaaren Dentinzahn zum Öffnen der Eischale.

1. *Echidniden*, Ameisenigel; Körper mit Stacheln bedeckt, Schnauze mit wurmförmiger Zunge, die zum Insektenfang dient; Füße mit starken Scharrkrallen, fünfzehig. *Echidna aculeata* Shaw, Australien und Vandiemensland. *Proechidna*

Fig. 570. *Ornithorhynchus anatinus* (aus Schmarda).

breiter, besonders an den Vorderfüßen gut entwickelter Schwimmhaut. *Ornithorhynchus anatinus* Shaw, in Südastralien (Fig. 570). Die Männchen der *Monotremen* besitzen einen Sporn an den Hinterfüßen, durch den eine mächtige, am Oberschenkel gelegene Drüse mündet und der wahrscheinlich

bruyni Pet. und Dor. Neuguinea, dreizehig. — 2. *Ornithorhynchiden*, Schnabeltiere; zahnlose, im Wasser „grundelnde“, dicht behaarte Tiere mit weichem, an einen Entenschnabel erinnernden Schnabel, der reich an Tastorganen ist; die fünfzehigen Füße mit

bei der Begattung eine Rolle spielt. — Den *Monotremen* sind wahrscheinlich die ältesten fossilen Säugetierreste zuzurechnen, die schon in der Trias auftretenden, im Jura sich weiter ausbreitenden, schon im Eocän aussterbenden, leider sehr unvollkommen bekannten *Allotherien* (*Microlestes*, *Plagiaulax*). Ihre multitubercularen Zähne erinnern an die binfälligen Zähne von *Ornithorhynchus*; auch existieren Andeutungen, daß das Coracoid noch als besonderer Knochen erhalten war. Ob andere im Jura auftretende Formen mit hohen Zahnzahlen (*Phascolotherium* mit 48 Zähnen, *Amphitherium* mit 64 Zähnen) schon auf *Marsupialier* oder *Placentalier* (*Insectivoren*) bezogen werden können, ist zweifelhaft.

II. Unterklasse.

Marsupialier, Didelphier, Beuteltiere.

Die Beuteltiere sind wie die übrigen Säugetiere lebendig gebärend. Ihre Eier sind klein, haben meist eine totale Furchung und entwickeln sich im Uterus der Mutter, indem sie durch Ausscheidungen von der Wand desselben ernährt werden. Nur bei der Gattung *Perameles* hat man eine Art Placenta gefunden, insofern hier die Allantois des Embryo sich mit der Uterinschleimhaut der Mutter so innig verbindet, daß zwischen den beiderlei Gefäßen ein Stoffaustausch möglich ist (in geringerem Maßstabe auch bei *Phascolarctos* und *Halmaturus*). Eine ähnliche Einrichtung ist bei *Dasyurus viverrinus* für die Dottersackgefäße getroffen. Doch bleibt der Unterschied bestehen, daß die Gefäße der Frucht nicht mit Zotten in das Uteringewebe hineinwachsen, wie es selbst bei den primitivsten Placenten der Placentalier der Fall ist. In allen Fällen ist die Ernährung ungenügend und werden die jungen Tiere in völlig hilflosem Zustande geboren. Sie werden daher von der Mutter noch längere Zeit getragen, meist im Marsupium, einem durch eine Hautfalte gebildeten Beutel in der unteren Bauchgegend, an dessen Grund die Zitzen der Milchdrüsen münden. Zur Stütze der Bauchdecken dienen die Beutelknochen, schlanke Knochenstäbe, welche links und rechts von der Symphyse auf dem Schambein aufsitzen. Weitere Merkmale des Beuteltierskeletts sind der Winkel des Unterkiefers, welcher fast stets hakenartig nach innen eingebogen ist (Fig. 571a), und der rudimentäre Zahnwechsel. Bei den Beuteltieren wird nur der letzte (3.) Prämolargewechselt. Vor den funktionierenden Zähnen findet sich eine Reihe nie zur Ausbildung gelangender Zahnanlagen. Die herrschende Ansicht erklärt diese rudimentäre Reihe für Reste einer prälactealen Reihe, die funktionierenden Zähne für die I. Dentition; eine zweite

Fig. 571. Unterkiefer von *Thylacynus cynocephalus* von innen, a der für die Beuteltiere charakteristische Unterkieferfortsatz; cd Gelenkfläche (nach Flower).

Auffassung hält dagegen die „prä-lacteale“ Reihe für das rudimentär gewordene Milchgebiß, die funktionierenden Zähne für die II. Dentition. — Infolge mangelhafter Ausbildung des Damms ist die Kloake bei weiblichen Tieren durch eine grubenförmige Vertiefung, in

welcher Urogenitalsinus und Darm münden, noch angedeutet. Oviducte und Uterus der linken und rechten Seite sind vollkommen getrennt; die Scheiden dagegen können eine Strecke weit verschmolzen sein, um sich aber von neuem zu trennen (Fig. 567 B, C), so daß sie stets unabhängig voneinander in den Sinus urogenitalis münden (*Didelphier*). Mit der paarigen Beschaffenheit der Scheide hängt es zusammen, daß auch der Penis des Männchens am Ende häufig (bei multiparen Arten) zweigeteilt ist.

Aus der Sekundär- und Tertiärzeit sind Beuteltiere aus Europa, Nord- und Südamerika bekannt; wahrscheinlich waren sie damals über den ganzen Erdball verbreitet, wurden aber von den placentalen Säugetieren verdrängt und erhielten sich nur in Resten (Familie der zum Teil sekundär wieder nach Nordamerika vorgedrungenen *Beutelmurten*, Gattung *Caenolestes*) in Südamerika und in reichlicher Entfaltung in Australien, wo man freilich bisher noch keine Reste vor dem Pleistocän gefunden hat. In Australien konnten sie fortexistieren, weil in diesem frühzeitig von den übrigen Kontinenten abgelösten Erdteil die Ausbildung placentaler Säugetiere unterblieb. Letztere fehlen in Australien, mit Ausnahme der von dem Menschen eingeführten Formen und von solchen Arten, welche, wie *Mäuse*, *Fledermäuse*, *Robben*, leicht von Insel auf Insel überwandern. In ihrem jetzigen Verbreitungsgebiet haben die Beuteltiere in Anpassung an ähnliche Existenzbedingungen eine völlig analoge Entwicklung genommen wie die placentalen Säugetiere auf dem übrigen Erdball, so daß man zu den Ordnungen der letzteren (*Raubtiere*, *Nagetiere*, *Insektenfresser*, *Huftiere*) vollkommene Parallelgruppen aufstellen kann.

II. Ordnung. Zoophagen, Fleischbeutler, Polyprotodontien.

Zahlreiche Beuteltiere — darunter die ältesten Formen — haben ein auf tierische Nahrung eingerichtetes Gebiß: zahlreiche Schneidezähne (bis zu 5 in jeder Oberkieferhälfte), stark entwickelte Eckzähne und spitzhöckerige Backzähne (Fig. 571). Genauer betrachtet, erinnern die Zähne und so auch das ganze Äußere der Tiere bald mehr an Raubtiere, bald mehr an Insektenfresser.

1. Raubbeutler sind die *Dasyuriden*: *Dasyurus viverrinus* Shaw, der Beutelmarder, und die selbst größeren Säugetieren gefährlichen Beutelbären, *Sarcophilus ursinus* Harris., und Beutelwölfe, *Thylacinus cynocephalus* Harris.

• — 2. Insektivorenähnlich sind die *Perameliden*: *Perameles nasutus* Geoffr.

— 3. Dem Gebiß nach den Raubbeutlern ähnlicher als den Insektivoren sind die auf Amerika (vorwiegend Südamerika) beschränkten *Didelphyiden* oder Beutelmurten, charakterisiert durch den Greiffuß, welcher mit seinem opponierbaren Daumen an den Greiffuß der Affen erinnert, über Nord- und Südamerika verbreitet. *Didelphys marsupialis* L. (*virginiana* Shaw), Opossum. — An unseren Maulwurf wird man erinnert durch den blinden *Notoryctes typhlops* Stirl.

III. Ordnung. Phytophagen, Pflanzenbeutler, Diprotodontien.

Die herbivore Ernährungsweise spricht sich bei den Pflanzenbeutlern vor allem in der Rückbildung der Eckzähne aus, welche im Unterkiefer gewöhnlich fehlen und im Oberkiefer mindestens sehr klein bleiben.

Ferner trägt der Unterkiefer nur 2 Schneidezähne von ganz auffallender Größe. Auch im Oberkiefer übertrifft jederseits der mittlere Schneidezahn an Größe die 1 2 anderen, welche noch vorhanden sein können. Daß die Diprotodontien aus Polyprotodontien entstanden sind, wird durch die Beobachtung wahrscheinlich, daß junge *Phalanger* und *Känguruhs* polyprotodont sind.

1. Die Stelle unserer Nagetiere nehmen die *Phascolomiden* ein; *Phascolomys Wombat* Pér. et Les., keine Eckzähne, jederseits im Ober- und Unterkiefer nur ein langer Schneidezahn (vergl. *Rodentien*). — Unseren Huftieren entsprechen die herdenweise auf Wiesen weidenden *Macropodiden*, Springbeutler, bei denen jederseits 3 Schneidezähne und ein kleiner Eckzahn im Oberkiefer stehen. Bei der Kleinheit der Vorderextremitäten sind die Tiere gezwungen, sich auf ihren kräftigen Schwanz und die starken, zum Sprung dienenden Hinterbeine zu stützen. *Macropus giganteus* Shaw, Riesen-känguruh. — Am wenigsten ausgesprochen ist das herbivore Gebiß bei den *Phalangistiden*, welche nach Art der Eichhörnchen vorwiegend von Früchten leben. *Petaurus sciureus* Desm, Beuteleichenhorn, mit einer Flughaut, welche vordere und hintere Extremitäten verbindet. Die *Diprotodontien* wurden bisher fossil nur in Australien (das riesige *Diprotodon australis* Owen) und Südamerika gefunden; die südamerikanischen *Epanorthiden* wie die recente Gattung *Caenolestes* leiten zu den *Polyprotodonten* über.

III. Unterklasse.

Placentalier, Monodelphier.

Der Grund, weshalb man die Säugetiere der Alten Welt und die überwiegende Mehrzahl der in Amerika lebenden Formen als „Placentalier“ zusammenfaßte, war zunächst ein entwicklungsgeschichtlicher, die Anwesenheit der Placenta. Wenn sich beim Embryo Serosa, Amnion und Allantois entwickelt haben, breiten sich die Gefäße der letzteren in der äußeren Hülle unter der Serosa aus und bilden mit dieser das Chorion, welches sich an die außerordentlich blutgefäßreich gewordene Uterusschleimhaut der Mutter fest anlegt und in sie verästelte Zotten treibt, um aus ihr Nahrung zu saugen, wie ein Baum mit seinen Wurzeln Nahrung aus der Erde saugt (Fig. 572). Diese Zotten — in manchen Fällen wie beim *Schwein* äußerst schwach ausgeprägt — können über den größten Teil der Oberfläche verbreitet sein; dann entsteht das Chorion frondosum, die diffuse Placenta, welche den *Cetomorphen*, *Perissodactylen* und manchen *Artiodactylen* zukommt. Andererseits können die Gefäßzotten sich auf bestimmte Stellen beschränken, hier aber besonders kräftig werden; dann entstehen die eigentlichen Placenten, die Pl. cotyledonaria, Pl. discoidalis und P. zonaria. Diesen zottenreichen Stellen (Pl. foetalis) entsprechen Stellen der Uterinschleimhaut, die durch ihren enormen Blutgefäßreichtum von der Umgebung abstechen (Pl. uterina). Die Placenta cotyledonaria (die meisten *Wiederkäuer*) besteht aus vielen kleinen derartigen Placentarstellen, den Cotyledonen (Fig. 573), die Pl. zonaria und discoidalis jedesmal aus einem einzigen Herd, welcher im ersteren Falle (*Raubtiere*, *Sirenen*) wie ein breiter Gürtel die tonnenförmige Frucht umgibt, im zweiten Fall (Rest der Säugetiere) die Form von 1 oder 2 Scheiben hat (P. discoidalis simplex und duplex). Durch die Beschränkung der Nährvorrichtungen auf einen engbegrenzten Bezirk

wird die korrespondierende Partie des Uterus, die ebenfalls ring- oder scheibenförmige Placenta uterina, viel intensiver umgeändert, als bei der Pl. diffusa oder selbst der Pl. cotyledonaria. Während bei letzteren beiden zum Schluß des Gebärktes sich die Placentarzotten aus der Uterinschleimhaut herausziehen lassen, ohne daß diese dabei verletzt wird (*Indeciduat*), wird bei der Ring- und Scheibenplacenta gewöhnlich der oberflächlichste Teil der Schleimhaut, die hin-fällige Haut oder Decidua, mit abgelöst und die Placenta uterina in eine große blutende Wunde verwandelt, deren Ver-schluß durch die energi-sche Kontraktion des Uterus angebahnt wird (*Deciduat*).

Fig. 572.

Fig. 573.

Fig. 572. Embryo eines *Kaninchens* mit Eihüllen (nach van Beneden und Julin). *al* Allantois, *am* Amnion, *do* Dottersack, *c* extraembryonales Cö-lom; schwarz: Chorion mit Zotten, aus denen sich die Placenta entwickelt; *u* Urwirbel, *d* Darm, *h* Herz, *k* Kiemen-spalten, *o* Gehör, *au* Auge, *m* Mittelhirn.

Fig. 573. Trächtige Ge-bärmutter einer *Kuh*, geöffnet (aus Balfour nach Colin). *V* Vagina, *U* Uterus, *Ch* Chorion, *C¹* Cotyledonen der Uterin-placenta, *C²* Cotyledonen der Fötal-placenta.

Da der Säugetierembryo bei der Geburt mit der Placenta foetalis und den übrigen Abschnitten der Eihäute durch die Nabelschnur (*Funiculus umbilicalis*) zusammenhängt, muß er von ihr gelöst werden, was bei den Tieren durch Abbeißen von seiten der Mutter geschieht. Ein dabei am jungen Tier verbleibender Rest der Nabelschnur wird durch Wundheilung, die zur Bildung des Nabels führt, abgestoßen. — Die besprochenen Unterschiede in der Bildung der Placenta hat man versucht, systematisch zu verwerten, indem man *Indeciduat* und *Deciduat* und unter letzteren wieder *Zono-* und *Discoplacentalier* einander gegenüberstellte; man ist davon mehr und mehr wieder zurückgekommen.

Da die Unterschiede in der Ernährung des Embryo durch die Anfänge der Placentabildung bei *Beuteltieren* (*Perameles*) und ihre rudimentäre Beschaffenheit bei manchen *Placentalien* (*Schwein*) verwischt werden, ist es nötig, bei der Charakteristik der höheren Säugetiere die anatomischen Merkmale in den Vordergrund zu stellen; diese sind: völliger Schwund der Kloakenbucht, unpaare Beschaffenheit der Scheide, Mangel der Beutelknochen und meist auch des Fortsatzes am Unterkieferwinkel. Das Gebiß ist Gegenstand einer fortschreitenden, divergenten Entwicklung geworden, so daß die Unterschiede in den Arten der Bezahnung viel ausgesprochenere sind als bei den Beuteltieren und daher auch in erster Linie zur Abgrenzung der Ordnungen verwandt werden.

IV. Ordnung. Edentaten, Zahnlücken.

Einige wenige, artenarme Familien werden unter dem Namen Edentaten, Zahnlücken, zusammengefaßt, weil die Bezahnung fehlt oder — was viel häufiger zutrifft — in offenkundiger Rückbildung begriffen ist. Nie treten dauernd funktionierende Schneidezähne, selten (*Bradypus*) Eckzähne auf; Backzähne können zwar in großer Zahl vorhanden sein — *Dasyus* (*Priodon*) *gigas* besitzt nahe an 100 Backzähne — aber sie sind schlecht bewurzelt, gleichförmig prismatisch, schmelzlos und entbehren meist des Zahnwechsels (monophyodont). Da das Kapschwein (*Orycteropus*) und ein Gürteltier (*Tatusia*) im Embryonalleben noch ein heterodontes Milchgebiß, in welchem sogar Schneidezähne mit Schmelz vertreten sind, besitzen, da ferner fossile Faultiere mit komplettem Gebiß (*Entelops*) bekannt sind, kann der Mangel des Zahnwechsels nur durch Rückbildung erklärt werden. Hirn und Geschlechtsapparat bekunden eine sehr niedere Organisation. Auffällig ist die große Zahl der Sacralwirbel, 5–8 bei Faultieren, 8–13 bei Gürteltieren, 3–5 bei Scharrtieren.

I. Unterordnung. *Manitherien* (*Nomarthra*), Edentaten der Alten Welt. *Effodientien*, Tiere mit kräftigen Scharrkrallen, langem Schwanz und langer, wurmförmiger, klebriger Zunge, mit welcher sie Ameisen und Termiten aus ihren zerstörten Bauten fangen. *Manis laticaudata* Shaw, Schuppentier, Indien, *M. gigantea* Illig, Westafrika, vollkommen zahnlos, wenn auch eine Zahnleiste vorübergehend angelegt wird, mit dachziegelartigen Hornschuppen und spärlichen Haaren. *Orycteropus capensis* Geoff., Kapschwein oder Erdferkel, mit langer Schnauze, borstigem, spärlichem Haar, mit kleinen Backzähnen und rudimentärem Milchgebiß, Afrika.

II. Unterordnung. *Bradytherien* (*Xenarthra*), Edentaten der Neuen Welt mit accessorischen Gelenkfortsätzen an Brust- und Lendenwirbeln, stehen mit den *Manitherien* offenbar in keiner Verwandtschaft, eine uralte südamerikanische Gruppe, die sich bis in das Eocän, vielleicht sogar in die Kreide zurückverfolgen läßt. a) *Cingulaten*, Gürteltiere, insektenfressend; Rücken mit zahlreichen, in Querreihen gestellten Horn- und Knochenplatten gepanzert; zahlreiche Backzähne. *Dasyus gigas* Cuv., *Tatusia hybrida* Desm. Nahe verwandt die riesigen, diluvialen *Glyptodonten*. b) *Myrmecophagiden*, Ameisenbären, gleichen den Schuppentieren durch ihre zahnlosen Kiefer, ihre lange, auf Ameisenkost eingerichtete Zunge und ihre mächtigen Scharrkrallen, stehen aber anatomisch wie tiergeographisch den *Bradytherien* näher. *Myrmecophaga jubata* L. c) *Bradypoden*, Faultiere mit spärlichen Zähnen, rauhem, langhaarigem Fell, kleinem, rundem Kopf,

rudimentärem Schwanz, in der Gestalt an Affen erinnernd. Die Tiere hängen sich mit ihren langen, sichelförmigen Krallen an Baumstäben fest, das Laub fressend; sie sind wie die diluvialen Riesenfaultiere (*Megatherium Cuvieri* Desm.) auf Südamerika beschränkt. *Bradypus tridactylus* Cuv., mit 9 Halswirbeln, *Choloepus didactylus* Ill., mit 6 Halswirbeln. *Grypotherium domesticum* Roth, ein, wie es scheint, noch nicht lange ausgestorbener behaarter Edentat von der Größe eines Rindes mit bohngroßen Hautverknöcherungen.

V. Ordnung. Insectivoren.

Unter den lebenden Säugetieren stehen den Urformen der Klasse die *Insectivoren* am nächsten (Fig. 574); sie lassen sich bis in das Eocän zurück verfolgen und schließen hier an Formen an, die vielfach als Urinsectivoren gedeutet werden, wenn auch ihr unvollkommener Erhaltungszustand ein sicheres Urteil über ihre systematische Stellung nicht erlaubt (*Stylacodontiden*). Die scharf zugespitzten, für die Insektennahrung vortrefflich geeigneten Zähne (Sectorialtypus) sind untereinander gleichförmiger, als es sonst bei Säugetieren zu sein pflegt; ihre Zahl in den einzelnen Familien ist sehr verschieden (bei *Maulwürfen* $\frac{3}{3} \frac{1}{1} \frac{4}{4} \frac{3}{3}$, bei manchen *Spitzmäusen* $\frac{2}{2} \frac{1}{1} \frac{1}{0} \frac{3}{3}$). Auch im Zahnwechsel

Fig. 574. Schädel der *Spitzmaus* (aus Leunis-Ludwig).

herrscht noch große Variabilität, insofern bei manchen Formen (*Cenolestes*) das Milchgebiß sehr lange bestehen bleibt, oder gar Zähne des Milchgebisses nicht gewechselt und in das bleibende Gebiß übernommen werden, während bei anderen das Milchgebiß auffallend früh gewechselt wird (*Soriciden*). Weitere primitive Merkmale sind der Fortsatz am Unterkieferwinkel, das primitive Hirn, der zweihörnige, oft fast in ganzer Länge geteilte Uterus, in vielen Fällen auch der geringe Grad des Descensus testicularum. Am Schwanz findet man häufig noch Schuppen zwischen den Haaren; eine Clavicula ist vorhanden, die Zehen finden sich meist in Fünffzahl und sind mit Krallen bewaffnet. Die durchschnittlich kleinen, weich behaarten Tiere besitzen meist eine rüsselartig ausgezogene, zum Tasten dienende Schnauze.

Soriciden, Spitzmäuse: *Sorex vulgaris* L.; *Talpiden*, in der Erde wühlend, daher mit rudimentären, funktionslos gewordenen Augen, *Talpa europaea* L., Maulwurf; *Erinaceiden*, Igel, mit Stachelkleid, *E. europaeus* L. Den *Insektenfressern* steht ein merkwürdiges Tier nahe, der früher zu den *Halbaffen* gerechnete *Galeopithecus volans* L. (malayische Inseln), ausgezeichnet durch eine Flughaut, welche sich zwischen Hals, vorderer und hinterer Extremität und Schwanz ausspannt, aber nicht zum Fliegen dient, sondern nur als Fallschirm verwandt wird.

VI. Ordnung. Chiropteren, Fledermäuse.

Die mit den *Insectivoren* nahe verwandten Fledermäuse sind als die einzigen Säugetiere, welche wirklich fliegen und sich nicht nur mit einem ausgespannten Fallschirm durch die Luft fallen lassen, zur Genüge charakterisiert (Fig. 575). Die Flughaut (Patagium), eine dünne, nervenreiche Hautfalte, beginnt am Schwanz, faßt die hintere

Extremität bis an die Fußwurzel und die vordere Extremität in ganzer Ausdehnung bis an die Fingerspitzen ein, wobei sie nur den Daumen frei läßt. Die Finger 2—5 sind enorm verlängert und dienen zum Spannen der Flughaut. Da das Fliegen einen kräftigen Flugmuskel nötig macht, erhebt sich das Sternum ähnlich wie bei den Vögeln zu einer dem *Musculus pectoralis* neue Ursprungspunkte liefernden, allerdings nicht sehr großen *Crista sterni*. Mit dem Flugvermögen hängt auch die kräftige Ausbildung der Schlüsselbeine zusammen. Die Flughaut ist Sitz eines äußerst feinen Tastvermögens, weshalb geblendete Fledermäuse durch gespannte Netze fliegen können, ohne sie zu berühren. Beim Tasten werden auch die häufig enormen Ohrmuscheln und ein merkwürdiger, blattartiger Nasenaufsatz mitwirken, der bei Fledermäusen sehr verbreitet ist. Auffallend ist die Lage der Milchdrüsen an der Brust. In Gegenden mit gemäßigttem Klima verbringen die Fledermäuse die kalte Jahreszeit, verkrochen in Höhlen, im Winterschlaf; die Weibchen werden im Herbst begattet und bewahren das Sperma im Uterus. Bei Beginn der warmen Jahreszeit reifen die Eier und beginnt die Embryonalentwicklung. Das Gebiß ist variabel, öfters $\frac{2}{3} \frac{1}{3} \frac{3}{3}$.

Fig. 575. Skelett und Flughaut des fliegenden Hundes (nach Huxley).

I. Unterordnung. *Microchiropteren* mit Insectivorengebiß; nur der Daumen der vorderen Extremität mit einer Kralle versehen. Hierher gehören alle unsere einheimischen Arten. *Gymnorhinen*, ohne Nasenaufsatz: *Vespertilio murinus* Schreb. — *Phyllorhinen* mit blattartigem Nasenaufsatz: *Rhinolophus ferrum equinum* Schreb.; ferner der amerikanische Vampyr, *Vampyrus spectrum* L., mit Unrecht als Blutsauger gefürchtet.

II. Unterordnung. *Macrochiropteren* (Frugivoren), fliegende Hunde, haben stumphöckerige Backzähne und an den zwei ersten Fingern Krallen (Fig. 575); *Pteropus edulis* Geoffr.

VII. Ordnung. Carnivoren, Raubtiere.

Die Raubtiere leben vorwiegend vom Fleisch und vom Blut anderer Wirbeltiere, die sie durch List, schnellen Lauf oder kräftigen Sprung erreichen und mit ihren muskelstarken, scharfkraligen Extremitäten und ihren schneidenden Zähnen überwältigen. Aus dieser Lebensweise erklärt sich die hohe Entwicklungsstufe ihres Hirns (Fig. 562) und ihrer Sinnesorgane, sowie der Bau ihrer Extremitäten und ihrer Zähne. Auffallend ist das bei Katzen besonders stark entwickelte Leuchten der Augen, hervorgerufen durch das *Tapetum lucidum cellulosum*, eine Zellanhäufung der Chorioidea, in der sich das Licht stark reflektierende Nadelchen befinden. Da der Raubtiercharakter innerhalb der Gruppe, von den Bären bis zu den Katzenarten aufsteigend, eine Fortbildung

erfährt und bei den Wasserraubtieren sich wieder verwischt, können wir auch in der Bildung der genannten anatomischen Merkmale keine Konstanz erwarten, sondern müssen von vornherein auf eine große Variationsbreite gefaßt sein. — Im Interesse der größeren Beweglichkeit der zum Angriff dienenden Vorderextremitäten ist wie bei den Ungulaten das Schlüsselbein ganz verloren gegangen oder unvollkommen entwickelt (Ulna und Fibula sind dagegen gut ausgebildet). Ein allmählicher Übergang vollzieht sich vom Sohlengang der Bären und Marder, bei denen Hand und Fuß in ganzer Länge den Boden berühren, zum Zehengang der Katzenarten. Bei letzteren werden die allen Raubtieren zukommenden scharfen Krallen vor der Gefahr, beim Gang abgenutzt zu werden, geschützt, indem sie vermöge eines elastischen Bandes samt der tragenden Endphalanx in Taschen auf dem Rücken der vorletzten Zehenglieder zurückfedern, aus welchen sie beim Schlagen mit den Tatzen durch die starke Tätigkeit der Beugemuskeln hervorgezogen werden. Im Gebiß (Fig. 564) ist nahezu konstant die Dreizahl der Schneidezähne und die auffallende Größe der gut bewurzelten Eckzähne; die Backzähne dagegen, deren Höcker mehr und mehr scharf schneidende Kanten (secodonte Zähne) erhalten, variieren nach den einzelnen Familien. Der letzte Prämolare des Oberkiefers und der erste Molare des Unterkiefers werden zu Reißzähnen, D. lacerans oder D. sectorii (S. 583) und gewinnen zunehmend eine dominierende Stellung, während zu ihren Gunsten die übrigen Backzähne kleiner werden und am vorderen und hinteren Ende der Reihe verschwinden. (Formeln der Backzähne, Bär: $\frac{p^1p^2p^3p^4(l), m^1m^2}{p^1p^2p^3p^4m^1(l)m^2m^3}$, Löwe: $\frac{p^2p^3p^4(l), m^1}{p^3p^4, m^1(l)}$. Der Dens lacerans ist durch ein zugefügtes l , die relative Größe durch Abstufung der Schrift ausgedrückt). Weitere Merkmale der Carnivoren sind beim Männchen der Penis Knochen, im weiblichen Geschlecht die abdominale Lage der Milchdrüsen und der Uterus bicornis; dazu kommt die Placenta zonaria. Sehr verbreitet sind Analdrüsen, welche ein stinkiges Sekret bereiten.

I. Unterordnung. *Fissipedier*, Landraubtiere. — Sie sind die typischen Vertreter der Raubtiere und als vorwiegend landbewohnende Tiere mit wohlentwickelten, meist bis zum Grund getrennten Zehen ausgerüstet; die Zahl der letzteren ist vielfach noch an beiden Extremitäten 5, erfährt häufig an den Hinterfüßen (*Feliden*, *Caniden*), selten auch an den Vorderfüßen (*Hyaeniden*) eine Reduktion auf 4. 1. *Ursiden*, fünfzehige Sohlengänger: *Ursus arctos* L., brauner Bär; *U. maritimus* Desm., Eisbär, *Procyon lotor* Desm., Waschbär. 2. *Musteliden*: *Mustela martes* L., Edelmarder; *Putorius vulgaris* L., Wiesel; *P. ermineus* L., Hermelin; *Lutra vulgaris* Erxl., Fischotter mit Schwimmhäuten an den Zehen; *Meles taxus* Pall., Dachs; *Gulo borealis* Briss., Vielfraß; *Mephitis mesomelas* Lcht., Stinktier. 3. *Caniden*, Zehen vorn 5, hinten 4 (beim Haushund oft 5, indem Rudimente der 1. Zehe oft sogar mit Krallen erhalten sind), Krallen nicht retraktile: *Canis familiaris* L., Hund; *C. lupus* L., Wolf; *C. vulpes* L., Fuchs. 4. *Feliden*, Zehen vorn 5, hinten 4, Krallen retraktile; *Felis domestica* Briss., Katze; *F. catus*, Wildkatze; *F. leo* L., Löwe; *F. tigris* L., Tiger; *F. lynx* L., Luchs. 5. *Hyaeniden*, Zehen vorn und hinten 4; *Hyaena striata* L. 6. *Viverriden* (primitive Formen), *Viverra zibetha* L., Zibethkatze, *Paradoxurus hermaphrodita* Schreb., Musang, *Herpestes ichneumon* L., Ichneumon.

II. Unterordnung. *Pinnipedier*, Flossenraubtiere. Alle 4 Extremitäten zu breiten Flossen abgeplattet; die 5 Zehen und Finger lang

und durch Schwimmhäute verbunden, Nägel häufig rudimentär: das Gebiß unterscheidet sich vom echten Carnivorengebiß durch die gleichartige Beschaffenheit der Prämolaren und Molaren (kein Reißzahn); indem das Milchgebiß sich frühzeitig, ohne in Funktion zu treten, rückbildet, wird Monophyodontie angebahnt. — 1. *Otariden*, Ohrenrobber: *Otaria Stelleri* Less., Seelöwe. — 2. *Trichechiden*, Walrosse, Schneidezähne verkümmert, Eckzähne des Oberkiefers zu langen Hauern umgewandelt. *Trichechus rosmarus* L. — 3. *Phociden*, Robben ohne Ohrmuscheln, hintere Extremitäten können nicht mehr zum Gehen benutzt werden: *Phoca vitulina* L., Seehund.

Im Eocän wurden die Carnivoren vorbereitet durch die Urraubtiere oder *Creodontien*, Sohlengänger mit wenig differenziertem Fleischfressergebiß (keine Reißzähne); sie hängen genetisch wahrscheinlich mit den *Urinsectivoren* zusammen und leiten sowohl zu den *Raubtieren* als auch zu den *Condylarthren*, den Stammformen der Huftiere, über. Echte Raubtiere treten im oberen Eocän, häufiger im Miocän auf; dem Diluvium gehörten die großen Höhlentiere: *Felis spelaea* Goldf., Höhlentiger, und *Ursus spelaeus* L., Höhlenbär, an.

VIII. Ordnung. Rodentien, Glires, Nagetiere.

Bei den Nagetieren vereint sich große Übereinstimmung in der äußeren Erscheinung mit einer äußerst charakteristischen Beschaffenheit des Gebisses. Da Eckzähne nicht mehr angelegt werden, sind die Backzähne und Schneidezähne durch eine weite Lücke (*Diastemma*) getrennt (Fig. 576). Die sehr kräftigen, meißelartigen Schneidezähne entwickeln keine Wurzeln und wachsen daher im gleichen Maße fort, als sie beim Nagen abgenutzt werden; sie erhalten scharfschneidende Kanten, weil sie nur auf der vorderen Seite mit Schmelz bedeckt sind und hier der Abnutzung besser widerstehen. Gewöhnlich findet sich jederseits ein Schneidezahn im Zwischenkiefer und Unterkiefer; nur bei wenigen Arten (*Duplicidentaten*) ist noch ein weiterer kleinerer Schneidezahn jederseits im Zwischenkiefer vorhanden. Auch die bald höckerigen, bald schmelzfaltigen Backzähne sind häufig unbewurzelt und daher in ihrem Wachstum nicht beschränkt. Ihre Zahl ist in verschiedenem Maße reduziert, so daß die gesamte Zahnformel

Fig. 576. Schädel eines *Stachelschweines* (aus Schmarda). *f* Stirnbein, *im* Zwischenkiefer, *o* Foramen infraorbitale, welches durch eine in ihm verlaufende Portion des Kaumuskels (*Masseter*) enorm ausgedehnt ist, *h* Schläfengrube, welche nach vorn kontinuierlich in die Orbita übergeht.

zwischen 2 Extremen schwankt: $\frac{2023}{1023}$ und $\frac{1002}{1002}$. Da die Schneidezähne des Milchgebisses rudimentär sind, herrscht Tendenz zur Monophyodontie. Eine sehr auffällige Bildung ist eine große Öffnung vor der einheitlichen Augenschläfengrube, der Infraorbitalkanal der *Muriden* und *Hystriiden*, in welcher ein Teil des Kaumuskels entspringt (Fig. 576o). — Eine merkwürdige Ähnlichkeit im Habitus bekunden die *Rodentien* mit den *Insectivoren*. Wie diese, sind sie durchschnittlich kleine, weichbehaarte

Tiere mit meist fünfzehigen, krallentragenden Füßen. Der Habitus der *Spitzmäuse* wiederholt sich bei den echten *Mäusen*, der *Maulwürfe* bei den blinden *Spalaciden*, der stachelige Charakter der *Igel* bei den *Stachelschweinen*, die Flughaut von *Galeopithecus* bei dem Flughörnchen *Pteromys volans*. Unterscheidend ist der Rüssel der *Insectivoren*. Aber auch anatomische Ähnlichkeiten sind vorhanden, bedingt durch die primitive Stellung beider Gruppen: die niedere Entwicklung des Hirns, die häufige Beschuppung des Schwanzes, der Processus angularis des Unterkiefers, die meist gute Ausbildung der Clavicula, die der großen Fruchtbarkeit entsprechende große Zahl der Milchdrüsen, die Anwesenheit stark riechender Drüsensäcke, die in das Praeputium (Bibergeil-drüse) oder am After münden (Fig. 566) usw.

Die weit über 1000 Arten der Nager zerfallen in zwei nicht unbe-trächtlich verschiedene Gruppen. Duplicitat sind die *Leporiden*: *Lepus timidus* L., Hase; *L. cuniculus*, Kaninchen; *L. variabilis* L., der im Winter sich weiß verfärbende Alpenhase. — Alle übrigen werden als Simpliciden-taten zusammengefaßt. a) *Sciurognathen*: Durch weichen Pelz und buschigen Schwanz zeichnen sich aus die *Sciuriden*: *Sciurus vulgaris* L., Eichhörnchen; *Pteromys volans* L., Flugeichhörnchen, durch weichen Pelz und beschuppten Ruderschwanz die *Castoriden*: *Castor fiber* L., der wegen des Bibergeils und seines Felles viel gejagte, in Deutschland bis auf das Gebiet der Elbe zwischen Magdeburg und Wittenberg ausgerottete Biber. — *Muriden*: *Mus musculus* L., Maus; *Mus rattus* L., Hausratte, bei uns nahezu vollkommen durch die Wanderratte *Mus decumanus* Pall. verdrängt. b) *Hystriognathen*: Huft anstatt Krallen kommen den *Subungulaten* zu: *Cavia cobaya* Schreb., Meerschweinchen. Mit Stacheln bewaffnet sind die *Hystriiden*: *Hystrix cristata* L., Stachelschwein. — Im Gebiß, besonders im Bau der Schneide-zähne, ähneln den Nagern die zum Teil ansehnlich großen *Tillodontien* (Eocän); sie bildeten vielleicht einen früh ausgestorbenen Seitenzweig der *Rodentien*.

IX. Ordnung. Ungulaten, Huftiere.

Unter dem Namen „Ungulaten“ oder „Huftiere“ sollen hier zwei Gruppen von Säugetieren vereint werden, welche viele Zoologen als selbständige Ordnungen nebeneinander aufführen, die *Perissodactylen* und die *Artiodactylen*. Sie stammen von gemeinsamen Urformen, den *Condylarthren*, ab und besitzen eine größere Summe gemeinsamer Merkmale. *Perissodactylen* und *Artiodactylen* sind vorwiegend Pflanzenfresser; ihre Eckzähne sind selten gut entwickelt, ihre Backzähne zahlreich, zum Zermahlen der Nahrung eingerichtet, mehr oder minder abgeflacht und vielfach schmelzfaltig. Die Milchdrüsen sind inguinal; der Uterus ist zweihörnig, die Placenta eine diffuse, die sich nur bei manchen *Artio-dactylen* (den meisten *Wiederkäuern*) zur Cotyledonenplacenta höher entwickelt. Die Extremitäten dienen fast ausschließlich zum meist schnellen Lauf, weshalb das Schlüsselbein im Interesse einer freieren Beweglichkeit der vorderen Extremität fehlt und die Füße vorwiegend nur mit den in Hufen steckenden Zehenspitzen den Boden berühren (Zehenspitzen-gänger, unguligrad). Indem die Metacarpen und Metatarsen ganz auffallend verlängert werden, rücken Hand- und Fußgelenk so weit vom Boden weg, daß sie leicht mit Ellbogen und Kniegelenk ver-wechselt werden. Die Extremitäten sind ferner vorzüglich eingerichtete Trageapparate des Körpers und zeigen als solche im Vorderarm und

Unterschenkel dieselbe Tendenz zu einheitlicher Gestaltung der Knochen, welche wir schon oben (S. 583) für die hintere Extremität der Vögel besprochen haben. Immer mehr werden sowohl bei *Artiodactylen* als bei *Perissodactylen* Radius und Tibia die Hauptstützen der Extremität, die Fibula dagegen rudimentär; die Ulna erhält sich zwar leidlich gut, bald in ganzer Ausdehnung, bald nur in ihrem oberen, dem Muskelansatz dienenden Ende (Olecranon), verschmilzt aber mehr oder minder mit dem Radius. Dieselbe Tendenz zur Vereinfachung beherrscht auch das Hand- und Fußskelett, äußert sich aber in ganz anderer Weise bei den *Perissodactylen*, den Unpaarhufern, als bei den *Artiodactylen*, den Paarhufern. Bei den *Perissodactylen* fällt die Drucklinie des Körpers genau auf die Mittelzehe und veranlaßt diese zu kräftigem Wachstum, während die übrigen Zehen symmetrisch zu dieser Mittellinie verschwinden. Da schon frühzeitig die erste Zehe verloren gegangen ist (Fig. 577), wird zunächst Zehe *V* (Fig. 578), dann Zehe *II* und *IV*

A. Perissodactylen.

B. Artiodactylen.

Fig. 577.
Tapir.Fig. 578.
Nashorn.Fig. 579.
Pferd.Fig. 580.
Schwein.Fig. 581.
Hirsch.Fig. 582.
Kamel.

Fußskelett der vorderen Extremität. *U* Ulna, *R* Radius, *s* Scaphoid (Radiale), *l* Lunatum (Intermedium), *c* Triquetrum (Ulnare), *p* Pisiforme, *tm* Trapezium, *td* Trapezoid, *m* Capitatum, *u* Hamatum, *m*², *m*⁵ Rudimente des Metacarpus *II* und *V*; *II*—*V* die zweiten bis fünften Finger (nach Flower).

rückgebildet, so daß schließlich nur das Skelett und der Huf der Mittelzehe (Pferd, Fig. 579) erhalten bleibt, vom Skelett der übrigen Zehen nur Reste (die Griffelbeine *II* und *IV*). — Bei den *Artiodactylen* fällt die Drucklinie zwischen die Zehen *III* und *IV* (Fig. 580), welche gemeinsam den Körper tragen, daher gleich stark werden und zum Zeichen ihrer einheitlichen Funktion verschmelzen, wenn auch nicht die Zehen selbst, so doch die zugehörigen Metacarpen und Metatarsen (Fig. 581 und 582). Die Figuren 580—582 zeigen, wie die Zehen *II* und *V* (Zehe *I* ist auch hier schon früher verloren gegangen) successive schwinden. Da die Last des Körpers mehr auf der hinteren als auf der vorderen Extremität ruht, ist erstere in der Umgestaltung voraus. — Indem man nun unter Benutzung eines reichlichen paläontologischen Materials im einzelnen genauer verfolgte, in welcher Weise sich die *Artiodactylen* und *Perissodactylen* phylogenetisch entwickelt haben, ist

man zu dem Resultat gelangt, daß beide Gruppen divergente Reihen bilden, welche sich schon an der Wurzel voneinander getrennt haben. In jeder Reihe sind die meisten der oben erläuterten gemeinsamen Merkmale selbständig entstanden, so daß man sagen kann, daß der so einheitlich erscheinende Habitus der Ungulaten von *Perissodactylen* und *Artiodactylen* zum größten Teil unabhängig erworben wurde und somit nur eine Folge konvergenter Züchtung ist.

I. Unterordnung. *Perissodactylen*, *Unpaarhufer*. Das Gebiß zeichnet sich dadurch aus, daß die Prämolaren und Molaren von gleicher Größe sind, beide lophodont (Höcker durch quere Joche verbunden), häufig stark schmelzfaltig. Das zweite wichtige Merkmal der Gruppe ist die dominierende Entwicklung der Mittelzehe unter Rückbildung der beim Tragen minder beteiligten übrigen Zehen, ein Prozeß, der bei den 3 hierher gehörigen Familien verschieden weit gediehen ist. 1. *Tapiriden*: 4 Zehen am Vorderfuß, 3 am Hinterfuß; Zähne $\begin{smallmatrix} 3 & 1 & 4 & 3 \\ 3 & 1 & 3 & 3 \end{smallmatrix}$, Nase rüsselartig verlängert. *Tapirus americanus*, *T. indicus* Desm. — 2. *Rhinocerotiden*: 3 Zehen an Vorder- und Hinterfüßen, Zähne $\begin{smallmatrix} 2 & 0 & 4 & 3 \\ 1 & 1 & 4 & 3 \end{smallmatrix}$; auf den Nasenbeinen sitzen 1—2 mächtige, nur aus Horn bestehende Aufsätze, Haut nahezu haarlos, gewaltig verdickt. Daher wurden die Tiere früher als *Pachydermen* mit Elefant und Nilpferd vereint. *Rhinoceros bicornis* L. (africanus), Nashorn, *R. unicornis* L. (indicus); *R. tichorhinus* Cuv., behaart, diluvial. — 3. *Equiden*: vorn und hinten nur 1 Zehe, Reste von Zehe 2 und 4 als Griffelbeine, Zähne $\begin{smallmatrix} 3 & 1 & 4 & 3 \\ 3 & 1 & 3 & 3 \end{smallmatrix}$: *Equus caballus* L., Pferd; *E. asinus* L., Esel, letzterem verwandt *E. quagga* Gmel. *E. zebra* L.; Bastarde von Pferd und Esel sind *E. mulus*, Maultier (Stute und Eselhengst), und *E. hinnus*, Maulesel (Hengst und Eselin).

II. Unterordnung. *Artiodactylen*, *Paarhufer*. Abgesehen von der paarigen Beschaffenheit der Zehen stimmen die Artiodactylen darin überein, daß die 3—4 Prämolaren kleiner sind als die 3 Molaren und auch nicht mehr überall vollzählig ausgebildet werden. Die Unterordnung ist viel mannigfaltiger als die der Unpaarhufer, so daß man in ihr 2 Gruppen unterscheiden muß: die ursprünglicher gebauten schweineartigen Tiere (*Non-Ruminantien*) und die mehr spezialisierten Wiederkäuer (*Ruminantien*).

1. *Non-Ruminantien* (*Bunodontien*). Die Tiere sind omnivor und haben daher ein vollkommen entwickeltes bunodontes Gebiß $\begin{smallmatrix} 2-3 & 1 & 4 & (3) & 3 \\ 1-3 & 1 & 4 & (3) & 3 \end{smallmatrix}$; besonders sind die Eckzähne oft zu Hauern entwickelt; der Magen ist meist einfach, seltener ist er schon (*Dicotyles*, *Hippopotamus*) in 3 Abteilungen zerlegt, obwohl kein Wiederkäuen stattfindet. Das Extremitätenskelett ist noch wenig modifiziert, 4 Zehen vorhanden, Ulna und Fibula nicht rückgebildet, Metacarpen und Metatarsen nicht verwachsen. 1. *Hippopotamiden*, alle 4 Zehen berühren den Boden, „pachyderme Haut“, schwerfälliger Körperbau: *Hippopotamus amphibius* L., Nilpferd. 2. *Suiden*, 2 tragende Zehen, 2 Afterzehen, Haut mit Borsten, Schnauze rüsselartig verlängert; *Sus scrofa* L., Schwein, zum Teil noch in wildem, zum Teil in domestiziertem Zustand lebend (*S. domesticus*).

2. *Ruminantien*, Wiederkäuer (*Selenodontien*). Die Zehen 2 und 5 sind nur bei *Tylopoden* und *Giraffen* ganz rückgebildet, sonst in Rudimenten erhalten, Metacarpalia 3 und 4 zum „Kanonenknochen“ verschmolzen. Der ausschließlich pflanzlichen Nahrung ist Magen und Gebiß vorzüglich angepaßt. Der Magen (Fig. 583) zerfällt in 2 Abschnitte, von denen ein jeder wieder zweigeteilt ist. Der erste Abschnitt nimmt das mit den Schneidezähnen des Unterkiefers und der Zunge abgerissene Gras in

Empfang; es ist der Rumen oder Pansen (1) mit dem ansitzenden Reticulum oder Netzmagen (2). Während der Ruhe des Tieres steigt die eingeweichte Kost in die Mundhöhle zurück, um „wiedergekaut“ zu werden. So zerkleinert, gelangt die Speise durch eine Rinne, die mittelst einer Falte zur Röhre abgeschlossen wird (c), in den zweiten Hauptabschnitt, zunächst in eine Art Filter, in den mit hohen Längsfalten ausgerüsteten Omasus, Blättermagen oder Psalterium (3), dann erst in den die Labdrüsen enthaltenden Labmagen, Abomasus (4). Im Gebiß sind meistens nicht nur die oberen Eckzähne, sondern auch die oberen Schneidezähne rückgebildet, während im Unterkiefer die Schneidezähne kräftig sind und die Eckzähne die Form und Stellung von Schneidezähnen angenommen haben; die Backzähne sind selenodont, d. h. mit halbmondförmigen Höckern versehen. — Mit wenigen Ausnahmen haben die Wiederkäuer auffallend große, mit Aufsätzen bewehrte Stirnbeine. Die Aufsätze — ausschließlich oder doch am kräftigsten im männlichen Geschlecht entwickelt — sind im einfachsten Fall (*Giraffen*) mit Fell bedeckte, von den Stirnbeinen getrennt bleibende Knochenzapfen — oder es sind Knochenzapfen, welche getrennt angelegt werden, später aber mit den Stirnbeinen verschmelzen und durch feste Hornscheiden (Hörner der *Cavicornier*) umhüllt und verlängert werden — oder endlich es sind Knochenauswüchse

Fig. 583. Magen des Schafes (aus Leunis-Ludwig). a Speiseröhre, b Dünndarm, c Klappe, welche die Speise aus der Speiseröhre direkt in den zweiten Hauptabschnitt des Magens überleitet. 1 Pansen, Rumen, 2 Netzmagen, Reticulum, 3 Blättermagen, Omasus, Psalterium, 4 Labmagen, Abomasus.

der Stirnbeine, welche sich zu Geweihen differenzieren (*Cerviden*). Geweihe sind verästelte Knochenwucherungen, die sich gegen den tragenden Knochenzapfen (Rosenstock) mit einer Verbreiterung (Rose) absetzen; anfänglich von Haut überzogen, streifen sie die schützende Hülle, den trocken gewordenen „Bast“, ab, trocknen infolgedessen selbst aus und müssen daher alljährlich erneuert werden, wobei sich meist die Zahl der Endäste um eine Spitze vermehrt. A. Blättermagen vom Labmagen kaum gesondert, mit spärlichen Blättern, keine Stirnaufsätze. 1. *Tylopoden*, Kamele, Zähne $\begin{smallmatrix} 1 & 1 & 3 & (2) & 3 \\ 3 & 1 & 2 & (1) & 3 \end{smallmatrix}$, *Camelus bactrianus* Erxl., zweihöckeriges Kamel; C. *Dromedarius* Erxl., Dromedar, einhöckerig; *Auchenia lama* Desm., Lama. — 2. *Traguliden*, sehr primitive Wiederkäuer mit hauerartigen Eckzähnen im Oberkiefer, Gebiß $\begin{smallmatrix} 0 & 1 & 3 & 3 \\ 3 & 1 & 3 & 3 \end{smallmatrix}$. *Tragulus javanicus* Pall. — B. Blättermagen und Stirnaufsätze vorhanden, typische Wiederkäuer (Pecora). 3. *Camelopardaliden* mit hautbedeckten Stirnhöckern $\begin{smallmatrix} 0 & 0 & 3 & 3 \\ 3 & 1 & 3 & 3 \end{smallmatrix}$: *Camelopardalis giraffa* Schreb., Giraffe; mit 2 schwachen Stirnhöckern die neu entdeckte *Ocapia Johnstoni* Schl. — *Cavicornier* mit Hörnern, $\begin{smallmatrix} 0 & 0 & 3 & 3 \\ 3 & 1 & 3 & 3 \end{smallmatrix}$: a) *Bovinen*: *Bos taurus* L., Rind (Urformen: *B. primigenius*, Auerochs, *B. longifrons*, *B. frontosus*); *Bison europaeus* Ow., Wisent (fälschlich auch Auerochs genannt); *B. americanus* G., der im Aussterben begriffene „Büffel“ Nordamerikas; *Buffelus bubalus* L., asiatischer Büffel, auch in Italien

gezüchtet, *B. caffer*, Kaffernbüffel; b) *Ovinen*: *Ovis aries* L., Schaf; *Capra hircus* L., Hausziege; *C. ibex* L., Steinbock; *Ovibos moschatus* Zimm., Moschusochse; c) *Antilopinen*: *Antilope rupicapra* Sund., Gemse; *A. dorcas* L., Gazelle; *Antilocapra americana* Ow., Gabelgemse. — 5. *Cerviden* mit Geweihen im männlichen Geschlecht, welches meist auch den oberen Eckzahn bewahrt $\frac{0}{3} \frac{1(0)}{3} \frac{3}{3} \frac{3}{3}$: *Cervus elaphus* L., Edelhirsch; *C. capreolus* L., Reh; *C. alces* L., Elch; *Rangifer tarandus* H. Sm., Renntier, Geweih in beiden Geschlechtern. — 6. *Moschiden*, den Hirschen verwandt, ohne Geweih: *Moschus moschiferus* L., rehartig, Männchen mit großen Eckzähnen des Oberkiefers und mit Moschusbeutel zwischen Nabel und Präputium.

Paläontologie der Ungulaten.

Reiche paläontologische Funde aus dem Tertiär, besonders aus Amerika, haben die Stammesgeschichte der Huftiere aufgehellert und es sehr wahrscheinlich gemacht, daß die plantigraden, fünfzehigen, mit gut ausgebildeter Ulna und Fibula und einem omnivoren Gebiß versehenen, dagegen keine Clavicula besitzenden *Condylarthren* des älteren Tertiärs (Eocän) die gemeinsamen Ausgangsformen für die *Artiodactylen* und *Perissodactylen* gewesen sind. Speziell von den Ausgangsformen der *Perissodactylen*, den *Phenacodonten*, lassen sich die *Nashörner* und *Tapire* herleiten, vor allem aber die *Equiden*. Vierzehige Vorderfüße besaßen die *Hyracotherien* des Eocän (*Eohippus* und *Orohippus*, Fig. 584 1); dreizehig, zum Teil aber mit Rudimenten der fünften Zehe, waren die *Hyracotheriden* der Miocänsschichten

Fig. 584. Vorderfuß der Stammform des Pferdes, 1 *Orohippus* (Eocän), 2 *Meshippus* (unteres Miocän), 3 *Miohippus* (Miocän), 4 *Protohippus* (oberes Pliocän), 5 *Pliohippus* (Pleistocän), 6 *Equus*. II—V zweiter bis fünfter Finger (nach Wiedersheim).

Meshippus und *Miohippus* (2, 3) und das im Gebiß dem Pferde sehr nahe stehende *Meryhippus* des oberen Miocäns und das pliocäne *Protohippus* (4). Im Pleistocän begannen dann die einzeihigen Pferdearten, zunächst die noch mit großen Griffelbeinen ausgerüstete Gattung *Pliohippus*, dann die Repräsentanten der Gattung *Equus* selbst. Die früher als Vorläufer der Pferde gedeuteten Gattungen *Palaeotherium*, *Anchitherium* und *Hipparion* werden jetzt meist als Seitenzweige der Stammreihe angesehen. Auffallend ist, daß die Pferde in Amerika in historischer Zeit fehlten und erst durch die spanischen Eroberer wieder eingeführt wurden, obwohl der Hauptabschnitt ihrer Stammesgeschichte sich dort abgespielt hat. — Für die beiden Hauptgruppen der *Artiodactylen* wurde eine vermittelnde Ausgangsgruppe in den *Anoplotherien* (*Dichobune*) gefunden. — Große Abteilungen der *Ungulaten* sind ausgestorben, ohne sich in rezente Tierformen fortzusetzen, so die *Toxodonten* und *Amblypoden*, große, an Elefanten erinnernde schwerfällige Tiere.

X. Ordnung. Proboscidier.

Den Ungulaten lassen sich die ebenfalls mit herbivorem Gebiß und mit Hufen versehenen, der Clavicula entbehrenden *Elefanten* oder *Proboscidier* anreihen. Die Tiere sind charakterisiert durch die „Pachydermie“, durch die schwerfälligen, massiven, fünfzehigen Extremitäten und vor allem durch die zu einem langen Rüssel verlängerte, mit einem fingerartigen Fortsatz endende Nase, endlich durch die Bezahnung. Eckzähne fehlen vollkommen, dagegen sind die durch kleine bewurzelte Milchzähne vorbereiteten Schneidezähne zu gewaltigen, unbewurzelten und daher das ganze Leben hindurch fortwachsenden Stoßzähnen geworden. Bei den lebenden *Elefanten*-Arten findet sich ein Paar Stoßzähne im Zwischenkiefer; bei manchen Arten der ausgestorbenen Gattung *Mastodon*, desgleichen bei *Pulaeomastodon* war außerdem noch ein Paar kleiner Stoßzähne im Unterkiefer vorhanden. Bei den ebenfalls fossilen *Dinotherien* waren nur die Stoßzähne des Unterkiefers entwickelt. 2 Paar Schneidezähne im Unterkiefer, 3 Paar im Zwischenkiefer — davon eines stoßzahnähnlich vergrößert — fanden sich bei den ältesten *Proboscidiern*, den eocänen *Moeritherien*. Die Backzähne — bei *Mastodonten* und *Dinotherien* noch Höckerzähne mit normalem Zahnwechsel — sind bei den *Elefanten* aus vielen, durch Zement verbundenen Platten zusammengesetzt und unterliegen einem horizontalen Ersatz: von den 3 großen Molaren und 3 Prämolaren ist immer nur einer in voller Tätigkeit (Fig. 585 1); hat er sich abgenutzt, so wird er von dem nächst hinteren (2) allmählich ersetzt. Den *Elefanten* kommen ferner zu: ein Uterus bicornis, eine Gürtelplacenta ohne Decidua, 2 brustständige Milchdrüsen.

Fig. 585. Linker Unterkiefer von *Elephas indicus* mit aufgemeißelten Zahnalveolen, von innen gesehen. 1 funktionierender Zahn, 2 nachrückender nächster Zahn (nach Owen).

1. *Elephantiden*: *Elephas indicus* L., kleine Ohren; *E. africanus* Blum.; *E. primigenius* Blum., Mammut, behaart, diluvial, im Eis von Sibirien gefunden; *Mastodon giganteum* Cuv., pliocän und diluvial. 2. *Dinotheriden*: *Dinotherium giganteum* Kaup., Miocän. — Im Anschluß an die Proboscidier seien hier noch die sehr eigentümlich gebauten *Subungulaten* oder *Hyracoiden* (*Hyrax syriacus* Schreb., Klippschliefer (genannt, deren vier- resp. dreizehige Extremitäten huftierähnlich sind, deren Gebiß durch die wurzellosen und unbegrenzt weiterwachsenden Schneidezähne im Oberkiefer und den Mangel der Eckzähne mit dem Gebiß der Nager eine oberflächliche Ähnlichkeit hat.

XI. Ordnung. Cetomorphen, Walfiere, Wassersäugetiere.

Zwei im Bau erheblich unterschiedene, daher in keiner näheren Verwandtschaft stehende Gruppen der Säugetiere, die *Seekühe* und die *Walfische*, haben sich dem Aufenthalt im Wasser so vollkommen angepaßt, daß sie auf dem Land nur vorübergehend oder überhaupt nicht mehr zu leben vermögen. Dabei sind die Tiere so fischähnlich geworden, daß die *Walfische* von Laien vielfach noch jetzt, wie früher von den Fachzoologen, für echte Fische gehalten werden. Kopf und Rumpf sind gegeneinander kaum abgesetzt, da sich die Halsregion in-

folge von Verkürzung und oft auch Verschmelzung der Halswirbel äußerlich nicht mehr bemerkbar macht. Die hinteren Extremitäten und das Becken, mit Ausnahme kleiner Darmbeinrudimente, fehlen, weshalb auch Sacral- und Lumbalwirbel nicht mehr unterschieden sind. Die vorderen Extremitäten sind flossenförmig und dienen vorwiegend zum Steuern; zum Schwimmen dient die Schwanzflosse, welche horizontal gestellt und nur von fibrösem Gewebe gestützt ist und daher anatomisch mit der Schwanzflosse der Fische nicht verglichen werden darf. In der Haut sind die Drüsen und Haare bis auf geringe Reste oder vollkommen rückgebildet, dafür sind enorme subcutane Specklager vorhanden. Die Ohrmuscheln sind rückgebildet, die Hörknöchelchen massiv. Da die *Sirenen* wahrscheinlich mit den Urformen der *Proboscider* (*Moeritherien*) genetisch zusammenhängen, die *Cetaceen* sich dagegen wahrscheinlich von *Creodonten* aus entwickelt haben, ist die hervorgehobene Ähnlichkeit ausschließlich eine Folge konvergenter Züchtung.

I. Unterordnung. *Sirenen*, *Seekühe*. Die Sirenen bewohnen das flache Wasser des Meeres — seltener das Flußufer — und grasen hier die Tangwälder mit ihren gewaltigen, von Hornplatten bedeckten Kiefern ab. Borstige Haare finden sich noch im Umkreis des Mundes. Die Bezeichnung (bei dem fossilen *Prorostomus* noch $\frac{3}{2}1444$) kann ganz fehlen oder ist mangelhaft. Am häufigsten erhalten sich die schmelzfaltigen, an das Gebiß der *Ungulaten* erinnernden, bei *Manatus* in sehr großer Zahl auftretenden Backzähne; Schneidezähne und Eckzähne treten bei *Manatus* nur im Milchgebiß auf, sie schwinden frühzeitig, während beim männlichen *Dugong* sich ein Paar kräftiger, beim Weibchen rudimentärer Hauer im Zwischenkiefer entwickelt. Das Skelett ist schwer und massiv. Die Flossen haben öfters noch Nagelrudimente und stets ein bewegliches Ellenbogengelenk. Die Zweizahl der Milchdrüsen und ihre Lage an der Brust erklärt es, wie man die ungeschlachten Tiere für Mischwesen zwischen Mensch und Fisch halten können. *Manatus americanus* Desm. mit nur 6 Halswirbeln, *Halicore Dugong* Erxl., Männchen hat zwei große Stoßzähne im Zwischenkiefer. *Rhytina Stelleri* Retz., gänzlich zahnlos, in historischer Zeit ausgerottet.

II. Unterordnung. *Cetaceen*, *Walfische*. Die Fischähnlichkeit der meisten riesigen Tiere wird dadurch gesteigert, daß dieselben das freie Meer bewohnen — *Inia boliviensis* d'Orb und *Platanista gangetica* Cuv. die Flüsse — daß ihre von vielen nahezu gleichförmigen Knochenstücken gestützten Brustflossen nur noch im Schultergelenk bewegt werden können, und daß zur Schwanzflosse meist noch eine Rückenflosse tritt. Haare fehlen im ausgebildeten Zustand den *Denticeten* ganz, bei den *Mysticeten* finden sich am Kopf spärliche, leicht abbrechende Borsten. Embryonal ist die Behaarung etwas reicher, aber auch dann bei den *Denticeten* auf wenige Spürhaare beschränkt, welche bei *Narwal* und *Weißwal* fehlen. Für den Mangel der Haare bieten die dicken, subcutanen Fettschichten (Tran) einen Ersatz; sie erleichtern zugleich das spezifische Gewicht des Körpers ebenso wie die Fettmassen, welche die schwammigen leichten Knochen durchsetzen. Um den Tieren, während sie Nahrung aufnehmen, das Luftatmen zu ermöglichen, erhebt sich der Kehlkopf turmartig in den Rachen und legt sich, umschlossen vom muskulösen Gaumensegel, an die Choanen an, von denen die Nasengänge fast senkrecht zur paarigen (*Mysticete*) oder unpaaren (*Denticete*) durch Klappen verschließbaren äußeren Nasenöffnung aufsteigen. — Indem die wasserreiche, mit Gewalt herausgepreßte Atem-

luft beim Ausatmen („Blasen“) sich abkühlt, entsteht eine Fontäne feinsten Wasserteilchen, die früher für einen Wasserstrahl gehalten wurde. — Da die Riechschleimhaut, meist auch die Riechmuskeln rückgebildet, die Lobi olfactorii rudimentär sind, ist die Nase ausschließliches Atemorgan. — Die Augen sind klein, ihre Linsen wie bei den Fischen kugelig, Ohrmuskeln fehlen, die Milchdrüsen liegen dicht an der Geschlechtsöffnung. Die Zähne sind entweder in sehr großer Zahl vorhanden, gleichartig, kegelförmig und, da die zweite Dentition vollkommen rudimentär bleibt, monophyodont (Denticete), oder sie werden zwar angelegt, frühzeitig aber wieder resorbiert und durch die das Fischbein liefernden Barteln ersetzt (Mysticete). Die Barteln sind mächtige, bei großen Tieren bis zu 4 m lange Hornplatten (Fig. 586 *ba*), die, mehrere Hundert an der Zahl, hintereinander in einer linken und rechten Reihe vom Gaumen entspringen und bis zur dicken Zunge (*tu*) herunterreichen. Sie entsprechen den queren Gaumenfalten, wie sie auch sonst bei Säugetieren vorkommen. Am Innenrand ausgefranst, bilden sie eine Reuse zum Zurückhalten kleiner Meerestiere (*Clio borealis*, Pteropoden und *Cetochilus septentrionalis*, Copepoden). Der Schlund ist zu eng, als daß eine Ernährung durch größere Tiere möglich wäre.

Fig. 586. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Bartenwals (Schema nach Delage). *b* knorpeliges Septum narium mit Vomer, *i* hinteres Ende des Zwischenkiefers, *m* Oberkiefer, *u* Unterkiefer, *ba* Barteln, *tu* Zunge.

1. *Zeuglodonten*, tertiäre, ausgestorbene Tiere mit heterodonter Bezzahnung. 2. *Denticeten*, Zahnwale: *Delphinus delphis* L., Delphin, *Monodon monoceros* L., Narwal mit einem ca. 2 m langen Stoßzahn (Veranlassung zur Sage vom Einhorn), *Physeter macrocephalus* Lac., Pottwal, 20 m lang, liefert das Walrat, eine ölartige Masse, die besonders in einem Hohlraum oberhalb des Schädels lagert, ferner das Ambra, welches sich im Darm bildet. 3. *Mysticeten*, Bartenwale, wegen des Fischbeins und des Trans gejagt: *Balaena mysticetus*, 15 m lang, *Balaenoptera musculus*, 20 m, *B. Sibaldi* sogar über 25 m lang.

XII. Ordnung. Prosimien, Halbaffen.

Mit den echten Affen wurde von Linné eine kleine Gruppe auf Indien und die benachbarten Inselgruppen, Südafrika und vor allem Madagaskar beschränkter Tiere vereinigt, weil sie ihnen in der Körperform und der Gewandtheit des Kletterns gleichen, weil sie Greifhände und Greiffüße haben und im allgemeinen Plattnägeln an Zehen und Fingern tragen. Auch stehen die Augen wie beim Menschen nach vorn gewandt. Heutzutage werden die Tiere, wenn man auch nach wie vor an der Verwandtschaft mit Affen festhält, als Prosimien oder Lemuroiden in einer besonderen Ordnung vereint, und zwar mit Rücksicht auf ihre niedere Organisation, die sich in der geringen Entwicklung des Großhirns, dem Uterus bicornis und der Placenta diffusa (nur bei *Tarsius discoidalis*) ausspricht. Weitere Unterschiede

sind die abweichende und variable Beschaffenheit des Gebisses (*Chiromys* $\frac{1013}{1003}$, *Lemur* $\frac{2143}{2133}$) und das Vorkommen von Krallen, welche stets an der zweiten, häufig auch an der dritten Hinterzehe, bei *Chiromys* sogar an allen Fingern und Zehen, mit Ausnahme des Hallux, die Nägel ersetzen. Ein sehr auffälliges Gepräge erhalten die nachts auf Raub (Insekten, kleine Wirbeltiere) ausgehenden Tiere durch die besonders großen Augen (Fig. 587); Orbital- und Temporalhöhlen sind zwar durch einen Postorbitalring getrennt, hängen aber unterhalb desselben zusammen. Gewöhnlich findet sich ein Paar brustständiger Milchdrüsen, zu denen bei *Loris* und *Galago* ein Paar abdominaler oder inguinaler hinzutreten können. Letztere sind bei *Chiromys* allein vorhanden.

Fig. 587. *Stenops gracilis* (aus Brehm).

1. *Chiromyiden*, die langen Zehen beider Extremitätenpaare tragen, mit Ausnahme der Großzehe, sämtlich Krallen: *Chiromys madagascariensis* Desm., Fingertier. 2. *Tarsiden*, nur die zweite und dritte Hinterzehe mit Krallen; *Tarsius spectrum* Pall., macht von allen *Prosimien* eine Ausnahme, indem er eine sich ganz wie die menschliche Placenta entwickelnde Scheibenplacenta besitzt, sowie eine gut entwickelte Orbita; er ist in dieser Hinsicht affenähnlich. 3. *Lemuriden*, nur die zweite Hinterzehe trägt eine Kralle: *Lemur macaco* L., Maki; *Stenops gracilis* Geoff., Lori (Fig. 587).

Die altteriären *Pachylemuriden* stehen den ursprünglichen Säugetieren, daher auch den *Creodonten* und *Insectivoren* sehr nahe durch

die große Zahl der Zähne, besonders der Schneidezähne: *Pelycodus* $\frac{3143}{3143}$, *Adapis* $\frac{2143}{2143}$. Andererseits steht den echten Affen sehr nahe die Gattung *Nesopithecus*.

XIII. Ordnung. Primaten, Herrentiere.

Die höchst organisierten Säugetiere, die Affen und die Menschen, werden unter dem Namen *Primaten* oder *Herrentiere* in einer gemeinsamen Ordnung zusammengefaßt, weil zwischen beiden eine große Übereinstimmung in den systematisch wichtigen Merkmalen besteht. Wenn wir, wie sonst in der systematischen Zoologie, die verschiedenen Grade der Intelligenz unberücksichtigt lassen und allein die größere oder geringere anatomische Verwandtschaft als maßgebend betrachten, kommen wir sogar zu dem Resultat, daß die anthropoiden Affen dem Menschen näher stehen als den sehr primitiven Krallenaffen.

Den *Primaten* ist gemeinsam, daß die Zehen und Finger — mit Ausnahme der Krallenaffen — Plattnägeln tragen, daß die Augenhöhlen von der Schläfengrube durch eine knöcherne Scheidewand getrennt werden, daß das reich gewundene Großhirn die übrigen Hirnteile bedeckt (Fig. 563), daß nur ein Paar brustständiger Milchdrüsen vorkommt,

daß der Uterus einfach ist, die Placenta discoidal (beim *Menschen* und den *Anthropoiden* eine völlig gleich gebaute einfache Scheibe, bei den übrigen *Catarrhinen* eine größere dorsale und eine kleinere ventrale, bei *Platyrrhinen* bald eine Pl. duplex, bald eine Pl. simplex) und daß die Schleimhaut des Uterus als Decidua abgestoßen wird. Vor allem hat das Gebiß im wesentlichen denselben Bau. Bei den *Platyrrhinen* hat es die Formel $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$; daraus läßt sich durch Rückbildung eines Molaren das Gebiß der *Krallenaffen* $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{2}{2}$, durch Rückbildung eines Prämolaren das Gebiß der *Catarrhinen* und des *Menschen* $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$ ableiten. Doch besteht eine Tendenz zur Variabilität, welche darin zum Ausdruck kommt, daß beim *Menschen* und *Schimpanse* der dritte Molar (Weisheitszahn) in Rückbildung ist, während beim *Orang* oft ein vierter hinzutritt. Überall tragen die Backzähne

auf der Mahlfäche stumpfe Höcker (Bunodontie). — Bei der Charakteristik der Primaten hat schließlich die Beschaffenheit des Hand- und Fußskeletts eine wichtige Rolle gespielt. Wie bei den *Halbaffen* und den *Beuteltieren* können Daumen und große Zehe den übrigen Fingern und Zehen opponiert werden, wodurch es den Affen ermöglicht wird, Gegenstände zu umgreifen. Beim Menschen ist die

Opponierbarkeit der großen Zehe dagegen infolge des aufrechten Ganges selbst bei Kindern und wilden Völkern

schaften nur sehr mangelhaft erhalten. Daher rührt die selbst

jetzt noch vielfach bei-

behaltene Bezeichnung *Quadrumanen* für die Affen, *Bimanen* für die Menschen. Demgegenüber muß betont werden, daß die hintere Extremität der Affen nicht mit einer Hand, sondern mit einem Greiffuß endet. Im Greiffuß (Fig. 588B) finden wir dieselben Knochen wie im Fuß des Menschen, sogar in derselben Anordnung und in sehr ähnlicher Gestalt; auch herrscht im allgemeinen Übereinstimmung in der Anordnung der Muskulatur. Dagegen sind dieselben Unterschiede, welche wir zwischen Hand und Fuß des Menschen nachweisen können, zwischen Hand (A) und Greiffuß (B) der Affen vorhanden. Der Unterscheidung von *Quadrumanen* und *Bimanen* fehlt somit die anatomische Basis; sie stützt sich nur auf funktionelle Eigentümlichkeiten.

I. Unterordnung. *Platyrrhinen*, Affen der neuen Welt, beide Nasenlöcher durch eine breite Scheidewand getrennt, so daß sie nach

Fig. 588. Hand- (A) und Greiffuß (B) des *Gorilla*. I—V die 5 Finger und Zehen; ph die Phalangen, mc Metacarpen, mt Metatarsen. Carpus: tr Trapezium, td Trapezoid, c Capitulum, h Hamatum, s Scaphoid, l Lunatum, t Triquetrum, p Pisiforme. Tarsus: ta Talus, ca Calcaneus, ca' Calx desselben, n Naviculare, cu Cuboid, 1—3 die drei Cuneiformia.

außen schauen, Gebiß $\frac{2}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$, das Tympanum verlängert sich nicht in einen äußeren knöchernen Gehörgang, *Cebiden*, Rollaffen, mit langem, meist einrollbarem Greifschwanz: *Myetes niger* Geoff., Brüllaffe. *Cebus Capucinus* L. — Eine sehr abweichende Gruppe bilden die *Hapaliden* oder Kralleuaffen mit der Zahnformel $\frac{2}{1}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{2}{2}$, mit Krallen an allen Fingern und Zehen, nur die relativ kleine Großzehe mit Plattnagel; Daumen nicht opponierbar, *Hapale penicillata* Kuhl., Seidenäffchen.

II. Unterordnung. *Catarhinen*, Affen der alten Welt; schmales Septum internasale, so daß die Nasenöffnungen nach vorn und unten gewandt sind, häufig Gesäßschwielen und Backentaschen, Zähne $\frac{2}{1}\frac{1}{1}\frac{2}{2}\frac{3}{3}$; da die großen Eckzähne in die gegenüberstehende Zahnreihe eingreifen, entstehen mehr oder minder ansehnliche Lücken (Diastemma) in den Zahnreihen; das Tympanum ist wie beim Menschen zu einem knöchernen äußeren Gehörgang verlängert. 1. *Cynomorphen*, Tiere mit nackten Stellen am Gesäß (Gesäßschwielen), meist mit langem Schwanz und behaartem Gesicht, gewöhnlich nur mit 2 Sacralwirbeln. *Cynocephalus hamadryas* L., Pavian, *Cercopithecus sabaeus* Cuv., Meerkatze, *Inuus ecaudatus* Geoffr., der einzige in Europa (Gibraltar) vorkommende Affe, mit kurzem Stummelschwanz. — 2. *Anthropoiden*, menschenähnliche Affen, meist ohne Gesäßschwielen, mit unbehaartem Gesicht, unbehaarten Fingern und Zehen, ohne Schwanz, 5 (bei Gibbon nur 3) Wirbel zum Os sacrum verschmolzen. *Simia satyrus* L., Orang Utang, *Troglodytes niger* Geoffr., Schimpanse, *Gorilla engena* Geoffr., Gorilla. *Hylobates syndactylus* Desm., Gibbon.

III. Unterordnung. *Anthropinen*, Menschen. Rückbildung der Behaarung an den meisten Körperstellen, aufrechter Gang und infolgedessen starke Entwicklung der hinteren Extremität, besonders ihrer Muskulatur, geringere Beweglichkeit und Kürze der Großzehe (kein Greiffuß) und der übrigen Zehen, Entwicklung einer artikulierten Sprache, hohe Intelligenz, starke Ausbildung des Großhirns und demgemäß Vergrößerung des Hirnschädels auf Kosten des Gesichtsschädels sind die hervorstechendsten Merkmale des Menschengeschlechts. Das Gebiß ist dasselbe wie bei den Catarhinen, nur daß die Eckzähne kleiner und daher die Zahnreihen nicht unterbrochen sind (kein Diastemma). Ein seit langem sich hinziehender Streit ist es, ob die Menschen als eine Art (*Homo sapiens* L.) mit vielen Rassen aufgefaßt oder in mehrere Arten abgeteilt werden müssen. Die bei Kreuzungen der Menschenrassen vorhandene Fruchtbarkeit spricht für die erste, die tatsächlich vorhandenen Unterschiede und die Konstanz derselben für die zweite Auffassung. Die Erörterung dieser Frage, welche durch die Deszendenztheorie wesentlich an Bedeutung verloren hat, und die Aufstellung bestimmter Menschenrassen, resp. Arten bildet den Gegenstand einer besonderen Wissenschaft, der Anthropologie.

Da die Lebensweise auf Bäumen ungünstige Bedingungen für die Erhaltung in Versteinerungen bietet, ist die paläontologische Ausbeute an *Primates* bisher eine wenig ergiebige gewesen. Am meisten Aufsehen hat ein Fund im Pleistocän von Java gemacht. Es handelt sich um ein Schädeldach, einen Femur und 2 Backzähne, die in einiger Entfernung voneinander in einer Weise gefunden wurden, welche ihre Zusammengehörigkeit in hohem Maß wahrscheinlich macht. Die Stücke wurden auf ein Bindeglied zwischen Menschen und Affen bezogen: *Pithecanthropus erectus* Dubois, von anderer Seite als Reste echter Affen, von dritter Seite als Reste echter Menschen gedeutet. Am meisten hat die Ansicht für sich, daß die Skelettstücke einem anthropoiden Affen angehörten, der eine ganz außergewöhnliche Körpergröße und ganz enorme

Schädelkapazität (ca. 850 ccm) und dementsprechend ein relativ sehr großes Hirn besessen hatte. Die Beschaffenheit des Femur spricht für aufrechten Gang. In Bezug auf Menschenähnlichkeit würde demnach keiner der jetzt lebenden Anthropoiden dem *Pithecanthropus* gleichkommen. Nicht minder interessant als der *Pithecanthropus* sind zahlreiche zumeist in Höhlen Europas gefundene diluviale Menschenreste, vor allem Schädel und Schädelteile, welche von dem Habitus der lebenden Europäer so sehr abweichen, daß man den ersten derartigen Schädel, den „Neandertaler“ für pathologisch (mikrocephal) erklärte. Als die Zahl der gleichartigen Funde sich mehrte (Schädel von Spy, Krapina, La Naulette, Le Moustier, der schon früher entdeckte Gibraltarschädel etc., die Unterkiefer von Schipka, Heidelberg u. a.) wurden die vornehmlich aus altdiluvialer Zeit stammenden Funde für Repräsentanten einer besonderen Art, des vom *H. sapiens* spezifisch verschiedenen *H. primigenius* erklärt, eine Ansicht, welcher daraus Schwierigkeiten erwachsen, daß sich auch jetzt noch unter den niederen Menschenrassen Anklänge an die diluvialen Funde ergeben. Besonders ist die Ähnlichkeit der Australneger eine sehr große. Immerhin muß daran festgehalten werden, daß die Menschen der Diluvialzeit eine sehr niedere Entwicklungsstufe einnahmen. Diese drückte sich aus in der schlechten Wölbung der Stirne, der starken Entwicklung des Gesichtsschädels, besonders der massiven Gestalt des Unterkiefers, dem noch das Kinn fehlte.

Zusammenfassung der Resultate über Wirbeltiere.

1. Die **Wirbeltiere** sind gegliederte Tiere ohne Ringelung des Körpers, aber mit metamerer Anordnung der inneren Organe (Myotome, Neurotome, Sclerotome).

2. Ein cuticulares Hautskelett fehlt, dagegen können Verhornungen des Epithels oder Verknöcherungen der Lederhaut (Schuppen der Fische etc.) vorhanden sein.

3. Stets ist ein **Achsenskelett** vorhanden, bestehend entweder nur aus Chorda dorsalis oder aus Schädel und Wirbelsäule, welche die Chorda mehr oder minder vollständig verdrängen.

4. Es finden sich zweierlei, von axialen Skelettbildungen gestützte Extremitäten, die nur bei Fischen und Amphibien vorkommenden unpaaren und die nahezu allgemein verbreiteten paarigen (vordere und hintere) Extremitäten.

5. Das **Nervensystem** (Hirn- und Rückenmark) hat Röhrenform und eine rein dorsale Lage.

6. Von den Sinnesorganen sind Auge und Ohr besonders hoch entwickelt.

7. Die **Atmungsorgane** entstehen im Anschluß an den Vorderdarm, die Kiemen in den vom Pharynx nach außen führenden Kiemenpalten, die Lungen als Ausstülpungen am hinteren Pharynxende.

8. Das **Herz**, bestehend aus Kammer und Vorkammer, liegt ventral eingeschlossen in den Herzbeutel, enthält bei allen kiemenatmenden Wirbeltieren venöses Blut, teilt sich aber beim Auftreten der Lungenatmung in eine linke arterielle und rechte venöse Hälfte. Das Blutgefäßsystem ist geschlossen.

9. Die Geschlechtsorgane sind mit wenigen Ausnahmen gonochoristisch; ihre Produkte benutzen meist einen Teil des Nierensystems, um nach außen zu gelangen (Urogenitalsystem).

10. Die Fortpflanzung ist streng geschlechtlich.

11. Die niedrigsten Wirbeltiere, die **Acranier** (*Amphioxus*), haben keinen Schädel, keine Wirbelsäule, kein Herz, kein Gehörorgan und nur Rudimente von Hirn und Auge, dagegen Chorda, Rückenmark, kontraktile Blutgefäße; sie atmen durch Kiemen.

12. Bei den **Cyclostomen** findet sich ein primitiver Schädel, dagegen keine Wirbelsäule, keine paarigen Flossen, keine echten Schuppen und Zähne, ein aus Großhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Kleinhirn und Medulla oblongata bestehendes Hirn mit Augen und Gehörorganen, ein venöses Herz mit Kammer und Vorkammer, beutelförmige Kiemen, eine unpaare Nase.

13. Die echten **Fische** unterscheiden sich von den Cyclostomen durch die Wirbelsäule (meist amphicöle Wirbel), durch die neben den unpaaren Extremitäten vorkommenden paarigen Brust- und Bauchflossen, die Beschuppung der Haut und die paarige Nase; sie atmen ebenfalls durch Kiemen und haben ein aus Kammer und Vorkammer bestehendes venöses Herz.

14. Die Fische werden in Selachier, Ganoiden, Teleostier, Dipneusten eingeteilt.

15. Die **Selachier** haben ein knorpeliges Skelett, meist eine heterocerke Schwanzflosse, Placoidschuppen der Haut, bedeckte Kiemen, den Conus arteriosus des Herzens, Spiralklappe des Darms, keine Schwimmblase.

16. Sie zerfallen in *Squali* (Haie), *Rajae* (Rochen) und *Holocephalen* (Meerkatzen).

17. Die **Teleostier** haben ein knöchernes Skelett, meist eine homocerke Schwanzflosse, meist Cycloid- oder Ctenoidschuppen, Kammkiemen mit Kiemendeckel, den Bulbus arteriosus, meist Appendices pyloricae und Schwimmblase, keine Spiralklappe.

18. Sie werden eingeteilt in *Physostomen*, *Anacanthinen*, *Acanthopteren*, *Pharyngognathen*, *Plectognathen*, *Lophobranchier*.

19. Die **Ganoiden** bilden eine Übergangsgruppe: sie gleichen den Selachiern in der Anwesenheit des Conus arteriosus und der Spiralklappe des Darmes, den Teleostiern vermöge der Kammkiemen, des Kiemendeckels, der Schwimmblase und der Appendices pyloricae. Sie haben meist Fulcren und Ganoidschuppen.

20. Die Ganoiden zerfallen in *Chondrostei* mit knorpeligem Skelett und *Euganoides* mit meist knöchernem Skelett.

21. Die **Dipneusten** sind Kiemenatmer, bei denen die Schwimmblase zeitweilig als Lunge in Funktion tritt; Herz mit beginnender Zweiteilung, Nase mit Choane.

22. Die **Amphibien** haben im Gegensatz zu den Fischen anstatt Flossen pentadactyle Extremitäten, im Gegensatz zu den Reptilien am Schädel einen doppelten Condylus occipitalis; sie besitzen büschelförmige Hautkiemen und Lungen entweder dauernd nebeneinander oder zeitlich derart verteilt, daß die jungen Tiere (Larven) durch Kiemen, die ausgebildeten durch Lungen atmen

(Metamorphose!). Das Herz besteht aus einer Kammer und zwei Vorkammern.

23. Die Amphibien werden eingeteilt in Urodelen, Anuren (Batrachier) und Gymnophionen; dazu kommen die fossilen Stegocephalen (Labyrinthodonten).

24. Die **Urodelen** haben viele Wirbel und daher auch einen wohlentwickelten Schwanzabschnitt; entweder behalten sie dauernd die Kiemen (*Perennibranchiaten*) oder wenigstens eine Kiemenspalte (*Derotremen*) oder sie verlieren den Kiemenapparat im Laufe der Entwicklung vollkommen (*Salamandrinen*); die Metamorphose ist wenig ausgeprägt.

25. Die **Anuren** haben wenige Wirbel, daher keinen Schwanz, nie Kiemenreste im ausgebildeten Zustand, eine ausgeprägte Metamorphose (die Kaulquappen sind anfangs mit äußeren, später mit inneren Kiemen und mit Ruderschwanz ausgerüstet, aber anfangs ohne Lunge und ohne Extremitäten).

26. Die **Gymnophionen** haben die Extremitäten verloren und sind blind.

27. Acranier, Cyclostomen, Fische und Amphibien werden als **Anamnioten** zusammengefaßt, weil ihre Embryonen kein Amnion und keine Allantois haben; sie sind poikilotherm (Kaltblüter).

28. **Amnioten** heißen die Reptilien, Vögel und Säugetiere wegen ihrer Embryonalorgane: Amnion und Allantois; sie besitzen nie mehr Kiemenatmung und haben stets als Grundform die pentadactyle Extremität.

29. Die **Reptilien** sind noch poikilotherm, haben ein stark verknochertes Skelett mit unpaarem Condylus occipitalis und mit einem Os transversum am Schädel, eine stark verhornte Haut; das Herz hat eine doppelte Vorkammer und eine meist unvollkommen zweigeteilte Kammer.

30. Die recenten Reptilien werden eingeteilt in die Lepidosaurier oder Plagiotremen, mit den Ordnungen: Rhynchocephaliden, Saurier und Ophidier, und in die Hydrosaurier, mit den Ordnungen: Chelonier und Crocodilier; fossile Formen sind 1. Pythonomorphen, 2. Pterosaurier, 3. Ichthyosaurier, 4. Plesiosaurier, 5. Dinosaurier, 6. Theromorphen.

31. Die **Lepidosaurier** haben ein durch Häutung sich erneuerndes Kleid von Hornschuppen, eine quere Kloakenspalte und hinter derselben paarige Begattungsorgane.

32. Die **Saurier** mit den Untergruppen: *Ascalaboten*, *Crassilinguien*, *Brevilinguien*, *Fissilinguien*, *Vermilinguien*, *Annulaten* haben meist bewegliche Augenlider, ein Trommelfell, vier Extremitäten oder Reste derselben, vor allem fast stets ein Sternum. Die Mundspalte ist nicht dehnbar. Von den Sauriern unterscheiden sich die **Rhynchocephalen** vorwiegend durch ihr feststehendes Quadratum.

33. Die **Ophidier** mit den Ordnungen: *Angiostomen*, *Peropoden*, *Colubriformien*, *Solenoglyphen* haben keine Extremitäten, niemals ein Sternum, kein Trommelfell, Augenlider zu einer Art Cornea verschmolzen, fast stets eine dehnbare Mundspalte, häufig Giftzähne.

34. Die **Hydrosaurier** haben einen Knochen- und Hornpanzer der Haut, ein feststehendes Quadratum und meist einen harten Gaumen: die Kloake ist eine Längsspalte mit unpaarem Penis am vorderen Ende.

35. Die **Chelonier** sind von gedrungenem Körperbau, haben eine aus Knochen und Schildpatt bestehende Skelettkapsel (Plastron + Carapax), keine Zähne, dafür Hornscheiden an den Kiefern (kein Os transversum).

36. Die **Crocodilier** sind langgestreckt, mit langem Ruderschwanz und kegelförmigen, in besonderen Alveolen steckenden Zähnen.

37. Die **Vögel** sind den Reptilien sehr nahe verwandt (Sauropsiden) und teilen mit ihnen den unpaaren Condylus occipitalis; sie unterscheiden sich von ihnen durch die Befiederung der Haut und die vollkommene Sonderung des Herzens in eine linke und rechte Hälfte.

38. Weitere Merkmale der Vögel sind: Homoiothermie (Warmblüter), Pneumaticität der Knochen, Verwachsung der Handknochen, Bildung von Tibiotarsus und Tarsometatarsus (Intertarsalgelenk).

39. Die Vögel werden eingeteilt in Cursores, welche keine Furcula (verwachsene Schlüsselbeine) und keine Carina haben, und in Carinaten meist mit Furcula und Carina.

40. Zu den **Cursores** gehören die *Strauße*, *Kasuar*, *Kiwis* etc., zu den **Carinaten** die *Gallinaceae*, *Columbinae*, *Natatores*, *Grallatores*, *Scansores*, *Passeres*, *Raptatores*.

41. Die **Säugetiere** haben einen doppelten Condylus occipitalis, eine behaarte Haut und Milchdrüsen, die beim Weibchen zum Säugen dienen.

42. Weitere Merkmale der Säugetiere sind die Homoiothermie, die vollkommene Scheidung des Herzens in eine linke und rechte Hälfte, die Umbildung von Teilen des Visceralskeletts zu Hörknöchelchen (Quadratum = Amboß, Articulare = Hammer, Hyomandibulare = Stapes), hohe Entwicklung der Bezahnung (Beurzelung, meist heterodonte und diphyodonte Beschaffenheit).

43. Die Säugetiere werden eingeteilt in Monotremen, Marsupialier und Placentalier.

44. Die **Monotremen** (*Echidna*, *Ornithorhynchus*) sind eierlegende Säugetiere mit persistenter Kloake, völliger Trennung der Müllerschen Gänge beim Weibchen; sie besitzen ein Coracoid und ein Episternum.

45. Die **Marsupialier** sind lebendig gebärend, doch werden die Embryonen infolge unvollkommener Ernährung (gar keine oder keine echte Placenta) früh geboren und meist in einem Marsupium getragen.

46. Im Skelett ist außer den Ossa marsupialia der Winkel des Unterkiefers charakteristisch. Uterus und Scheide sind doppelt: Didelphier.

47. Die **Placentalier** erzeugen gut ausgetragene Junge, die im Uterus mittelst der Placenta ernährt werden; sie haben kein Marsupium und keine Ossa marsupialia. Die Vagina ist unpaar (Monodelphier), der Uterus paarig oder unpaar.

48. Eine rückgebildete Bezahnung (fehlendes oder monophyodontes Gebiß) haben die Krallen tragenden *Edentaten* und die mit Flossen ausgerüsteten *Cetomorphen* (*Sirenen* + *denticete* und *mysticete Cetaceen*).

49. Vorwiegend herbivor sind die huftragenden großen *Ungulaten* (*Perissodactylen* und *Artiodactylen*) und *Proboscider*, die krallentragenden, meist kleinen *Rodentien*.

50. Teils herbivor, teils insectivor sind die mit Flughäuten (Pterogium) ausgerüsteten *Chiropteren*.

51. Vorwiegend fleischfressend sind die kleinen *Insectivoren* (mit kleinem Eckzahn) und *Carnivoren* (mit starkem Eckzahn und starkem Reißzahn); letztere werden eingeteilt in die landbewohnenden *Fissipedier* und die wasserbewohnenden, Flossen tragenden *Pinnipedier*.

52. Ein mehr oder minder indifferentes Gebiß haben die vorwiegend oder ganz mit Nägeln anstatt Krallen und mit Greifhänden, meist auch Greiffüßen versehenen *Prosimien* und *Primaten*; erstere sind niedrig, diese sehr hoch organisiert.

53. Nach der Stellung der Nasenlöcher, der Ausbildung des Schwanzes und der Behaarung, ferner nach der Beschaffenheit des Gebisses und des Fußes werden die Primaten eingeteilt in Affen der neuen Welt (*Platyrrhinen*), Affen der alten Welt (*Catarrhinen*) und Menschen (*Anthropinen*).

Umfangreichere und zum Nachschlagen und näheren Literatur-Nachweis geeignete sowie historisch bedeutsame Werke.

Erklärung der im Literaturverzeichnis benutzten Abkürzungen.

Abh. Senck. G. Abhandlungen der Senckenberg. naturf. Gesellsch.	B. Z. Biologisches Zentralblatt.
Ann. Sc. Nat. Annales des Sciences Naturelles. Zool.	Jen. Z. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften.
Ar. Bi. Archive de Biologie.	Mor. Ja. Morphologisches Jahrbuch.
Ar. Entw. M. Archiv f. Entwicklungsmechanik.	Qu. J. Mic. Sc. Quarterly Journal of Microscopical Science.
Ar. An. u. Ph. Archiv f. Anatomie und Physiologie.	Sb. Mor. u. Phys. Sitzungsberichte der Gesellschaft f. Morphologie und Physiologie in München.
Ar. mik. An. Archiv f. mikroskopische Anatomie.	Verh. D. Z. G. Verhandlungen d. Deutschen Zoologischen Gesellschaft.
Ar. f. Pr. Archiv f. Protistenkunde.	Zo. An. Zoologischer Anzeiger.
Ar. f. Zf. Archiv f. Zellforschung.	Zo. Ja. Zoologisches Jahrbuch.
Ar. Zo. Ex. e. Gén. Archive de Zoologie Expérimentale et Générale.	Zo. Zen. Zoologisches Zentralblatt.
	Z. w. Z. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie.

Systematik. Linné, Carl v., *Systema Naturae*. Regnum animale. Editio decima 1758. Neu herausgegeben Leipzig 1894. — Cuvier, G., Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne animal. Ann. du Musée d'hist. nat., Bd. 19, 1812. — Cuvier, G., Le règne animal distribué d'après son organisation etc. 1816. Neuausgabe seiner Schüler 1849, 11 Bde. Text, 11 Bde. Atlas. Unvergleichliches Tafelwerk. — Das Tierreich. Eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der recenten Tierformen, begründet von der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, im Auftrage der preussischen Akademie herausgegeben von F. E. Schulze (vgl. die einzelnen Gruppen). — Catalogue of the British Museum. — Leunis-Ludwig, Synopsis der Tierkunde, Bd. 1, 2; 3. Aufl. Hannover 1883. — Brauer, A., Die Süßwasserfauna Deutschlands. Bisher erschienen: Jagerskiöld, v. Linstow, Hartmeyer: Nematodes, Gordiidae und Mermithidae; Michaelsen und Johannsen, Oligochaeta und Hirudinea; v. Douve, Neresheimer, Vavra, Keilhack, Copepoda, Ostracoda, Malacostraca; Keilhack, Phyllopoda; Dahl, Koenike u. Brauer, Araneae, Acarina, Tardigrada; Ulmer, Trichoptera; Ris, Odonata; Heymons u. Kuhlitz, Collembola, Neuroptera, Hymenoptera, Rhynchota; Reiter, Coleoptera; Thiele, Hartmeyer, L. v. Graff, Böhmig, Weltner, Brauer, Mollusca, Nemertini, Bryozoa, Turbellaria, Spongillidae, Hydrozoa; Matschie, Reichenow, Tornier, Pappenheim, Mammalia, Aves, Reptilia, Amphibia, Pisces.

Vergleichende Anatomien. Cuvier, G., *Leçons d'anatomie comparée*, 5 Bde. Paris 1799—1805. Deutsch mit Anmerkungen von H. Froriep und J. F. Meckel, Leipzig 1809—1810. 2. franz. Aufl. Paris 1835—1846. — Meckel, J. F., *System der vergleichenden Anatomie*, 6 Bde. (unvollendet). Halle 1821—1833. — Milne Edwards, H., *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et*

- des animaux, 14 Bde. Paris 1857—1880. — Owen, R., *Anatomy of Vertebrates*, 3 Bde. London 1866—1868. — Lang, A., *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere*. I. Protozoen, Cölenteraten, Würmer; II. Arthropoden. Jena 1888; III. Mollusken; IV. Echinodermen und Enteropneusten. Jena 1894. 2. Aufl. Protozoen 1901. Mollusken 1900. — Gegenbaur, C., *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, 2 Bde. Leipzig 1898. — Wiedersheim, R., *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, 7. Aufl. Jena 1909.
- Hand- und Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte.** Korschelt, E., und Heider, K., *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere*, 4 Bde. Jena 1893—1909. — *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. Herausgegeben von Oscar Hertwig, 3 Bde. Jena 1901. — Hertwig, O., *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere*, 8. Aufl. Jena 1906. — Ziegler, E. H., *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere*. Jena 1902. — Duval, Mathias, *Atlas d'Embryologie*, 40 Tafeln. Paris 1889. — Maas, Otto, *Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte*. Wiesbaden 1903. — Bezüglich der Literatur über Entwicklungsphysiologie vgl. Driesch in *Meckel-Bonnet*, *Ergebnisse Anat. und Entwicklungsgeschichte*. — Morgan, Th. H., *Regeneration*, aus dem Englischen übersetzt von M. Moszkowski. Leipzig 1907. — Przibram, H., *Experimental-Zoologie*. Bd. 1: *Embryogenese*, 1907; Bd. 2: *Regeneration*, 1909. — Keibel, F., *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere*. Erschienen: Keibel, Schwein 1897, Ders., Huhn 1900; Semon, *Ceratodus* 1901; Peter, *Eidechse* 1904; Minot; *Kaninchen* 1905; Sukurai, *Reh* 1906; Hubrecht, *Tarsius* und *Nycticebus* 1907; Keibel, *Mensch* 1908; Grosser, *Kiebitz* 1909.
- Zoologien.** Bronn, *Klassen und Ordnungen des Tierreiches*. Umfangreiches, unsere Kenntnisse vom Bau und der Entwicklung zusammenfassendes Werk, im Erscheinen begriffen, die einzelnen Bände sind bei den jedesmaligen Gruppen aufgeführt und durch den Zusatz (Bronn) gekennzeichnet. — Ray Lankester, E., *A Treatise on Zoology*. I. Lister, Minchin, Hickson: *Protozoa*; II. Minchin, Fowler, Bourne: *Porifera and Coelentera*; III. Bather: *Echinoderma*; IV. Benham: *Platyhelminia, Mesozoa and Nemertini*. London 1900. V. Pelseneer, P., *Mollusca*, 1906; VII. Calman, W. T., *Crustacea*; IX. Goodrich, E. S., *Cyclostomes and Fishes*, 1909. — Sedgwick, A., *A students textbook of Zoology*. Bd. 1: *Protozoa-Chaetognatha*, 1898; Bd. 2: *Amphioxus and Vertebrata*, 1905; Bd. 3: *Tunicata, Enteropneusta, Echinodermata, Arthropoda*, 1909. *The Cambridge Natural History*, Cambridge. (Unter den einz. Abteil. aufgeführt.) — Delage, Y. et Hérouard, E., *Traité de zoologie concrète*. Bisher erschienen: I. *La cellule et les protozoaires*, 1896; II. *Spongiaires et Coelentérés*, 1899; III. *Echinodermes*, 1903; V. *Vermeidiens*, 1897; VII. *Prochordata*, 1898. — Ziegler, H. E., *Zoologisches Wörterbuch, Erklärung der zoologischen Fachausdrücke*. Jena 1907—1909.
- Parasiten.** Linstow, O. v., *Kompendium der Helminthologie*. Hannover 1878 u. 1889. (Aufzählung der beschriebenen Parasiten und ihrer Wirte.) — Leuckart, R. u. Brandes, *Die Parasiten des Menschen*, 2. Aufl., Bd. 1, *Protozoen, Plathelminthen, Hirudineen*. Leipzig 1879—1901. — Braun, „*Die tierischen Parasiten des Menschen*. Ein Handbuch für Studierende und Ärzte, 4. Aufl., 1908. — Braun, M. und Lühse, M., *Leitfaden zur Untersuchung der tierischen Parasiten*. Würzburg 1909. — Mense, *Handbuch der Tropenkrankheiten*. Bd. 1: *Loos, Von Würmern und Arthropoden hervorgerufene Erkrankungen*, 1905. Bd. 3: 1. *Ruge, Amöbenruhr*; 2. *Mac Callum, Tropische Leberkrankheiten*; 3. *Lühse, Die im Blut schmarotzenden Protozoen und ihre nächsten Verwandten*; 4. *Ziemann, Malaria*. — Doflein, F., *Lehrbuch der Protozoenkunde*, 2. Aufl. Jena 1909. — Hofer, B., *Handbuch der Fischkrankheiten*. München 1904. — Wasieleski, Th. v., *Studien und Mikrophotogramme zur Kenntnis der pathogenen Protozoen*. Leipzig, I 1904, II 1908.
- Paläontologie.** Zittel, K. v., *Handbuch der Paläontologie*, 5 Bde. München und Leipzig 1876—1893. — Ders., *Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie)*. München und Leipzig 1895. 2. Aufl. 1. *Invertebrata*, 1903. — Steinmann, *Einführung in die Paläontologie*, 2. Aufl., 1907. — Steinmann, G., u. Döderlein, L., *Elemente der Paläontologie*, 2. Aufl. Leipzig 1904. — Stromer v. Reichenbach, E., *Lehrbuch der Paläozoologie*. I. *Wirbellose Tiere*. Leipzig und Berlin 1909.
- Auleitung zu praktischen Arbeiten.** Kükenthal, W., *Leitfaden für das zoologische Praktikum*, 4. Aufl. Jena 1907. — Hatschek, B., u. Cori, C., *Elementarkurs der Zootomie in 15 Vorlesungen*. Jena 1896. — Vogt u. Yung, *Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie*, 2 Bde. Braunschweig 1888—1894.

Deszendenztheorie, Variations- und Vererbungslehre. Lamark, Philosophie zoologique, 2 Bde. Paris 1809. Deutsche Übersetzung von Arnold Lang. Jena 1876. — Darwin, Ch., On the origin of the species by means of natural selection. London 1859. Übersetzt von V. Carus, 7. Aufl., 1884. — Ders., Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Übersetzt von V. Carus, 2 Bde. — Ders., Über den Ursprung des Menschen. 2 Bde. 1871. — Wallace, A. R., Beiträge zur natürlichen Zuchtwahl. Autorisierte deutsche Ausgabe von A. B. Meyer. Erlangen 1870. — Ders., Der Darwinismus. Übersetzt von Brauns. Braunschweig 1891. — Müller, Fr., Für Darwin. Leipzig 1864. — Haeckel, E., Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde. Berlin 1866. In abgekürzter Form neu abgedruckt 1905. — Ders., Anthropogenie, 2 Bde., 5. Aufl. Leipzig 1903. — Ders., Natürliche Schöpfungsgeschichte, 2 Teile, 10. Aufl. Berlin 1902. — Ders., Systematische Phylogenie. I. Protisten und Pflanzen, II. Wirbellose Tiere, III. Wirbeltiere. Berlin 1894—1896. — Seward, A. C., Darwin and modern science. Essays in Commemoration of the birth of Charles Darwin. Cambridge 1909. — Wagner, Moritz, Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig 1868. — Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig 1884. — De Vries, H., Die Mutationstheorie, 2 Bde. Leipzig 1901. — Weismann, A., Studien zur Deszendenztheorie. 1. Saisondimorphismus der Schmetterlinge. 2. Über die letzten Ursachen der Transmutation. Leipzig 1875—1876. — Ders., Vorträge über Deszendenztheorie, 2. Aufl. Jena 1904. — Plate, L., Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung, 3. Aufl. Leipzig 1908. — Pauly, A., Darwinismus und Lamarckismus. München 1905. — Lotsy, J. P., Vorlesungen über Deszendenztheorien, mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. I. Jena 1906. II. 1908. — Poulton, E. B., Essays on Evolution. Oxford 1908. — Roux, W., Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881. — Bateson, W., Materials for the study of Variation. London 1894. — Depéret, Ch., Die Umbildung der Tierwelt. Eine Einführung in die Entwicklungsgeschichte auf paläontologischer Grundlage. Aus dem Französischen von R. M. Wegner. Stuttgart 1909. — Weismann, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892. — Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden. Verhandlungsschriften des naturf. Vereins Brünn, Bd. 4, 1865. — Weitere Darstellungen der Mendelschen Lehre in: Correns, C., Über Vererbungsgesetze. Berlin 1906. — Heider, K., Vererbung und Chromosomen. Jena 1906. — Bateson, W., Mendel's Principles of heredity. Cambridge 1909. — Lang, A., Über die Bastarde von *Helix hortensis* und *Helix nemoralis*. Jena 1908. — Ders., Über Vererbungsversuche. Verh. D. Z. G., 1909. — Johannsen, W., Elemente der exakten Erbkritiktheorie. Jena 1909. — Tower, W. L., An investigation of Evolution in Chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. Washington 1906. — Vergl. ferner die Arbeiten von Castle und Davenport in den Publications Carnegie Institution, von Cuenot in Ar. Zo. Ex. e Gén., Kammerer in Ar. Entw. M., Standfuss und E. Fischer. Morgan, Th. H., Experimentelle Zoologie, übersetzt von H. Rhumbler. Leipzig und Berlin 1909.

Zellen- und Befruchtungslehre. Schleiden, M., Beiträge zur Phytogenesis. Müllers Archiv, 1838. — Schwann, Th., Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin 1839. — Schultze, Max, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzelle, 1863. — Ders., Über Muskelkörperchen und was man eine Zelle zu nennen hat. Ar. An. u. Ph., 1861. — Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882. — Bütschli, O., Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. — Boveri, Th., über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904. — Hertwig, R., Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sb. Mor. u. Phys., Bd. 18, 1902. — Ders., Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium* Eichhorni. Nebst Bemerkungen zur Ätiologie der Geschwülste. Festschrift für Ernst Häckel. Jena 1904. — Ders., Über neue Probleme der Zellenlehre. Ar. f. Zf., Bd. 1. — Popoff, M., Experimentelle Zellenstudien. Ebenda Bd. 1 u. 3. — Goldschmidt, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zo. Ja., Bd. 21. Jena 1904. — Balbiani, Recherches expérimentales sur la mérotonie des Infusoires ciliés. Prém. part. Recueil. Zool. Suisse, 1879. — Hofer, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jen. Z., Bd. 24, 1889. — Rhumbler, Allgemeine Zellmechanik. Merkel-Bonnets Ergebnisse, Bd. 8, 1898, 1899. — Hertwig, O. u. R., Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie der Zelle. Jena 1884—1887. — Boveri, Th., Zellenstudien, Heft 1—6. Jena 1887—1907. — Wilson, E., Studies on chromosomes,

- 1—4. J. Exper. Zool., Bd. 1, 3, 6. — Bütschli, O., Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zellteilung und Konjugation der Infusorien. Abh. Senck. G., Bd. 10. Frankfurt a. M. 1876. — Hertwig, O., Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Mor. Ja., 1875—1878. — Ders., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Ar. mik. An., Bd. 36, 1890. — van Beneden, E., Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Ar. Bi., Bd. 4, 1883. — Boveri, Th., Befruchtung. Merkel-Bonnets Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 1, 1892. — Ders., Das Problem der Befruchtung. Jena 1902. — Ders., Über die Befruchtung und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeler. Ar. Entw. M., Bd. 2, 1895. — Herbst, C., Vererbungsstudien, I—VI. Ar. Ent. M., Bd. 21, 22, 24, 27. — Delage, Y., Études sur la mérogonie. Ar. Zo. Ex. et Gén., Ser. 3, Bd. 7, 1899. — Hertwig, R., Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschr. f. Gegenbaur. Leipzig 1896. — Loeb, J., On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the sea-urchin. Am. Journ. of Phys., Bd. 3 und 4. — Ders., Untersuchungen über künstliche Parthenogenese. Deutsche Ausgabe, herausg. von E. Schwalbe. Leipzig 1906. — Ders., Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. Berlin 1909. — Wilson, The cell in development and inheritance, 2. edition, 1900. — Gurwitsch, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904. — Hertwig, O., Allgemeine Biologie. 3. Aufl. Jena 1909. — Heidenhain, M., Plasma und Zelle. Jena 1907. — Häcker, V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.
- Allgemeine Entwicklungsgeschichte.** Wolff, C. F., Theoria generacionis 1759. — Baer, K. E. v., Über die Entwicklungsgeschichte der Tiere (Beobachtung und Reflexion). Königsberg 1828—1837. — Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere, 1855. — Kowalevsky, A., Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoire. Acad. St. Petersburg, 1871. — Ray Lankester, E., On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals. Ann. Magaz. of Nat. History, 1873. — Hackel, E., Die Gastraetheorie. Jen. Z., 1874. — Hertwig, O. u. R., Die Colomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881. — Rabl, C., Theorie des Mesoderms. Mor. Ja., Bd. 15, 1892. — Ziegler, H. E., Über den derzeitigen Stand der Colomfrage. Verh. D. Z. G., 1898. — Lang, A., Beiträge zu einer Trophocötheorie. Jena 1904. (Auch in der Jen. Z. ersch.)
- Histologien** (vergl. ferner die Histologien des Menschen). Leydig, Fr., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857. — Schneider, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902. — Oppel, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. I. Teil: Der Magen. II. Teil: Schlund und Darm. Jena 1896/97. III. Teil: Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber, 1900. IV. Teil, bearbeitet von R. Disselhorst: Ausführungsapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane, 1904. V. Teil, bearbeitet von F. Studnička: Die Parietalorgane. — VI. Teil: Atmungsapparat. — Schneider, K. C., Histologisches Praktikum der Tiere. Jena 1908.
- Tiergeographie.** Wallace, A. R., Der malayische Archipel, 2 Bde. Autor. deutsche Ausgabe von A. B. Meyer. Braunschweig 1869. — Ders., Die geographische Verbreitung der Tiere. Übersetzt von A. B. Meyer, Bd. 1 u. 2, 1876. — Lydekker, R., Die geographische Verbreitung und geologische Entwicklung der Säugetiere. Deutsche Übers. von Siebert. 2. Aufl., Jena 1901. — Thomson, Wyville, The depths of the sea. An account of the general results of the dredging cruises of the Porcupine and Lightning during the summers 1868, 1869 and 1870. London 1873. — Chun, C., Aus den Tiefen des Weltmeeres. 2. Aufl., Jena. — Thomson, Wyville, The voyage of the Challenger. London 1877. — Agassiz, A., Three cruises of the U. S. coast and geodetic survey Steamer Blake. London 1888. — Chun, C., Die pelagische Tierwelt in großen Meerestiefen. Biblioth. zool., H. 1. Kassel 1888. — Lampert, K., Das Leben der Binnengewässer. Mit 12 Tafeln. Leipzig 1899.
- Allgemeine Physiologie und Organologie.** Verworn, M., Allgemeine Physiologie, 5. Aufl., Jena 1909, ferner die Lehrbücher der Physiologie von Bunge und von Tigerstedt. — Loeb, Jacques, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906. — Minot, Ch., The problem of age, growth and death New York 1908. — Fürth, Otto, v. Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903. — Bergmann u. Leuckart, Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreichs. Stuttgart 1852. — Retzius, G., Biologische Untersuchungen, I—XI. Stockholm 1890—1909. — Grenacher, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879. — Carrière, J., Die Seh-

organe der Tiere. München-Leipzig 1885. — Exner, S., Die Physiologie des facettierten Auges von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien 1891. — Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren, I—VIII. Z. w. Z. 1896—1903. — Ders., Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908. — Nagel, W. A., Der Lichtsinn augenloser Tiere, 1896. — Bezüglich der Balanceorgane vergl. die Arbeiten von Bethe, Delage, Ewald. — Bethe, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903. — v. Üxküll, J., Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin 1909. — Ders., Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere. Wiesbaden 1905. — Biedermann, W., Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. Festschrift f. E. Häckel. Jena 1904. — Brücke, Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Denkschr. d. mathem.-naturw. Klasse d. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 4, 1854. — Calmette, A., Les venins, les animaux vénimeux et la sérumthérapie. Paris 1907. — Pütter, A., Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909.

Protozoen. Ehrenberg, Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838. — Dujardin, F., Histoire naturelle des Zoophytes Infusoires. Paris 1841. — Claparède u. Lachmann, Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. 2 Bde. Genève 1858—1861. — Bütschli, O., Die Protozoen. Bronns Klassen etc., 1880—1889. — Hartog, Protozoa (Cambridge N.H.I.). — Blochmann, F., Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. 1. Protozoa. 2. Aufl., Hamburg 1895. — Calkins, G., Protozoology. New York 1909. — Doflein, F., Lehrbuch der Protozoenkunde, 2. Aufl. von Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena 1909. — Hertwig, R., Die Protozoen und die Zelltheorie. Ar. f. Pr., Bd. 1, 1902. — Prowazek, E., v. Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen). Leipzig und Berlin 1910. — Kiskalt u. Hartmann, Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. Jena 1907. — Hartmann, M., Autogamie bei Protozoen und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena 1909. — Schaudinn, F., Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. D. Z. G., 1905.

Rhizopoden. Haeckel, E., Biologische Studien. 1. Studien über Moneren. Leipzig 1870. — Schulze, F. E., Rhizopodenstudien. Ar. mik. An., 1874—1877. — Hertwig, R., u. Lesser, Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Ar. mik. An. Suppl., Bd. 10, 1874. — Schultze, Max, Über den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854. — Carpenter, W., Introduction to the study of the Foraminifera. London 1862. — Leidy, Freshwater Rhizopods of North America. U. S. Geol. Survey., Bd. 12, 1879. — Lister, Contributions to the life history of Foraminifera, Phil. Trans., Bd. 186, 1895. — Schaudinn, F., Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi. Abh. z. d. Abh. Berl. Akad., 1899. (Vergl. ferner die Arbeiten Schaudinns über Calci-tuba, Zentralkorn der Heliozoen, Kopulation von Actinophrys sol.) — Ders., Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. Kais. Ges.-Amt, Bd. 19, 1903, Heft 3. — Rhumbler, L., Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. Z. w. Z., Bd. 52, 57, 61. — Hertwig, R., Über Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris. Festschr. f. Kupffer. Jena 1899. — Haeckel, E., Die Radiolarien. Eine Monographie. Berlin 1862. — Hertwig, R., Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876. — Ders., Der Organismus der Radiolarien. Jena 1879. — Brandt, K., Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. Berlin 1885. — Haeckel, E., Report on the Radiolaria, collected by H. M. S. Challenger. London 1887. — Schewiakoff, W., Beiträge zur Kenntnis der Radiolaria-Acanthometrea. Mem. Acad. St. Petersburg 1902. — Haecker, V., Tiefsee-Radiolarien. Wiss. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee-Exped., Bd. 14. — Borgert, A., Untersuchungen über die Fortpflanzung der triploen Radiolarien. 1. Zo. Ja., Bd. 14; 2. Ar. f. Pr., Bd. 14. — Hertwig, R., Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. Bayr. Akad. 1898. — Schulze, F. E., Die Xenophyophoren, eine besondere Gruppe der Rhizopoden. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee-Exped. Jena 1905.

Flagellaten. Bütschli, O., Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen, I. Z. w. Z., Bd. 30. — Stein, Fr., v. Der Organismus der Infusionstiere, Bd. 3, Flagellaten. Leipzig 1878, 1883. — Klebs, G., Flagellatenstudien. Z. w. Z., Bd. 55, 1893. — Laveran, A. et Mesnil, F., Trypanosomes et Trypanosomiasis. Paris 1904. — Doflein, F., Probleme der Protistenkunde. 1. Die Trypanosomen. Jena 1908. — Schaudinn, F., Generationswechsel und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. Kais. Ges.-Amt, Bd. 20. — Ders., u. Hofmann, Über Spirochaete pallida. Ebenda.

- Sporozoen.** Roß, R., Untersuchungen über Malaria. Übersetzt a. d. Englischen von Dr. Schilling. Jena 1905. — Grassi, A., Studi di un zoologo sulla malaria. R. Akad. d. Lincei. Roma 1900. — Ziemann, H., Über Malaria und andere Blutparasiten. Jena 1898. — Labbé, A., Sporozoa. „Das Tierreich.“ Berlin 1899. — Schaudinn, F., Der Generationswechsel der Coccidien und Hämosporidien. Zo. Zen. 1899. — Ders., Studien über krankheitserregende Protozoen, 1. *Cyclospora caryolytica*. Arb. a. d. Kais. Ges.-Amt, Bd. 18, 1903, Heft 3. — Aimé Schneider, Contributions à l'histoire des Grégarines des invertébrés de Paris et Roscoff. Ar. Zo. Ex. Bd. 4, 1875. — Cuénot, L., Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Ar. B., Bd. 17, 1900. — Léger, L., La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Ar. Pr., Bd. 3, 1904. — Ders. u. Duboscq, Etudes sur la sexualité chez les Grégarines. Ar. f. P., Bd. 17. — Schewiakoff, W., Über die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Z. w. Z., Bd. 58, 1894. — Thélohan, P., Recherches sur les Myxosporidies. Bull. scient. de la France et de la Belgique., Bd. 26, 1895. — Doflein, Fortschritte auf dem Gebiet der Myxosporidienkunde. Zo. Zen. Bd. 4, 1899.
- Infusorien.** Stein, Fr., Der Organismus der Infusionstiere, Bd. 1 und 2. Leipzig 1859 und 1867. — Kent, S., A Manual of Infusoria. London 1880—1882. — Haeckel, E., Zur Morphologie der Infusorien. Jen. Z., Bd. 7. — Bütschli, O., Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Frankfurt 1876. — Maupas, E., Contributions à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés. Ar. Zo. Ex. e Gén., S. II, Bd. 1, 1883. — Ders., Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. Ar. Zo. Ex. e Gén. S. 2, Bd. 6, 1888. — Ders., Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Ebenda, S. 2, Bd. 7, 1889. — Hertwig, R., Über die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Bayr. Akad. München 1889. — Prandtl, H., Die Konjugation von *Didinium nasutum*. Ar. f. Pr., Bd. 7. — Calkins, G. N., and Cull, S. W., The conjugation of *Paramaecium aurelia*. Ebenda, Bd. 10. — Ders., Studies on the life history of the Protozoa. Ebenda, Bd. 1. — Jennings, H. S., Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. I. J. E. Z., Bd. 5; II. Proc. Amer. Phil. Soc., Bd. 47. — Metcalf, M., *Opalina*, its anatomy and reproduction. Ebenda, Bd. 13.
- Spongien.** Haeckel, E., Die Kalkschwämme, 2 Bde. Berlin 1872. — Schulze, Fr. E., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Z. w. Z., 1875—1881. — Delage Y., Embryogénie des Éponges. Ar. Zo. Ex. e Gén. Ser. 2, Bd. 10. — Maas, O., Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacspongien Zo. Ja., Bd. 7. — Jjima, S., Studies on the Hexactinellida. Journ. Coll. Sc., Bd. 15. Tokio 1901. — Schulze, F. E., Hexactinelliden. Deutsche Tiefsee-Exped., Bd. 4. — Vosmaer, Porifera (Bronn, Klassen etc.) 1887. — Sollas, J., Porifera (Cambridge N. H. I.).
- Cölenteraten.** Chun, C., Coelenterata. Fortgesetzt von L. Will (Bronn Klassen etc.). — Iwanzoff, N., Über den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Cölenteraten. Moskau 1896. — Hickson, S. J., Coelenterata und Ctenophora (Cambridge N. H. I.).
- Hydrozoen.** Gegenbaur, G., Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. Würzburg 1854. — Agassiz, L., Contributions to the Natural History of the United States of America, Bd. 3—4, 1860—1865. — Hincks, Th., A history of the British Hydroid Zoophytes. 2 Bde. London 1868. — Allmann, S. J., A monograph of the Gymnoblasic or Tubularian Hydroids. 2 Bde. London 1871—1872. — Kleinenberg, N., Hydra. Leipzig 1872. — Schulze, Fr. E., Über den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*. Leipzig 1871. — Ders., Über den Bau von *Syncoryne Sarsii*. Leipzig 1873. — Moseley, H. N., On the Structure of a Species of *Millepora* etc. Philos. Transact. London 1877. — Ders., On the Structure of the Stylasteridae. Ebenda 1878. — Hertwig, O. u. R., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878. — Dieselben, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878. — Haeckel, E., Monographie der Medusen. 2 Bde. Jena 1879—1881. — Weismann, A., Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883. — Goette, A., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen d. Hydroidpolypen. Z. w. Z., Bd. 87. — Metschnikoff, E., Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886. — Haeckel, E., Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht 1869. — Metschnikoff, E., Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Z. w. Z., Bd. 24, 1874. — Haeckel, E., Report on the Siphonophorae collected by H. M. S. Challenger 1889. — Chun, C., Die kanarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. I. u. II. Abh. Senck. G., Bd. 16 u. 18. Hertwig, Lehrbuch der Zoologie. 9. Aufl.

- Ders., Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verh. D. Z. G. Leipzig 1897.
- Seyphozoen.** Claus, C., Studien über Polypen und Quallen der Adria. Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien 1877. — Ders., Untersuchungen über *Charybdea marsupialis*. Arb. zoot. Inst. Wien, Bd. 1, 1878. — Vanhoeffen, E., Die Acalephen der Planktonexpedition 1892. — Maas, O., Medusen des Albatross. Mem. Mus. Comp. Zool. Bd. 23, 1897. — Ders., Die Scyphomedusen. Spengel Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. — Schewiakoff, W., Beiträge zur Kenntnis des Acalephen-anges. Mor. Ja., Bd. 15. — Kassianow, N., Studien über das Nervensystem der Lucernariden. Z. w. Z., Bd. 69, 1901. — Goette, A., Vergl. Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca*. Z. w. Z., Bd. 55.
- Ctenophoren.** Chun, C., Die Ctenophoren des Golfs von Neapel. Leipzig 1880. — Hertwig, R., Über den Bau der Ctenophoren. Jen. Z., Bd. 14. — Metschnikoff, E., Über die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren. Z. w. Z., Bd. 42. — Korotneff, A., *Ctenoplanea* Kowalewskii. Z. w. Z., Bd. 43.
- Anthozoen.** Milne-Edwards, H., et Haime, J., Histoire naturelle des Coralliaires, 3 Bde. Paris 1857—1860. — De Lacaze-Duthiers, H., Histoire naturelle du Corail. Paris 1864. — Ders., Développement des Coralliaires. Ar. Zo. Ex. e Gén., Bd. 1 u. 2, 1872—1873. — Moseley, H. N., The Structure and Relations of the Alcyonarian Heliopora. Philos. Transact. Roy. Soc., 1876. — Hertwig, O. u. R., Die Actinien anatomisch-histologisch etc. untersucht. Jen. Z., Bd. 13 u. 14. — Hertwig, R., Die Actinien der Challenger-Expedition. Jena 1882. — Andres, A., Attinie, in: Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Leipzig 1884. Koch, G. v., Das Skelett der Steinkorallen. Festschr. für Gegenbaur, 1896 (nebst zahlreichen kleineren Abhandlungen). — Duerden, J. E., West Indian Madreporarian polyps. Mem. Nat. Acad. of Sc., Bd. 8. — Ders., The coral *Siderastraea radians* and its postlarval development. Washington 1904.]
- Würmer, Plathelminthen.** Gamble, W., Plathelminthes 1896. (Cambridge N. H. II). — Graff, L. v., Turbellarien (Bronn, Klassen etc.), ferner (Tierreich 23). — Ders., Monographie der Turbellarien, Bd. 1 u. 2. Leipzig 1881 u. 1899. — Ders., Die Organisation der Turbellaria Acoela. Leipzig 1891. — Lang, A., Die Polycladen (Sceplanarien) des Golfs von Neapel. Leipzig 1884. — Ijima, J., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocoelen (Tricladen). Z. w. Z., Bd. 40, 1884.
- Trematoden.** Braun, M., Trematoden (Bronn, Klassen etc.). — Leuckart, R., Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels. Archiv f. Naturg., 1882. — Thomas, C., The lifehistory of the liverfluke. Qu. J. Mic. Sc., Bd. 23. — Monticelli, Fr. S., Studi sui Trematodi entoparassiti. Zo. Ja. 1893, Suppl. — Looss, L., Die Distomen unserer Fische und Frösche. Bibl. zool. 1894. — Blochmann, Fr., Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Hamburg 1896. — Ferner Arbeiten Zellers, Über Diplozoon, Polystomum, Leucochloridium. Z. w. Z., Bd. 22, 27.
- Cestoden.** Braun, M., Cestoden (Bronn, Klassen etc.). — Küchenmeister, Über Cysticerken im allgemeinen und die des Menschen insbesondere. Dresden 1853. — Leuckart, R., Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung. Gießen 1856. — Sommer, F. und Landois, L., Über den Bau der geschlechtsreifen Glieder von *Bothriocephalus latius*. Z. w. Z., Bd. 22. — Sommer, F., Über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Taenia mediocanellata* Kchm. und *T. solium* L. Z. w. Z., Bd. 24. — Pintner, Th., Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers. Arb. d. zool. Inst. Wien, Bd. 3, 1880. — Grassi, B., e Rovelli, G., Ricerche embriologiche sui Cestodi. Catania 1892. — Zernecke, E., Untersuch. über d. feineren Bau d. Cestoden. Zo. Ja., Bd. 9, 1895.
- Nemertinen.** Bürger, E., Nemertinen (Bronn, Klassen etc.), (Tierreich 20). — Sheldon, A. E., Nemertines (Cambridge N. H. II, 1896). — McIntosh, W. C., A monograph of the British Annelids. P. I. Nemertean. London 1873—1874. — Hubrecht, A. A. W., The Genera of European Nemertean etc. Notes from the Leyden Mus. Bd. 1, 1879. — Bürger, O., Die Nemertinen des Golfs von Neapel. Berlin 1895. — Metschnikoff, E., Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. Acad. St. Petersburg 1869.
- Rotatorien.** Hartog, N. M., Rotifers (Cambridge N. H. II, 1896). — Leydig, Fr., Über den Bau und die systematische Stellung der Rädertiere. Z. w. Z., Bd. 6, 1855. — Cohn, Fr., Über Rädertiere. Z. w. Z., Bd. 7, 1856, Bd. 9, 1858, Bd. 12, 1862. — Plate, L., Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Z. 1885. — Zelinka, C., Studien über Rädertiere. Z. w. Z., 1886—1891.

- Chaetognathen.** Hertwig, O., Die Chaetognathen. Jen. Z., Bd. 14, 1880. — Grassi, B. I., Chaetognati. Fauna und Flora des Golfs von Neapel, 1883. — Shipley, Chaetognatha (Cambridge N. H. II).
- Nematoden und Acanthocephalen.** Scheider, A., Monographie der Nematoden. Berlin 1866. — Shipley, Nematelminthes. (Cambridge N. H. II). — Leuckart, R., Untersuchungen über *Trichina spiralis*. Leipzig und Heidelberg 1866. — Ders., Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden (*Allantonema* und *Sphaerularia*). Leipzig 1887. — Bütschli, O., Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nov. Act. Leop. Bd. 36, 1873. — Ders., Abh. Senck. G. Bd. 9, 1873—75. — De Man, J. G., Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna. Leyden 1884. — Graham, J., Beiträge zur Naturgeschichte der *Trichina spiralis*. Ar. mik. An., Bd. 50. — Looss, A., The anatomy and life history of *Anchylostoma duodenale* Dub. Records of the Egyptian Government. School of Medicine, Bd. 3. — Maupas, E., Modes et formes de reproduction des Nématodes. Ar. Zo. Ex. e Gén. 1901. — Goldschmidt, Histologische Untersuchungen an Nematoden. Zo. Ja. Bd. 18. — Ders., Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala*. Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. Z. w. Z., Bd. 90 u. 92. — Hamann, O., Die Nematelminthen. Monographie der Acanthocephalen. Jen. Z., Bd. 25, 1891, Bd. 25. — Kaiser, J. E., Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung. Zoologica, Bd. 7, 1892.
- Anneliden.** Hatschek, B., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 1, 1878. — Ders., *Protodrilus* Leuckarti, ebenda Bd. 3. — Woltereck, Trochophora-Studien. Zoologica, Bd. 13, 1902. — Fraipont, J., Le genre *Polygordius*. Fauna und Flora von Neapel, 1887.
- Polychäten.** Benham, W. B., Polychaetae. Cambridge N. H. Bd. 2, 1896. — Ehlers, E., Die Borstenwürmer, Bd. 1 u. 2. Leipzig 1864 u. 1868. — Eisig, H., Die Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 16, 1887. — Meyer, E., Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. der Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 7, 8, 14, 1887—1901. — Goodrich, E. S., Nephridia of the Polychaeta. Qu. J. Mic. Sc. 1897—1900. — Fage, L., Recherches sur les organes segmentaires des Annélides Polychètes. Ann. Sc. Nat. S. IX, Bd. 3. — Caullery et Mesnil, Les formes épitopes des Cirratulien. Ann. de l'Univ. de Lyon. Fasc. 39, Paris 1898. — Michaelsen, W., Oligochaeta. (Das Tierreich, 10. Liefg.), 1900. — Beddard, F. E., Oligochaeta, Hirudinea 1896. (Cambridge N. H. II). — Perrier, E., Études sur l'organisation des lombriciens terrestres. Ar. Zo. Ex. e Gén., 1874 u. 1881. — Vejdoický, System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884. — Ders., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—1892. — Beddard, F. E., A Monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895.
- Hirudineen.** Moquin-Tandon, Monographie de la famille des Hirudinees. 2. édition. Paris 1846. — Leydig, Fr., Zur Anatomie von *Piscicola geometrica*. Z. w. Z., Bd. 1, 1849. — Oka, A., Beiträge zur Anatomie von *Clepsine*. Ebenda, Bd. 58. — Kowalevsky, A., Etudes biologiques sur l'anatomie de l'*Acanthobdella* et l'*Archaeobdella*. Bull. Acad. Imp. St. Pétersbourg, Bd. 5. — Ders., Etudes biologiques sur les *Clepsines*. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg, S. VIII, Bd. 5. — Livanow, N., Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. Zo. Ja., Bd. 19. — Ders., *Acanthobdella peledina*. Zo. Ja. Bd. 21. — Loeser, R., Beiträge zur Kenntnis der Wimperorgane der Hirudineen. Z. w. Z., Bd. 93.
- Gephyreen.** Shipley, A. E., Gephyrea, Phoronis 1896. (Cambridge N. H. II). — Greeff, R., Die Echiuren. Nova Acta 1879, Bd. 41. — Hatschek, B., Über Entwicklungsgeschichte von *Echiurus* etc. Arb. Zool. Inst. Wien 1880, Bd. 3. — Spengel, J. W., Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. I. Mitt. Zool. Stat. Neapel 1879, Bd. 1. II. Z. w. Z. 1880, Bd. 34.
- Enteropneusten.** Harmer, S., *Balanoglossus*. (Cambridge N. H. VII.) — Spengel, J. W., Die Enteropneusten des Golfes von Neapel. Fauna und Flora, Bd. 18. Neapel 1893. — Kowalevsky, A., Anatomie von *Balanoglossus*. Mém. Acad. St. Pétersbourg, 1886. — Agassiz, A., The history of *Balanoglossus* and *Tornaria*. Mem. Amer. Acad. of Arts and Sciences 1873, Bd. 9. — Bateson, W., A series of studies in the anatomy and development of *Balanoglossus*. Qu. J. Mic. Sc. Bd. 24, 25, 26.
- Bryozoen.** Harmer, S. F., Polyzoa, 1896. (Cambridge N. H. II.) — Allman, A Monograph of the Freshwater Polyzoa. Ray Soc., London 1856. — Nitsche, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. Z. w. Z. Bd. 20, 21, 1870, 1871. — Claparède, E., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Seebryozoen. Z. w. Z., Bd. 21, 1871. — Kraepelin, K., Die deutschen Süßwasserbryozoen. Abh. Naturw. Verein Hamburg, Bd. 10 u. 12, 1887 u. 1892. — Braem, F.,

- Untersuchungen über Bryozoen des süßen Wassers. Zoologica, Bd. 6, 1890. — Harmer, S., On the Structure and development of *Loxosoma*. Qu. J. Mic. Sc., Bd. 25. — Ehlers, E., Zur Kenntnis der Pedicellinen. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Bd. 36, 1890. — Davenport, C., On *Urnatella gracilis*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 1893, Bd. 24.
- Brachiopoden.** Hancock, H., On the organisation of the Brachiopoda. Philos. Transact., 1859. — Brooks, W., The development of Lingula and the Systematic Position of the Brachiopoda. Chesapeake zool. Labor. Scient. Res., 1878. — Davidson, Th., A monograph of the recent Brachiopoda. Transact. Linn. Soc. London 1886—1888. — Blochmann, F., Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. 2 Teile. Jena 1892 und 1900. — Shipley, Brachiopods (Cambridge N. H. III.)
- Tunicaten.** Seeliger, O., Tunicaten (Bronn, Klassen etc.) — Herdmann, W. A., Ascidiens und Amphioxus (Cambridge N. H. VII.) — Fol, H., Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. Soc. de phys. et d'histoire nat. de Genève, 1872, Bd. 21. — Savigny, J., Mémoires sur les animaux sans vertèbres, Bd. 2, Paris 1816. — Lacaze-Duthiers, H. de, Les Ascidies simples des côtes de France. Ar. Zo. Ex. e. Gén. Bd. 3 et 4, 1874 et 1877. — Beneden, E. van, et Julin, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Ar. Bi. Bd. 6, 1887. — Kowalevsky, A., Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Ar. mi. An. Bd. 7, 1871. — Kupffer, C., Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Ebenda Bd. 8, 1872. — Seeliger, O., Die Pyrosomen der Plankton-Expedition. Kiel u. Leipzig 1895. — Leuckart, R., Zoologische Untersuchungen. Gießen 1854, Bd. 2. — Grobben, C., Doliolum und sein Generationswechsel etc. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. 4, 1882.
- Echinodermen.** Mc. Bride, Echinodermata (Cambridge N. H. I.). — Tiedemann, Fr., Anatomie der Röhrenholothurie, des pomeranzfarbenen Seesterns und des Stein-Seeigels. Landshut 1816. — Müller, Joh., Über den Bau der Echinodermen. Berlin 1854. Abh. Akad. Wiss. Berlin 1853. — Teuscher, R., Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. Jen. Z., Bd. 10, 1876. — Ludwig, H., Morphologische Studien an Echinodermen. Z. w. Z., 1877—1882. — Cuénot, L., Etudes morphologiques sur les Echinodermes. Ar. Bi., Bd. 11, 1891. — Perrier, Ed., Recherches sur les pédicellaires et les ambulacres des Astéries et des Ourisins. Ann. Sc. Nat., Ser. 5, Bd. 12 u. 13, 1869—1870. — Müller, Joh., Zahlreiche Abhandlungen über die Larvenformen der Echinodermen und ihre Metamorphose. Abhandl. Kgl. Akad. der Wissenschaften Berlin 1848, 1849, 1850, 1852, 1853 u. 1855. — Metschnikoff, E., Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. Acad. St. Petersburg, Bd. 14, 1869. — Bury, H., Studies in the embryology of the Echinoderms in Qu. J. Mic. Sc., Bd. 29. — Hamann, O., Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Jen. Z., 1884—1889.
- Asteroiden.** Ludwig und Hamann, Asteroideen (Bronn, Klassen etc.) — Agassiz, A., North American Star fishes, Mem. of the Mus. of Comp. Zool. Nr. 1, Bd. 5. Cambridge Mass. 1877. — Cuénot, L., Contributions à l'étude anatomique des Astéries. Ar. Zo. Ex. e. Gén. S. II, Bd. 5. — Sars, G. O., Researches on the structure etc. of the genus *Brisinga*. Christiania 1875. — Ludwig, O., Die Seesterne des Mittelmeeres. Fauna und Flora des Golfs von Neapel, 1897.
- Ophiuroideen.** Hamann, O., Ophiuroideen (Bronn, Klassen etc.). — Lyman, Th., Report on the Ophiuroidea. Voyage of H. M. S. Challenger, London 1882, Part 14. — Cuénot, L., Etudes anatomiques et morphologiques sur les Ophiures. Ar. Zo. Ex. e. Gén., S. II, Bd. 6. — Mc. Bride, The development of the genital organs etc. in *Amphura squamata* together with some remarks on Ludwigs Haemal Systems in this Ophiurid. Qu. J. Mic. Sc., Bd. 34, 1893. — Ders., The development of *Ophiothrix fragilis*. Qu. J. Mic. Sc., Bd. 51. — Simroth, H., Anatomie und Schizogonie von *Ophiactis virens*. Z. w. Z., Bd. 27, 28.
- Echinoideen.** Hamann, O., Echinoideen (Bronn, Klassen etc.). — Lovén, Études sur les Echinoides. Svensk. Vetensk. Akad., T. 11, 1874. — Agassiz, A., Revision of the Echini. Mus. Comp. Anat. Harvard Coll., Bd. 7, 1872. — Ders., Report on the Echinoidea. Voyage of the „Challenger“, London 1881, Part 9, Bd. 3. — Sarasin, C. F. u. P. B., Über die Anatomie der Echinothüriden und die Phylogenie der Echinodermen in: Ergebnisse nat. Forschungen Ceylon, Bd. 1, 1888. — Mc. Bride, E. W., The development of *Echinus esculentus*. Philosoph. Transact., Bd. 195.
- Crinoideen.** Hamann, O., Crinoideen (Bronn, Klassen etc.). — Müller, J., Über den Bau von *Pentacrinus caput Medusae*. Abh. d. Akad. d. Wiss. Berlin, 1841. — Carpenter, W. B., On the nervous system of Crinoidea. Proceed. Roy. Soc., Bd. 37, London, 1884. — Carpenter, P. H., Report on the Crinoidea of the Voyage of the „Challenger“. Part 1. General Morphology of the stalked Crinoids

- in Report Chall., Bd. 11, 1884, Part 32. Part 2. The Comatulæ. Ibid., Bd. 26, 1889, Part 60. — Carpenter, W., Researches on the structure, physiology and development of Antedon rosaceus. Philos. Transact., Bd. 156, 1866. — Perrier, E., Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatula de la Méditerranée (Antedon rosacea Linné) in Nouv. Arch. Mus. Paris, 1886—1892. — Reichensperger, A., Zur Anatomie von Pentacrinus decorus. Z. w. Z., Bd. 80, 1905.
- Holothurioiden.** Ludwig, H., Holothurien (Bronn, Klassen etc.). — Müller, J., Über Synapta digitata und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien, Berlin 1852. — Baur, A., Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. Acta Acad. Leop. Carol. nat. curios. 1864. — Danielssen, C. D., og Koren, Joh., Holothurioida. Norske Nordshavs Expedition 1876—1878, Bd. 6, Christiania 1882. — Théel, H., Report on the Holothurioida. Voyage of H. M. S. Challenger, Bd. 6, 1882; Bd. 14, 1885. — Semon, R., Die Entwicklung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jen. Z., Bd. 21.
- Mollusken.** (Allgemeines.) Keferstein, Mollusken inkl. Brachiopoden, Bryozoen, Tunicaten (Bronn, Klassen etc., 1862—1866, 2. Aufl. begonnen von Simroth). — Cooke, A. H., Mollusks 1895 (Cambridge N. H. III). — Cuvier, G., Mémoire pour servir à l'histoire et l'anatomie des Mollusques. Paris 1817. — Huxley, T. H., On the morphology of the cephalous Mollusca etc. Philos. Transact., 1853. — Pelseneer, P., Introduction à l'étude des Mollusques. Bruxelles 1894. — Fischer, P., Manual de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique. Paris 1887. — Tryon, G., Manual of Conchology. Fortgesetzt von H. Pilsbry. Philadelphia 1879—1904. — Carpenter, W. B., On the microscopic structure of shells. Rep. Brit. Associat., 1843, 1844, 1847. — Biedermann, W., Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Z., Bd. 36, 1900. — Jhering, H. v., Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877. — Spengel, J. W., Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Z. w. Z., Bd. 35, 1881. — Grobben, C., Zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sb. Kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Klasse, Bd. 103, 1894. — Pelseneer, P., Report on the anatomy of the deep-sea Mollusca collected by H. M. S. Challenger. Rep. Challenger, Zool., 1888, Part 74. — Hensen, V., Über das Auge einiger Cephalophoren. Z. w. Z., Bd. 15. — Grenacher, H., Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. Abh. naturf. Ges. zu Halle, Bd. 16, 1884; Bd. 17, 1886. — Geyer, C., Unsere Land- und Süßwassermollusken, 2. Aufl., Stuttgart.
- Amphineuren.** Simroth, H., Amphineuren und Scaphopoden (Bronn, Klassen etc., 2. Aufl.). — Blumrich, J., Das Integument der Chitonen. Z. w. Z., Bd. 52, 1891. — Plate, L., Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zo. Ja., Suppl.-Bd. 4 u. 5, 1898—1901. — Kowalevsky, A. et Marion, A. F., Contributions à l'histoire des Solenogastres ou Aplacophores. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, Bd. 3, 1887. — Wirén, A., Studien über Solenogastres, I u. II. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 24, 1892.
- Lamellibranchier u. Solenoconchen.** Bojanus, L., Über die Atem- und Kreislaufswerkzeuge der zweischaligen Muscheln. Isis, 1817, 1820 u. 1827. — Pelseneer, P., Contribution à l'étude des Lamellibranches. Ar. Bi., Bd. 11, 1891. — Neumayer, M., Beiträge zu einer morphologischen Einteilung der Bivalven. Denkschr. Akad. Wien, 1891. — Grobben, C., Beiträge zur Kenntnis des Baues von Cuspidaria nebst Betrachtungen über das System der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 10, 1893. — Jackson, Phylogeny of the Pelecypoda. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist., Bd. 4, 1890. — Rice, E., Systemat. Verwertung der Kiemen der Lamellibranchier. Jen. Z., Bd. 31, 1898. — Langer, C., Über das Gefäßsystem der Teichmuschel. Denkschr. Akad. Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 8 u. 12, 1855 u. 1856. — Lacaze-Duthiers, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. Sc. Nat., S. IV, Bd. 6, 7, 8. — Plate, L., Über den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Zo. Ja., Bd. 5, 1892. — Seydel, E., Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchier. Zo. Ja., Bd. 27.
- Cephalophoren.** Simroth, Cephalophoren (Bronn, Klassen etc., 2. Aufl.). — Bütschli, O., Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, speziell im Nervensystem der Prosobranchiaten. Mor. Ja., Bd. 12, 1887. — Lang, A., Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gastropoden. Vierteljahrsschr. der naturf. Ges. Zürich, 1891, Jahrg. 36. — Grobben, K., Einige Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Drehung und der asymmetrischen Aufrollung bei den Gastropoden. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 12, 1899. — Plate, L., Bemerkungen über Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zo. Ja., Bd. 9, 1895. — Troschel, F. H., Das Gebiß der Schnecken. Fortgesetzt von J. Thiele, 1846—1896. — Haller, B., Untersuchungen über

- marine Rhipidoglossen, I u. II. Mor. Ja., Bd. 9, 1883; Bd. 11, 1886. — Leydig, Über *Paludina vivipara*. Z. w. Z., Bd. 2, 1850. — Lacaze-Duthiers, H., Mémoire sur le système nerveux de l'Halotide, Mémoire sur la Pourpre. Ann. Sc. Nat., S. IV, Bd. 12. — Leuckart, R., Zoologische Untersuchungen, Heft 3. Gießen 1854. — Gegenbaur, C., Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, Leipzig 1854. — Boas, J. E. V., *Spolia atlantica*. Danske Vid. Selsk. Skr., Bd. 4, 1886. — Grobben, C., Zur Morphologie des Fußes der Heteropoden. Arb. zool. Inst. Wien, 1888. — Plate, L., Studien über opisthopneumone Lungenschnecken, I u. II. Zo. Ja., Bd. 4, 1891; Bd. 7, 1893. — Pelseuer, P., Études sur les Gastropodes Pulmonés. Mém. Acad. Belgique, 1901. — Cuénot, L., Études physiologiques sur les Gastropodes Pulmonés. Ar. Bi., Bd. 12, 1892. — Heyder, P., Zur Entwicklung der Lungenhöhle bei Arion. Z. w. Z., Bd. 93.
- Cephalopoden.** Chiaje, St. della, Memorie sui Cefalopodi. Memoria sulla storia e anatomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Napoli 1829. — Verany, J. B., Mollusques méditerranéens observés, décrits, figurés et chromolithographiés d'après le vivant. I. Céphalopodes de la Méditerranée. Gènes 1847—1851. — Verany et Vogt, Mémoire sur les Hectocotyles etc. Ann. Sc. Nat. Zool., (3), Bd. 17, 1852. — Müller, H., Über das Männchen von *Argonauta argo* und die Hectocotylen. Z. w. Z., Bd. 4, 1852. — Brock, J., Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Z. w. Z., Bd. 32. — Ders., Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Ebenda, Bd. 36. — Grobben, C., Zur Kenntniss der Morphologie und der Verwandtschaftsverhältnisse der Cephalopoden. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. 7, 1886. — Ders., Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 5. — Mayer, W. Th., Die Anatomie von *Opisthoteuthis*. Z. w. Z., Bd. 85. — Marchand, W., Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten. Z. w. Z., Bd. 86. — Owen, R., Memoir on the pearly *Nautilus* etc. London 1832. — Vayssière, E., Étude sur l'organisation du Nautilé (caractère zool., dimorphisme sexuel, tentacules et spadix). Ann. Sc. Nat., S. VIII, Bd. 2. — Willey, A., Contributions to the natural history of the pearly *Nautilus*. Willey: Zoolog. Results, Bd. 6. — Griffin, L. E., The anatomy of *Nautilus pompilius*. Mem. Nat. Acad. Sc. Washington, 1898.
- Crustaceen.** Milne-Edwards, H., Histoire naturelle des Crustacés, 1838—1840, 3 Bde und Atlas. — Claus, C., Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlagen des Crustaceensystems. Wien 1876. — Gerstäcker, A., u. Ortmann, Crustaceen (Bronn, Klassen etc.). — Weldon, Crustacea (Cambridge N. H. IV).
- Entomostraca.** Nordmann, A. v., Mikographische Beiträge etc. Berlin 1832. — Claus, C., Die freilebenden Copepoden. Leipzig 1863. — Schmeil, O., Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. Zoologica, 1892—1898. — Heider, C., Die Gattung *Lernanthropus*. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. 2. — Claus, C., Über die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. Z. w. Z., Bd. 25, 1875. — Leydig, F., Über *Argulus foliaceus*. Ar. mik. An., Bd. 33, 1889. — Grobben, K., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der systematischen Stellung der Arguliden. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 117. — Leydig, F., Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860. — Claus, C., Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von *Branchipus* und *Apus* etc. Göttingen 1873. — Ders., Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden. Z. w. Z., Bd. 27 1876. — Weismann, A., Beiträge zur Kenntnis der Daphniden. I—VII. Z. w. Z., Bd. 27, 28, 30 Suppl. u. 33, 1876—80. — Lilljeborg, W., *Cladocera Sueciae*. Nova acta Soc. sc. Upsala, 1900. — Nowikoff, M., Untersuchungen über den Bau der *Limnadia lenticularis*. Z. w. Z., Bd. 78, 1905. — Claus, C., Beiträge zur Kenntnis der Ostracoden. Entwicklungsgeschichte von *Cypris*. Marburg 1868. — Ders., Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Ostracoden. Arb. d. zool. Inst. Wien, 1892 u. 1895, Bd. 1 u. 2. — Burmeister, H., Beiträge zur Geschichte der Rankenfüßler, 1832. — Darwin, Ch., A monograph of the Sub-Class Cirripedia, 2 Bde, London 1851—1854. — Müller, F., Die Rhizocephalen. Archiv f. Naturgesch., 1862. — Delage, Yves, Evolution de la Saccaline. Ar. Zo. Ex. et Gén., S. II, Bd. 2, 1884. — Nußbaum, M., Anatomische Studien an californischen Cirripeden. Bonn 1890. — Smith, G., *Rhizocephala*. Fauna u. Flora d. Golfs v. Neapel, Jahrg. 21. — Tornquist, A., Die Arbeiten der drei letzten Jahre über die Organisation und die Entwicklung der Trilobiten. Zo. Zen., Bd. 3, 1896.
- Malacostraken.** Claus, C., Der Organismus der Phronimiden. Arb. d. zool. Inst. Wien, Bd. 2, 1879. — Nebeski, O., Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden der Adria. Ebenda Bd. 3. — Sars, G. O., An account of the Crustacea of Norway. I. Amphipoda, 1895. Isopoda 1899. — Strauß, E., Das Gammaridenauge. Wiss.

- Ergeb. Deutsch. Tiefsee-Exp., Bd. 29. — Giard, A., et Bonnier, J., Contributions à l'étude des Bopyriens. Lille 1887. — Thomson, G. M., On a freshwater Schizopod from Tasmania. Transact. Linn. Soc. London, 1895. — Smith, G., On the Anaspidacea, living and fossil. Qu. J. Mic. Sc., Bd. 53. — Claus, C., Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken. Arb. d. zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. 8, 1888. — Boas, J. E. V., Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malacostraken. Mor. Ja., Bd. 8, 1883. — Hensen, V., Studien über das Gehörorgan der Decapoden. Leipzig 1863. — Huxley, Th., Der Krebs. Leipzig 1881. — Reichenbach, H., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flußkrebse. Abh. Senck. G. Frankfurt 1886. — Faxon, W., The stalked Crustacea. Mem. Mus. comp. Zool. Harvard College, Bd. 18. — Milne-Edwards, A., Études sur les Xiphosures et les crustacés de la région Mexicaine. Paris 1881. — Chun, C., Atlantis. Zoologica, No. 19. — Doflein, Fr., Brachyura. Wiss. Ergeb. d. Deutsch. Tiefsee-Exp., Bd. 6. — Keeble, F., and Gamble, W., The colour physiology of higher Crustacea. Phil. Transact., b. Bd. 196, 198.
- Protracheaten und Myriapoden.** Moseley, H. N., On the Structure and Development of *Peripatus capensis*. Philos. Transact., 1875. — Balfour, F. M., The Anatomy and Development of *Peripatus capensis*. Quart. Journ. Microsc. Science, Bd. 23, 1883. — Kennel, J., Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* Blanch. und *Peripatus torquatus* n. sp. I. u. II. Teil. Arb. aus d. zool. Inst. Würzburg, Bd. 7, 1884. — Bouvier, M. E. L., Monographie des Onychophores. Ann. Sc. Nat., S. IX, Bd. 2 1906. — Newport, G., Monograph of the class Myriopoda, order Chilopoda. Linn. Transact., Bd. 19, 1845. — Ders., On the nervous and circulatory systems of Myriopoda and Macrurous Arachnida. Philos. Transact. London 1843. — Latzel, R., Die Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie, Bd. 1 u. 2. Wien 1880. — Grassi, B., I progenitori degli Insetti e dei Miriapodi. Serie von Aufsätzen in den Akademieschriften von Catania und Rom 1885—1888. — Rossi, G., Sulla organizzazione dei Miriapodi. Ricerche Lab. Anat. Roma, Bd. 9, 1902. — Hennings, Neuere Myriapodenarbeiten. Zo. Zen., Bd. 13. — Verhoeff, Myriapoden (Bronn, Klassen etc.).
- Insekten.** Malpighi, Marcello, Dissertatio de bombyce. Londini 1669. Ferner Opera omnia. Bologna. — Swammerdam, Bibel der Natur, 1737—1738. Deutsche Ausgabe. Leipzig 1758. — Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, 12 Vols. Paris 1734—1742. — Rösel von Rosenhof, A., Insektenbelustigungen. Nürnberg 1746—1761. — De Geer, Ch., Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, 1752—1776, 8 Vols. — Lyonet, P., Traité anatomique de la chenille, 2. Ausg. Haag 1762. — Savigny, J. C., Mémoires sur les animaux sans vertèbres. Paris 1816. — Dufour, L., Zahlreiche Untersuchungen über Bau und Entwicklung der verschiedensten Insekten. Ann. Sc. Natur., 1824—1858. — Westwood, J. O., An Introduction to the modern Classification of Insects, 2 Vols. London 1839—1840. — Graber, V., Die Insekten, 2 Bde. Die Naturkräfte, Bd. 21. München 1877. — Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893. — Judeich, J., u. Nitsche, H., Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsekten. Wien 1885—1895. — Sharp, D., Insects. (Cambridge N. H. v. VI). — Heymons, Die Segmentierung des Insektenkörpers. Anh. z. d. Abh. d. Akad. zu Berlin 1895. — Packard, A. S., A Textbook of Entomology. New York 1898. — Henneguy, Félix, Les Insectes. Morphologie, Réproduction, Embryogénie. Paris 1904. — Berlese, A., Gli Insetti, loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporto coll'uomo. Milano 1909. — Graber, V., Über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Ar. mik. An., Bd. 9, 1873. — Popovici-Bazozanu, Beiträge zur Kenntnis des Zirkulationssystems der Insekten. In: Jen. Z., Bd. 40. — Comstock, J. H., and Needham, The wings of Insects. Amer. Natur., Jahrg. 1898, 1899. — Adolph, G. H., Über Insektenflügel. Nova Acta Leopoldina, Bd. 41, 46, 47. — Graber, V., Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Ar. mik. An., Bd. 20, 21, 1882, 1883. — Prochnow, O., Die Lautapparate der Insekten. Guben 1907. — Palmén, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems. Helsingfors und Leipzig 1877. — Ders., Über paarige Ausführgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors 1884. — Bruntz, L., Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Ar. Bio., Bd. 18 u. 20. — De Lacaze-Duthiers, H., Recherches sur l'armure génitale femelle des Insectes. Ann. Sc. Nat., Bd. 12—19. — Meisenheimer, J., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. Jena 1909. — Kahle, W., Die Paedogenesis der Cecidomyiden. Zoologica, Bd. 21. — Siebold, Th. v., Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871. — Forel, August, Das Sinnesleben der Insekten. Übersetzung von M. Semon. München 1910.

- Apterygoten.** Lubbock, J., Monograph of the Collembola and Thysanura. Loudon 1873. — Oudemans, J. T., Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren und Collembolen. Amsterdam 1888. — Grassi, B., Les ancêtres des Myriapodes et des Insectes. Anatomie comparée des Thysanoures. Archives Ital. Biol., Bd. 11, 1889 (vergl. auch Myriapoden).
- Archipteren.** Hagen, H., Monographie der Termiten. Liunaea Entomol., Bd. 10, 12, 14. — Lespès, Ch., Recherches sur l'organisation et les mœurs du Termite lucifuge. An. Sc. Nat., S. IV, Bd. 5. — Grassi, B., u. Sandias, A., Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. Atti Acad. Gioenia. Catania 1893—1894. — Escherich, K., Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig 1909. (Zusammenfassende Darstellung.) — Gerstäcker, A., Morphologie der Orthoptera amphibiotica. Festschrift d. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin 1877. — Tümpel, R., Die Geradflügler Mitteleuropas, mit 23 Tafeln. Eisenach 1901. — Heymons, R., Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeren. Abhd. Akad. Berlin, 1896. — Pictet, F. J., Histoire naturelle des Insectes névroptères. Famille des Perlides. Genève 1841.
- Orthopteren.** Fischer, L. H., Orthoptera Europaea. Leipzig 1853. — Brunner v. Wattenwyl, C., Prodromus der europäischen Orthopteren. Leipzig 1882. — Graber, V., Die tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren. Denkschr. d. Wiener Akad., Bd. 36, 1876. — De Sinéty, R., Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. Liège 1901. — Cuénot, L., Etudes physiologiques sur les Orthoptères. Ar. Bio., Bd. 14.
- Neuropteren.** Pictet, F., Recherches pour servir à l'histoire et l'anatomie des Phryganides. Genève 1834. — Ulmer, G., Über die Metamorphose der Trichopteren. Abh. d. Naturw. Vereins Hamburg, 1903.
- Coleopteren.** Strauß-Dürckheim, Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés et anatomie descriptive du Melolontha vulgaris, mit Atlas. Paris 1828. — Erichson, W. F., Naturgeschichte der Insekten Deutschlands. Coleoptera. Berlin 1848—1894. — Redtenbacher, L., Fauna Austriaca. Die Käfer, 3. Aufl. Wien 1873. — Schiötte, J. G., De Metamorphosi Eleutheratorum. Naturhist. Tidskr., 1862—1883. — Ganglbauer, L., Käfer von Mitteleuropa, Bd. 1—3. Wien 1892—1899. — Stein, F., Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847. — Wielowiejski, H. v., Studien über die Lampyriden. Z. w. Z., Bd. 37, 1882.
- Hymenopteren.** André, Ed., Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie 1879 bis 1904, Bd. 1—8. — Adler, H., Über den Generationswechsel der Eichen gallwespen. Z. w. Z., Bd. 35, 1881. — De Saussure, H., Etudes sur la famille des Vespides, 3 Bde. Paris 1852—1857. — Huber, P., Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes. Genève 1810. — Forel, Les Fourmis de la Suisse, Zürich 1874, und zahlreiche andere Arbeiten. — Escherich, K., Die Ameise. Braunschweig 1906 (zusammenfassende Darstellung). — Janet, Ch., Observations sur les guêpes, Paris 1903, sur les fourmis 1904 und zahlreiche andere Schriften. — Wasmann, S. J., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica, Bd. 11, 2. Aufl., 1909, nebst zahlreichen anderen Arbeiten. — Ferner die Schriften von Emery, Mac Cook und Wheeler. — Dzierzon, Joh., Theorie und Praxis des neuen Bienenfreundes. Brieg 1848. — Buttel-Reepen, H. v., Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaats. Leipzig 1903. — Dathe, G., Lehrbuch der Bienenzucht. Herausgegeben von R. Dathe und H. Reepen, 5. Aufl. Bensheim 1892. — Cheshire, Physiology and anatomy of the Honey-Bee and its Relations to flowering Plants. London 1881. — Friese, H., Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen. Zo. Ja., Bd. 5.
- Rhynchoten.** Heymons, R., Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta, Bd. 74, 1899. — Geise, O., Mundteile der Rhynchoten. Ar. f. Naturg., Bd. 44, 1883. — Landois, L., Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen. Z. w. Z., Bd. 14—15, 1864—65. — Melichar, L., Die Cicadinen von Mitteleuropa. Berlin 1896. — Mordwilko, Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Bio. Z., Bd. 27, 28. — Börner, Eine monographische Studie über die Chermiden, 1908. — Janicki, C. v., Ergebnisse der neuen Forschungen in Italien über die Biologie der Phylloxeriden und insbesondere der Reblaus. Zo. Zen., Bd. 15.
- Dipteren und Aphanipteren.** Meigen, J. W., Systematische Beschreibung der bekannten zweiflügeligen Insekten, 7 Teile. Aachen 1818—1838. — Leuckart, R., Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen. Abh. naturf. Gesellsch. Halle, Bd. 4, 1858. — Wagner, N., Über die viviparen Gallenmückenlarven. Z. w. Z., Bd. 15. — Weismann, A., Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Ebenda

- Bd. 16. — Becher, E., Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Denkschr. d. Akad. Wien, 1882. — Taschenberg, O., Die Flöhe. Die Arten der Insektenordnung Suctoria monographisch dargestellt. Halle 1880. — Landois A., Anatomie des Hundefloh. Nova Acta etc., 1867. — Grünberg, K., Die blutsaugenden Dipteren. Jena 1907.
- Lepidopteren.** Hübner, J., Sammlung europäischer Schmetterlinge. Augsburg 1793 bis 1827. — Herrich-Schäfer, W., Systematische Beschreibung der Schmetterlinge von Europa, 5 Bde. Regensburg 1843—1855. — Spuler, R., Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeädere der Schmetterlinge. Z. w. Z., Bd. 53, 1892. — Haase, E., Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden. Zoologica, Bd. 8, 1893—1894. — Dorfmeister G., Über die Einwirkung verschiedener Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Monatsschr. d. Naturw. Vereins Steiermark, Jahrg. 1864, 1880. — Hofmann, E., Die Großschmetterlinge Europas. Stuttgart 1894. Neue Aufl. von Spuler 1905. Die Raupen der Großschmetterlinge Europas. Stuttgart 1893. — Standfuß, M., Handbuch der palaarktischen Großschmetterlinge, 2. Aufl. Jena 1896. Nebst zahlreichen experimentellen Untersuchungen über Aberrationen. Ferner sind hier zu nennen die Arbeiten von E. Fischer, Gräfin v. d. Linden, Pictet, Weismann.
- Arachnoideen.** Walkenaer, C. A., et Gervais, P., Histoire naturelle des Insectes aptères, 3 Bde. Paris 1837—1844. — Newport, On the structure, relations and development of the nervous and circulatory systems in Myriapoda and macrurous Arachnida. Philos. Transact., 1843. — MacLeod, J., Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Ar. Bi., Bd. 5, 1884. — Gaubert, Paul, Recherches sur les organes de sens et sur les systèmes tégumentaire, glandulaire et musculaires des appendices des Arachnides. An. Sc. Nat., S. VII, Bd. 13. — Kobert, Beiträge zur Kenntnis der Giftspinnen. Stuttgart 1901.
- Arthrogastres.** Kräpelin, K., Palpigradi und Solifugae. (Das Tierreich, 12). — Ders., Scorpiones und Pedipalpi. (Das Tierreich, 8. Lief. Berlin 1899.) — Heymons, R., Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen. Abhandl. d. Akad. Berlin 1902. — Börner, C., Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. Zoologica, Bd. 17. Stuttgart 1904. — Hansen, H., and Sørensen, W., On two orders of Arachnida (Opiliones). Cambridge 1904. — Brauer, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Scorpions. Z. w. Z., Bd. 57 u. 59. — Schimkewitsch, W., Über die Entwicklung von Telyphonus caudatus, verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden. Ebenda, Bd. 81.
- Araneen.** Simon, E., Arachnides de la France, 7 Bde. Paris 1874—1884. — Ders., Histoire naturelle des Araignées, 2. ed. Paris 1892—1903. — Bösenberg, W., Die Spinnen Deutschlands. Zoologica, Bd. 35. — Bertkau, Ph., Über den Generationsapparat der Araneiden. Archiv f. Naturgesch., 1875. — Ders., Über das Cribrellum und Calamistrum. Ebenda 1882. — Ders., Über den Verdauungsapparat der Spinnen. Ar. mik. An., Bd. 24. — Ders., Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. Ebenda, Bd. 27.
- Acarinen, Linguatuliden, Tardigraden.** (Tierreich Acarinen: 3. Michael, Oribatidae, 4. Nalepa, Eriophyiden, 7. Canestrini und Cramer, Demodiciden und Sarcoptiden. 13. Pressig und Lohmann, Hydrachniden und Halacariden.) — Neumann, G., Revision de la famille des Ixodidés. Mém. Soc. zool. de France, Bd. 10, 12, 14, 1897—1901. — Leuckart, R., Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen. Leipzig und Heidelberg, 1860. — Spencer, The Anatomy of Pentastomum tereiusculum. Qu. J. Mic. Sc., Bd. 34. — Plate, H. L., Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden. Zool. Jahrb., Bd. 3, 1888.
- Xiphosuren.** Packard, A. S., The anatomy, histology and embryology of Limulus polyphemus. Mem. Boston. Soc. Nat. Hist. Boston 1880. — Lankester, E. Ray, Limulus an Arachnid? Qu. J. Mic. Sc., Bd. 21, 1881. — Kingsley, J. J., The embryology of Limulus. Journ. Morph., Bd. 7, 8, 1892—1893. — Hierher auch Milne-Edwards.
- Wirbeltiere.** Owen, On the anatomy of Vertebrates. 3 Bde. London 1866—1868. — Huxley, T. H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Deutsch von Fr. Ratzel, Breslau 1873. — Stannius, H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. 2. Aufl. Berlin 1854. (Fische, Amphibien, Reptilien.) — Kingsley, J. S., Text Book of Vertebrate Zoology. New-York 1899. — Boas, J., Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugetiere. Mor. Ja., Bd. 11. — Maurer, F., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895. — Gegenbaur, C., Unters. zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862. — Ebner, V. v., Über den feineren Bau der Chorda

dorsalis. Sitzungsab. Akad. Wiss. Wien., Math.-naturw. Klasse, Januar 1896, Bd. 104, Abt. III. — Goette, A., Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Ar. mik. An., Bd. 15. — Schauinsland, H., Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein in Hertwig Handb. vergl. Entwicklungsgesch., Bd. 3. — Oken, Über die Bedeutung der Schädelknochen. Jena 1807. — Goethe, Zur Morphologie, II. Das Schädelgerüst auf sechs Wirbeln aufgebaut. 1824. — Gegenbaur, C., Unters. zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. III. Heft. Das Kopskelett der Selachier. Leipzig 1872. — Ders., Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopskeletts. Mor. Ja., Bd. 13, 1888. — Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Mitt. aus der zool. Station zu Neapel. Bd. 3, 4, 6, 15, 17. — Gaupp, E., Die Metamerie des Schädels. Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 71, 1897. — Ders., Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Anat. Arb., Abt. II, Bd. 10. — Ders., Die Entwicklung des Kopskeletts. Hertwigs Handb. vergl. Entwicklungsgeschichte, Bd. 3, Abt. 2. — Ders., Beiträge zur Morphologie des Schädels. Schwalbe, Morph. Arb., Bd. 2 u. 3. — Parker, W. K., und Bettany, Die Morphologie des Schädels. Stuttgart 1879. (Genaueres darüber in Parkers Einzelmonographien, erschienen in den Philos. Transactions, 1869 bis 1885.) — Gegenbaur, C., Über die Kopfnerven von Hexanchus etc. Jen. Z. Bd. 6, 1871. — Kupffer, C., Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, 1. Heft: Entwicklung des Kopfes von *Acipenser Sturio*, 1893. 2. Heft: Die Entwicklung des Kopfes von *Ammocoetes Planeri*, 1894. 3. Heft: Die Entwicklung der Kopfnerven von *Ammocoetes Planeri*, 1895. 4. Heft: Zur Kopfentwicklung von *Bdellostoma*, 1900. München und Leipzig. — Froriep, A., Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Ar. An. u. Phys., 1882. — Fürbringer, M., Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. f. C. Gegenbaur 1896. — Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Schultergürtel der Wirbeltiere, Carpus, Tarsus und Brustflosse der Fische. Leipzig 1864—1865. — Ders., Über das Archipterygium. Jen. Z., Bd. 7, 1872. — Tacher, J., Median and paired fins, a contribution to the history of vertebrate limbs. Transact. of the Connecticut Acad., Bd. 3, 1878. — Mivart, St., Notes on the fins of Elasmobranchs etc. Transact. Zool. Soc. of London 1879, Bd. 10, Part 10. — Mollier, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. Anat. Hefte, 1893. 1. Abt., Heft 8, 16 u. 24 (siehe auch Dohrn und Balfour). Wiedersheim, R., Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892. — Braus, H., Tatsachen aus der Entwicklung des Extremitätenskeletts bei den niederen Formen. Festschrift für Haeckel. Jena 1904. — Ders., Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts. Hertwigs Handb. vergl. Entwickl.-Gesch., Bd. 3. — Severtzoff, A. N., Studien über die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skeletts der niederen Tetrapoden. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, Jahrg. 1907. — Burckhardt, R., Der Bauplan des Wirbeltiergehirns. Morph. Arbeit., herausgegeben v. Schwalbe, Bd. 4, 1894, H. 2. — Ders., Das Zentralnervensystem der Selachier als Grundlage für eine Phylogenie des Vertebratengehirns. Nova Acta Leop. Ac., Bd. 73. — Edinger, L., Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere, 2. Aufl., Bd. 1, 1904, Bd. 2, 1908. — Leydig, F., Über Organe eines sechsten Sinnes. Nov. Act. Acad. Caes. Leop., Bd. 34, 1864. — Schulze, F. E., Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Ar. mik. An., Bd. 6, 1870. — Merkel, Fr., Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880. — Hofer, Br., Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Die Funktion der Seitenorgane. Ber. Biol. Versuchsanstalt München, Bd. 1. — Nagel, A., Vergl. phys. u. anat. Unters. über den Geruchs- u. Geschmackssinn und ihre Organe etc. Zoologica, Heft 18. Stuttgart 1891. — Gaupp, E., Ontogenese u. Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 8, 1898. — Retzius, G., Die Gehörgänge der Wirbeltiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm 1881. II. Das Gehörorgan der Reptilien, Vögel und Säugetiere. Stockholm 1884. — Rathke, H., Über die Entwicklung der Arterien, welche bei den Säugetieren von den Bogen der Aorta ausgehen. Ar. An. und Phys. 1843. (Vergl. auch die übrigen Arbeiten Rathkes.) — Boas, J., Über die Arterienbogen bei Wirbeltieren. Mor. Ja., Bd. 13, 1888. — Rösc, C., Beitr. zur vergl. Anatomie des Herzens der Wirbeltiere. Ebenda, Bd. 16. — Hochstätter, F., Die Entwicklung des Blutgefäßsystems in Hertwig, Handb. vergl. Entwickl. Gesch., Bd. 3. — Goette, A., Über den Ursprung der Lungen. Zo. Ja., Bd. 21, 1905. — Moser, F., Beitr.

- zur vergl. Entw.-Gesch. der Wirbeltierlunge. Ar. mik. An., Bd. 60, 1902. — Müller, J., Bildungsgeschichte der Genitalien etc. Düsseldorf 1830. — Waldeyer, W., Eierstock und Ei. Leipzig 1870. — Semper, G., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für die übrigen Wirbeltiere. Arb. a. d. zool. Institut Würzburg, Bd. 2, 1875. — Balfour, F., On the origin and history of the urogenital organs of Vertebrates. Journ. of Anat. and Physiol., Bd. 10, 1876. — Fürbringer, M., Zur vergl. Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb., Bd. 4, 1878. — Rückert, J., Entwicklung der Exkretionsorgane in Ergebnissen der Anat. und Entw.-Gesch., Wiesbaden 1892. — Felix, W., Entw.-Gesch. des Exkretionssystems. Von der Rückertschen Arbeit an. 1888—1904, Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 13, 1903. — Ders., Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane in Hertwig, Handb. vergl. Entw.-Gesch., Bd. 3. — Brauer, A., Beiträge z. Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. Zo. Ja., Bd. 10, 12, 16, Suppl. 7. — Rabl, C., Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Mo. Ja., Bd. 24. — Schreiner, K. E., Entwicklung der Amnioteniere. Z. w. Z., Bd. 71.
- Aceranier, Cyclostomen, Dipneusten.** Müller, Joh., Über den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum. Abhandl. d. Berl. Akad. 1842. — Kowalewsky, A., Entwicklungsgeschichte des Amphioxus. Mém. Acad. St. Petersburg, Bd. 11, 1867. Forts. Ar. mik. An. Bd. 13, 1877. — Hatschek, O., Studien über die Entwicklung des Amphioxus. Arb. d. zool. Inst. Wien Bd. 4, 1881, dazu einige weitere Arbeiten. — Dean Bashford, Embryology of Bdellostoma stouti. Festschrift f. Kupffer. — Ray Lankester, E., and Willey, The development of the atrial chamber of Amphioxus. Qu. J. Mic. Sc., Bd. 31. — Spengel, J. W., Beitrag zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. Zo. Ja. Bd., 4, 1890. — Legros, R., Contributions à l'étude de l'appareil vasculaire de l'Amphioxus. Mitt. Zool. St. Neapel, Bd. 15, 1902. — Goodrich, S., On the structure of the excretory Organ of Amphioxus. Qu. J. Mic. Sc., Bd. 45. — Boveri, Th., Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Zo. Ja., Bd. 5, 1893. — Willey, A., Amphioxus and the ancestry of Vertebrates. New York 1894. — Goldschmidt, R., Amphioxides. Deutsche Tiefsee-Expedition, Bd. 12, 1906. — Müller, J., Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845. — Müller, W., Über das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jen. Z., Bd. 9. — Parker, W. K., On the Skeleton of the Marsipobranch Fishes. Philos. Transact. 1883. — Ahlborn, F., Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Z. w. Z., Bd. 39, 1883. — Bischoff, Th., Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840. — Hyrtl, J., Lepidosiren paradoxa. Abhandl. d. böhm. Gesellsch. d. Wiss., 1845. — Kerr Graham, J., The development of Lepidosiren paradoxa, Part I and II with a note upon the corresponding Stages in the development of Protopterus annectens. Qu. J. Mic. Sc., Bd. 45, 46. — Budgett, J. S., On the breeding-habits of some West African Fishes, with an account of the external features in development of Protopterus annectens, and a description of the Larva of Polypterus laparadei. Transact. Zool. Soc., Vol. 6, P. 2. London 1901. — Günther, A., Ceratodus. Philos. Trans. London 1871. — Über Ceratodus handeln ferner zahlreiche Abhandlungen in Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien, Bd. 1.
- Fische.** Cuvier et Valenciennes, Hist. nat. des poissons. 22 Bde., 1828—1848. — v. Siebold, Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863. — Vogt, C. u. Hofer, Br., Die Süßwasserfische von Mitteleuropa nebst einem Atlas kolorierter Tafeln. Leipzig 1909. — Günther, Handbuch der Ichthyologie, übersetzt von G. v. Hayek. Wien 1886. — Dean Bashford, Fishes Living and Fossil. New York 1895. — Bridge, T. W., Fishes (Cambridge N. H. VIII). — Müller, J., Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Berlin 1846. — Hertwig, O., Über den Bau und die Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Z., Bd. 8. — Ders., Über das Hautskelett der Fische. Mor. Ja., Bd. 2, 1876; Bd. 5, 1879; Bd. 7, 1881. — Hasse, C., Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. Jena 1879. Besonderer Teil, I. u. II. Lieferung. Jena 1882. Ergänzungsheft, 1885. — Rabl-Rückhard, Das Großhirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Ar. An. u. Ph., 1883. — Stannius, H., Das periphere Nervensystem der Fische. Rostock 1849. — Ewart and Mitchell, Lateral Sense Organs of Elasmobranchs. Trans. Roy. Soc. of Edinb., Bd. 37, 1892, Part 1. — v. Lendenfeld, The radiating Organs of the deep sea fishes. Mem. Mus. comp. Zool., Bd. 30. — Brauer, A., Die Leuchtorgane der Fische. Verh. D. Z. G. 1904. — Ders., Die Tiefsee-Fische. Wiss. Ergeb. deutsch. Tiefsee-Exped., Bd. 15. — Goode, G. B., and Bean, T. H., Oceanic Ichthyology. Mem. Mus. comp.

- Zool., Harvard College, Bd. 22 nebst Atlas. — Schauinsland, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Zoologica, Bd. 39. — Schultze, Max, Zur Kenntnis der elektrischen Organe. Halle 1853 u. 1859. — Babuchin, Übersicht der neueren Untersuchungen über Entwicklung, Bau und physiologische Verhältnisse der elektrischen und pseudoelektrischen Organe. Ar. An. u. Ph., 1876. — Fritsch, G., Die elektrischen Fische etc. I. Malapterurus electricus. Leipzig 1887. II. Die Torpedineen. Leipzig 1890. — Ewart, J., The electric Organ of the Skate. Philos. Transact., Bd. 179, 1888. — Moroff, Th., Über die Entwicklung der Kiemen bei Knochenfischen. Ar. mik. An., Bd. 55. — Mayer, P., Über den Spiraldarm der Selachier. Mitteil. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. 22, 1897. — Rückert, J., Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Ar. mik. An. u. Ph., 1888. — Borcea, J., Recherches sur le système urogénital des Elasmobranches. Arb. Z. Exp. e. Gén., S. IV, Bd. 4. — Brock, J., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Mor. Ja., Bd. 4, 1878. — Kobert, R., Über Giftfische und Fischgifte. Stuttgart 1905. — Baglioni, S., Der Atmungsmechanismus der Fische. Z. f. allgem. Phys., Bd. 7. — Ders., Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Ebenda, Bd. 8. — Beaufort, L. F. de, Die Schwimmblase der Malacopterygii. Mor. Ja., Bd. 39. — Grassi, B., Reproduction of common eel (*Anguilla vulgaris*). Qu. J. Mic. Sc., Bd. 39.
- Amphibien.** Rösel von Rosenhof. Historia naturalis Ranarum nostrantium, 1758. Hoffmann, C. K., Amphibien (Bronn, Klassen etc. 1873—1878). — Schreiber, Herpetologia Europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien, welche bisher in Europa aufgefunden sind. Braunschweig 1875. — Gadow H., Amphibia and Reptilia, 1901 (Cambridge, N. H. VII). — Leydig, F., Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877. — Ders., Die Molche der württembergischen Fauna. Arch. für Naturg., Bd. 23. — Rusconi, M., Histoire natur., développement et métamorphose de la Salamandre terrestre, Paris 1854 nebst einer Reihe weiterer Arbeiten. — Gaupp, E., Ecker und Wiedersheim Anatomie des Frosches. Braunschweig 1896—1904. — Wiedersheim, R., Salamandrina perspicillata etc. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Annali del Museo civico, Bd. 7. Genua 1875. — v. Klinkowström, A., Zur Anatomie der Pipa americana. Zo. Ja. Bd. 7, 1894. — Hertwig, O., Über das Zahnsystem der Amphibien. Bonn 1874. — Göppert, E., Die Morphologie der Amphibienripen. Festschrift für Gegenbaur. Leipzig 1896. — Stöhr, Ph., Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Z. w. Z., Bd. 33. — Lühke, M., Über lungenlose Urodelen. Zool. Centralbl. Bd. 7, 1900. — Schulze, F. E., Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. Akad. d. Wiss. Berlin, 1888. — Maurer, F., Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien etc. Mor. Ja., Bd. 14. — Boas, J., Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Ebenda Bd. 7. — Chauvin, v., Über das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Z. w. Z., Bd. 37. — Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875. — Sarasin, P. u. F., Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosus*. Wiesbaden 1887—1890. — Wiedersheim, R., Die Anatomie der Gymnophionien. Jena 1879. — Brauer, A., Erster Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Blindwühlen. Zo. Ja., Bd. 10, 12, 16.
- Reptilien.** Bojanus, Anatomie testudinis europaea. Vilnae 1819—1821. — Duméril et Bibron, Herpétologie générale. Paris 1834—1854. — Günther, A., Contrib. to the Anatomy of Hatteria (Rhynchocephals). Philos. Trans., 1867. — Hoffmann, C., Reptilien (Bronn, Klassen etc. 1890). — Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872. — Ders., Über die einheimischen Schlangen. Zool. und anat. Bemerkungen. Abh. Senck. G., Bd. 13. — Rathke, H., Entwicklungsgeschichte. 1. Der Natter. 2. Der Schildkröte. 3. Der Krokodile. Königsberg 1837, Braunschweig 1848 u. 1866. — Schreiber, Herpetologie. Vergl. Amphibien — Goette, A., Über die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes der Schildkröten. Z. w. Z., Bd. 66, 1899. — Ders., Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren. Ebenda Bd. 62. — Kahn, R., Zur Lehre von der Atmung der Reptilien. Ar. An. und Phys., 1902. — Milani, A., Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. Zo. Ja., Bd. 7 u. 10. — Voeltzkow, Beiträge z. Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Abh. Senck. G., Bd. 26. — Schauinsland, H., Beiträge z. Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere (behandelt außer Chamäleon und Hatteria auch Holocephalen). Zoologica Stuttgart 1903.
- Vögel.** Evans, A. H., Birds, 1899 (Cambridge N. H. IX). — Gadow, Vögel (Bronn, Klassen etc.) 1891. — Naumanns Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, Neue Auf-

lage. — Tiedemann, F., Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg 1810—1814. — Fürbringer, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Amsterdam 1888, Bd. 9—17. — Parker, T. Jeffrey, Observations on the Anatomy and Development of Apteryx. Philos. Transact., Bd. 182. — Nitsche, System der Pterylographie, herausgegeben von Burmeister. Halle 1840. — Davis, H., Zur Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden. Mo. Ja., Bd. 15, 1889. — Keibel, F., Zur Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Anat. Hefte 2. Abt., 1895. — Campana, Recherches de l'Anatomie, de Physiologie et d'Organogénie pour la Détermination des Lois de la Genèse et de l'Évolution des Espèces animales. 1. Mémoire. Physiol. de la respiration chez les oiseaux etc. Paris 1875. — Häcker, V., Der Gesang der Vögel, seine anat. und biol. Grundlagen. Jena 1900. — Fischer, G., Vergleich. anat. Untersuchungen über den Bronchialbaum der Vögel. Zoologica, Bd. 19.

Säugetiere. Giebel u. Leche, Säugetiere (Bronn, Klassen etc.). — Beddard, F. E., Mammalia (Cambridge N. H. X.). — Weber, M., Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Jena 1904. — Blasius, J., Naturgeschichte der Säugetiere Deutschlands. Braunschweig 1857. — Keller, C., Die Abstammung der ältesten Haustiere. Zürich 1902. — Krause, W., Anatomie des Kaninchens. 2. Aufl. Leipzig 1884. — Boas, J., Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugetiere. Mor. Ja., Bd. 9. — De Meijere, J., Über die Haare der Säugetiere. Mor. Ja., Bd. 21. — Schwalbe, G., Über den Farbenwechsel winterweißer Tiere. Morphol. Arbeiten, Bd. 2. — Gegenbaur, C., Zur genaueren Kenntnis der Zitzen der Säugetiere. Mor. Ja., Bd. 1. — Ders., Zur Kenntnis der Mammarorgane der Monotremen. Leipzig 1886. — Profé, O., Beiträge zur Ontogenie und Phylogenie der Mammarorgane. Anat. Hefte, Bd. 11. — Bresslau, E., Beitrag zur Entwicklung der Mammarorgane bei den Beuteltieren. Z. Morph. u. Anthr., Bd. 4, 1902. — Ders., Die Entwicklung des Mammarapparats der Monotremen, Marsupialier und einiger Placentalier. Semon, Zool. Forschungsreisen, Bd. 4. — Flower u. Gadow, An introduction to the osteology of the Mammalia. London 1885. — Leche, Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugetieren. Mor. Ja., Bd. 19, 1892; ferner Zoologica, 1895 u. 1902. — Schlosser, M., Die Differenzierung des Säugetiergebisses. B. Z., Bd. 10, 1890. — Semon, R., Zoologische Forschungsreisen in Australien (auch erschienen in den Denkschr. d. med.-naturw. Gesellsch. Jena). Bd. III Monotremen und Marsupialier (Inhalt: Semon, Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen [Körpertemperatur], Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen. — Ruge, Hautmuskulatur der Monotremen. — Klaatsch, Mammarorgane. — Hochstetter, Blutgefäßsystem der Monotremen. — Narath, Lunge von Echidna. — Oppel, Magen und Darm der Monotremen, Marsupialier, Manis. — Braus, Leber der Wirbeltiere. — Emery, Hand- und Fußskelett der Marsupialier. — Alexander, Gehörorgan von Echidna. — Disselhorst, Männliche Geschlechtsorgane der Monotremen. — Keibel, Entwicklung des Urogenitalapparates, der Leber, des Pancreas und der Milz. — Lydekker, R., Handbook to the Marsupialia and Monotremata, London 1894. — Flower, W., On the mutual affinities of the animals composing the order Edentata. Proc. Zool. Soc. London, 1882. — Dobson, G. E., A monograph of the Insectivora. London 1883—1900. — Allen, H., A monograph of the Bats of North America. Bull. U. S. Nat. Mus., 1893. — Ders., History of North American Pinnipeds. U. S. Geol. Survey, 1880. — Tullberg, T., System der Nagetiere. Upsala 1899. — Schlosser, M., Beiträge zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere. Mor. Ja., Bd. 12. — Selater and Thomas, The book of Antelopes. London 1894—1900. — Rüttimeyer, L., Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes. Abh. der Schweiz. paläont. Gesellsch., Bd. 22, 1877 fg. — Salensky, W., Osteol. und odontograph. Untersuchungen an Mammut und Elefanten. Russ. m. 25 Taf. (Ausgrab. d. Mammut-Cadavers 1903.) Auszug deutsch. B. Z., Bd. 23. — Kükenthal, Vergl. anatom. Untersuchungen an Sirenen in Semon's Forschungsreisen. — Ders., Vergl. anatom. und entwicklungsgesch. Untersuchungen an Waltieren. Jena 1889. — Weber, M., Studien über Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. Jena 1886. II. Teil. Jena 1898. — Selenka, E., Menschenaffen. Studien über Entwicklung und Schädelbau, fortgesetzt von Keibel, Strahl und Walkhoff. Wiesbaden 1898—1903. — Dubois, E., Pithecanthropus erectus. Eine menschenähnliche Übergangsform aus Java. Batavia 1894. — Schwalbe, G., Studien über Pithecanthropus erectus.

Zeitschr. für Anthr. u. Morph., 1899. Der Neandertalschädel. Bonn 1901. — Schwalbe, G., Die Vorgeschichte des Menschen. Braunschweig 1904. — Klaatsch, H., Die Fortschritte der Lehre von den fossilen Knochenresten des Menschen in den Jahren 1900—1903. Merkel und Bonnet, Ergebn. der Anat. und Entw.-Gesch., Bd. 12. — Ders., Die Fortschritte der Lehre von der Neandertal-Rasse (1903 bis 1908). Ebenda, Bd. 17. — Ders., The skull of the Australian aboriginal. Reports Pathol. Labor. New South Wales Govern., Bd. 1. — Ders., Die neuesten Ergebnisse der Paläontologie des Menschen und ihre Bedeutung für das Abstammungsproblem. Z. f. Ethnologie, 1909, und viele andere Abhandl. — Gorjanovic Kramberger, Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien. Wiesbaden 1907. — Sollas, W. J., The cranial and facial characters of the Neanderthal-race. Phil. Transact., Bd. 199. — Birkner, F., Die ältesten menschlichen Knochenreste. Beitr. zur Anthropol. Bayerns, Bd. 17. — Wiedersheim, R., Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. Freiburg i. B. 1893, englisch 1896, 4. Aufl. 1908.

Register.

Aale 551.
Aasgeier 594.
Abdomen 380, 461.
Abdominalia 405.
Abramis 551.
Abranchier 361.
Abraxas 460.
Acantharien 179.
Acanthia 456.
Acanthias 545.
Acanthobdella 298.
Acanthocephalen 283.
Acanthocystis 175.
Acanthoderus 39, 446.
Acanthoden 546.
Acanthometra 179.
Acanthophrakten 179.
Acanthopteren 552.
Acarinen 470.
Acephalen 342.
Acephalocysten 270.
Aceraten 462.
Achatina 366.
Acherontia 461.
Achromatin 56.
Achtheres 30, 397.
Acinetinen 203.
Acipenser 548.
Acoelen 252.
Acontien 232.
Acranier 524.
Acraspede Meduse 226.
Acrididen 447.
Acrodonten 571.
Actäon 362.
Actiniarien 237.
Actinophrys 175.
Actinosphaerium 175.
Aculeaten 453.
Aculeus 436, 451.
Adamsia 156, 238.
Adapis 628.
Adler 594.
Aeginiden 224.
Aeolidia 362.
Aepyornis 589.

Äquatorialplatte 60.
Aequorea 223.
Äsche 551.
Aeschna 445.
Aethalium 184.
Äthiopische Region 161.
Affen 629.
Afterskorpione 467.
Afterspinnen 468.
Agamiden 571.
Aglossen 562.
Aglyphen 574.
Alauda 593.
Albatros 591.
Albertus Magnus 8.
Alca 591.
Alcedo 593.
Alciopiden 291.
Alcippe 402.
Alcyonarien 236.
Alcyonella 303.
Alcyonium 237.
Aldrovandi 11.
Alima 414.
Allantois 522, 563.
Allectoriden 592.
Alligator 577.
Allotherien 611.
Alluvium 165.
Alosa 551.
Alytes 562.
Amaul 552.
Amauris 39.
Amblypoden 624.
Amblystoma 562.
Ambulacralgefäßsystem
 318.
Ameisen 454.
Ameisenbär 615.
Ameisenigel 610.
Ameisenlöwe 448.
Ameiva 571.
Ametabole Insekten 437.
Amia 548.
Ammocoetes 529.
Ammoniten 375.

Amnion 437, 522, 563.
Amnioten 563.
Amoeba 53, 174.
Amöbinen 174.
Amphacanthie 549.
Amphibien 554.
Amphibiotica 444.
Amphidet 344.
Amphidiskien 213.
Amphigonie 126.
Amphihelia 239.
Amphilina 268.
Amphineuren 341.
Amphioxus 524.
Amphipoden 409.
Amphiporus 271.
Amphisbaena 572.
Amphistomum 256.
Amphitherium 611.
Amphorideen 328.
Ampullaria 364.
Anacanthinen 551.
Anaërob 55, 190.
Analog 12.
Anamnioten 524.
Anas 591.
Anaspides 408.
Anaxon 120.
Anchitherium 624.
Andrias 562.
Androctonus 467.
Anelasma 404.
Anemonia 238.
Angiostomen 574.
Anguilla 551.
Anguillula 279.
Anguis 572.
Animale Organe 107.
Anisomyarier 350.
Anisopoden 412.
Ankylostomum 280.
Anneliden 284.
Annulaten 572.
Anodonta 351.
Anomodontien 578.
Anomuren 419.

- Anopheles 194, 459.
 Anopla 273.
 Anoplocephala 270.
 Anoplotherien 624.
 Anser 591.
 Antarktische Region 163.
 Antedon 328.
 Antennen 382.
 Antennaten 359.
 Antennendrüse 391.
 Antheomorphe 231.
 Anthomedusen 223.
 Anthomyia 459.
 Anthozoen 230, 237.
 Anthropinen 630.
 Anthropoiden 630.
 Antilocapra 624.
 Antilope 624.
 Antimeren 121.
 Antipathes 238.
 Anuren 562.
 Aphanipteren 459.
 Aphis 456.
 Aphrodite 291.
 Apiarien 453.
 Aplacophoren 342.
 Aplysia 362.
 Aplysilla 213.
 Aplysina 213.
 Apodes (Holothurie) 335.
 Apodes (Rhizocephale) 405.
 Apodes (Fische) 551.
 Apogamie 170.
 Apolemia 225.
 Appendicularien 307.
 Aptenodytes 592.
 Apteren 457.
 Apterygenen, Apterygoten 442.
 Apteryx 589.
 Apus 400.
 Aquila 594.
 Arachnoideen 461.
 Araneen 468.
 Arca 350.
 Arcella 182.
 Archaeopteryx 28, 594.
 Archaische Zeit 165.
 Archenteron 91.
 Archianneliden 292.
 Archigetes 268.
 Archigonie 124.
 Archipteren 443.
 Architeuthis 366, 375.
 Arctogaea 163.
 Arcyria 183.
 Ardea 592.
 Arenicola 92.
 Argas 471.
 Argiope 306.
 Argonauta 369, 375.
 Argulus 397.
 Argyroneta 470.
 Arion 366.
 Aristoteles 56.
 Arktische Region 163.
 Armadillio 411.
 Aromia 450.
 Art 21.
 Artemia 400.
 Arterien 100.
 Arthrogastres 465.
 Arthropoden 378.
 Arthrostraca 408.
 Articulaten (Crinoideen) 328.
 Articulaten (Arthropoden) 381.
 Artiodactylen 622.
 Ascaloboten 571.
 Ascalaphus 448.
 Ascaris 279.
 Ascidia 311.
 Ascidiaeformes 308.
 Asconen 211.
 Ascyssa 211.
 Asellus 412.
 Asiphonier 345.
 Aspergillum 352.
 Aspidiotus 456.
 Aspidochiroten 333.
 Aspidocotylen 256.
 Asseln 410.
 Astacus 419.
 Asterias 324.
 Asteriscus 323.
 Asteroideen 321.
 Astraea 239.
 Astroides 239.
 Astropecten 324.
 Astrophyton 325.
 Astur 594.
 Asymmetr. Tiere 120.
 Asymmetron 526.
 Atlanta 365.
 Atheca 577.
 Athene 594.
 Atok 289.
 Atoll 236.
 Atta 455.
 Attacus 461.
 Attus 470.
 Atypus 470.
 Auchenia 623.
 Auerhuhn 590.
 Auerochs 623.
 Auge 116, 384, 506.
 Aulacanthen 180.
 Aulosphären 180.
 Aurelia 229.
 Auricularien 320.
 Auster 350.
 Australische Region 161.
 Autoflagellaten 184.
 Autogamie 169.
 Autolytiden 289.
 Autophagen 588.
 Austostylie 546.
 Auxeranium 532.
 Aves 579.
 Aviculiden 350.
 Avicularien 302.
 Axolotl 562.
 Azteca 455.
 Azoische Zeit 165.
 Azygobranchier 363.
 Babesia 195.
 Bachstelze 593.
 Bacillus 446.
 Badeschwämme 213.
 Baer, Karl Ernst von 14.
 Bahesia 195.
 Bär 618.
 Bärtierchen 474.
 Balaena 627.
 Balaenoptera 627.
 Balaninus 450.
 Balanoglossus 299.
 Balantidium 201.
 Balanus 405.
 Balistes 552.
 Bandwürmer 259.
 Barbus 551.
 Barsche 552.
 Basiliscus 571.
 Basommatophoren 366.
 Bastarde 24.
 Batrachier 562.
 Bauchfell 97.
 Bdellostoma 528.
 Befruchtung 132.
 Beroe 242.
 Beuteltiere 611.
 Biber 620.
 Bienen 453.
 Bienenlaus 459.
 Bilateral symmetrische Tiere 121.
 Bilharzia 258.
 Bindesubstanzen 73.
 Biogenet. Grundgesetz 31.
 Biologie 4.
 Biorhiza 452.
 Bipalium 253.
 Bipinnarien 320.
 Birghus 416, 419.
 Birkhuhn 590.
 Bison 623.
 Blabera 446.
 Blanus 572.
 Blasenwürmer 260.
 Blastodeen 328.
 Blastula 143.
 Blatta 446.
 Blattfüßler 399.
 Blattläuse 456.
 Blattwespen 452.
 Blendlinge 24.
 Blennius 552.
 Blepharoplast 185.
 Blindschleiche 572.
 Blindwühlen 563.
 Blut 78, art. venös 100.
 Blutegel 298.
 Blutgefäßsystem 97.
 Boa 574.

- Bockkäfer 450.
 Bojanussches Organ 347.
 Bombinator 562.
 Bombyx 461.
 Bonellia 294.
 Boophilus 194, 471.
 Bopyriden 412.
 Borkenkäfer 450.
 Borstenwürmer 284.
 Bos 623.
 Bostrychus 454.
 Botaurus 592.
 Bothriocephalus 262, 268.
 Bothryllus 311.
 Brachiolarien 320.
 Brachionus 274.
 Brachiopoden 303.
 Brachse 551.
 Brachycera 459.
 Brachyuren 419.
 Braconiden 452.
 Bradypus 616.
 Bradytherien 615.
 Branchiobdella 298.
 Branchiopoden 396.
 Branchiostoma 524.
 Branchipus 400.
 Branchiuren 397.
 Braula 459.
 Bremsen 459.
 Brevilinguien 572.
 Brillenschlange 574.
 Brissus 332.
 Brontosaurus 578.
 Brotschabe 446.
 Brüllaffe 630.
 Bryozoen 300.
 Bubo 594.
 Bucerotiden 593.
 Bücherskorpione 467.
 Bücherlaus 444.
 Bufo 563.
 Büffel 623.
 Buffon 17.
 Bugula 303.
 Bulbus arteriosus 542.
 Bunodontien 622.
 Bussard 594.
 Buteo 594.
 Buthus 467.
 Byrsophleps 251.
 Byssus 347.
 Bythotrephes 401.
 Cacospongien 213.
 Caenolestes 612.
 Calaniden 396.
 Calappa 419.
 Calcispongien 211.
 Callima 38.
 Calopteryx 445.
 Calosoma 450.
 Calyconecten 225.
 Calycophoren 225.
 Cambarus 419.
 Cambrium 165.
 Camelopardalis 623.
 Camelus 623.
 Campanularia 216, 223.
 Campodea 380, 443.
 Camponotinen 454.
 Canalis neurentericus 311.
 Cancer 420.
 Canis 618.
 Cannostomen 230.
 Capillaren 100.
 Capillitium 184.
 Capra 623.
 Caprella 410.
 Caprimulgiden 593.
 Carabiden 450.
 Carapax 576.
 Carbon 165.
 Carassius 551.
 Carcharias 545.
 Carcharodon 545.
 Carchesium 202.
 Carcinus 420.
 Cardium 351.
 Carinaria 365.
 Carinaten 589.
 Carinella 271.
 Carmarina 224.
 Carnivoren 617.
 Carpocapsa 460.
 Carpom 184.
 Caryophyllaeus 258.
 Caryophyllia 238.
 Castor 620.
 Casuarus 589.
 Catallacten 206.
 Catarhinen 630.
 Cathartae 594.
 Catocala 461.
 Catometopen 420.
 Cavia 620.
 Cavicornia 623.
 Cebus 630.
 Cecidomyiden 459.
 Cellulose 307.
 Cemorja 363.
 Centrodorsale 326.
 Centrosomen 58.
 Cephalaspiden 548.
 Cephalodiscus 300.
 Cephalophoren 352.
 Cephalopoden 366.
 Cephalothorax 380.
 Ceraospongien 213.
 Cerambyx 450.
 Ceratium 188.
 Ceratodus 553.
 Cercaria 257.
 Cercomonas 187.
 Cercopithecus 630.
 Cerebralganglion 338.
 Cerebratulus 273.
 Ceriantheen 237.
 Cervus 624.
 Cestoden 259.
 Cestodarien 268.
 Cestus 242.
 Cetaceen 626.
 Cetoichilus 396.
 Cetomorphen 625.
 Chaetoderma 342.
 Chaetognathen 274.
 Chaetopoden 284.
 Chalicodoma 453.
 Charybdaea 230.
 Chamäleon 572.
 Chamiden 351.
 Charadriiformes 592.
 Charybdaea 230.
 Cheliceraten 473.
 Cheliceren 462.
 Chelifer 468.
 Chelonier 575.
 Chelura 410.
 Chelys 577.
 Chermes 456.
 Chiastoneurie 357.
 Chilina 365.
 Chilognathen 423.
 Chilomonas 185.
 Chilopoden 425.
 Chimaera 546.
 Chiromys 628.
 Chirotes 572.
 Chiropteren 616.
 Chitinschicht 379.
 Chiton 342.
 Chlamydoconcha 343.
 Chlamydoselache 545.
 Chloëopsis 445.
 Choanoflagellaten 187.
 Choloepus 616.
 Chondrilla 210.
 Chondrioderma 183.
 Chondrostei 547.
 Chorda dorsalis 31, 308
 481.
 Chordonier 306.
 Chorioidea 116.
 Chorioidealdrüse 537.
 Chorion 613.
 Chromatin 57.
 Chromidien, Chromidial-
 netz, Chromidialapparat
 58.
 Chromatophoren 369. ¶
 Chromosomen, Individuali-
 tät, Verschiedenartigkeit
 60.
 Chrysomelinen 450.
 Chrysomitren 225.
 Chrysomonadinen 185.
 Chrysopa 448.
 Chylusgefäße 101.
 Cicadarien 456.
 Cicindela 450.
 Ciconia 592.
 Ciliaten 196.
 Cilioflagellaten 188.
 Cimex 455.
 Cingulaten 615.
 Cione 309.
 Cirroteuthiden 376.
 Cirrus 106, 254.

Cirripeden 402.
 Citigraden 470.
 Cladoceren 401.
 Cladocora 239.
 Clamatores 593.
 Clamydoselache 545.
 Clathrulina 175.
 Clavellina 311.
 Clepsidrina 192.
 Clepsine 298.
 Clitellum 292.
 Clupea 551.
 Clypeastriden 332.
 Cnethocampa 461.
 Cnidarien 213.
 Coadaptation 41.
 Cocciden 456.
 Coccidium 193.
 Coccinella 450.
 Coccus 456.
 Coccyges 592.
 Codonocladium 187.
 Coecilia 563.
 Cölenteraten 207.
 Cölenteron 207.
 Cölhelminthen 274.
 Coelodendrum 180.
 Cölum 97.
 Coeloplana 242.
 Coeloria 239.
 Cönenchym 235.
 Cönosark 216, 235.
 Coenurus 270.
 Coleopteren 448.
 Colibri 593.
 Collare 185, 209.
 Collemboles 443.
 Collozoum 179.
 Coloborhombus 40.
 Coluber 574.
 Colubriformia 574.
 Columba 590.
 Colymbus 592.
 Comatuliden 328.
 Commissur 109.
 Compsognathus 578.
 Condylarthren 624.
 Conjunctiva 508.
 Conjugation 169.
 Connective 110.
 Conochilus 274.
 Contractile Vacuole 157.
 Conus arteriosus 542.
 Convoluta 252.
 Copelaten 307.
 Copepoden 394.
 Copulation 169.
 Coraciformes 593.
 Corallium 234, 237.
 Cordylophora 222.
 Coregonus 551.
 Corium 90, 480.
 Cornacuspongien 213.
 Cornea 116, 506.
 Coronella 574.
 Coronula 405.

Correlation 12.
 Corrodentien 443.
 Corvus 593.
 Corycäiden 396.
 Corymorpha 223.
 Costia 187.
 Cotingiden 593.
 Cottus 549.
 Cotyledonen 613.
 Cotylogonimus 259.
 Cotylosaurier 578.
 Coxaldrüsen 463.
 Crangon 419.
 Crania 306.
 Craspedote Meduse 217.
 Craspedotella 188.
 Crassatella 343.
 Crassilinguien 571.
 Crenilabrus 552.
 Creodontien 619.
 Crevettinen 410.
 Crex 592.
 Cricotus 578.
 Crinoideen 325.
 Crocodilus 577.
 Crossopterygier 548.
 Crotalus 575.
 Crustaceen 389.
 Cryptobranchus 561.
 Cryptocephala 291.
 Cryptochiton 342.
 Cryptodiren 577.
 Cryptoniscus 412.
 Cryptopentameren 450.
 Cryptotetrameren 450.
 Ctenzia 469.
 Ctenophoren 239.
 Ctenoplana 242.
 Cubomedusen 230.
 Cuculus 593.
 Cucumaria 334.
 Culcita 324.
 Culex 459.
 Cumaceen 407.
 Cunina 224.
 Cupressocrinus 328.
 Curculioniden 450.
 Cursores 589.
 Cursorien 446.
 Cuticula 66.
 Cutis 90.
 Cuvier 13, 17.
 Cyamus 419.
 Cyclas 351.
 Cyclobranchier 363.
 Cyclocnemarien 238.
 Cyclometopen 419.
 Cycloposthium 202.
 Cyclops 30, 396.
 Cyclostoma 364.
 Cyclostomen 527.
 Cydippe 242.
 Cygnus 591.
 Cymbulia 362.
 Cymothoecca 412.
 Cynipis 452.

Cynocephalus 630.
 Cynomorphen 630.
 Cynthia 311.
 Cypraea 364.
 Cypridina 402.
 Cyprinus 551.
 Cypris 402.
 Cypselomorphen 593.
 Cypselus 593.
 Cyrtiden 180.
 Cysticeroid 266.
 Cysticercus 265, 270.
 Cystid 302.
 Cystoideen 328.
 Cystoflagellaten 188.
 Cystonecten 225.
 Cytopharynx 167, 187.
 Cytopyge 167, 187.
 Cytostom 167, 187.

Dachs 618.
 Dactylopterus 552.
 Dactylethra 562.
 Danaiden 39.
 Daphnia 401.
 Darm 91.
 Darmfaserblatt 145.
 Darwin (Erasmus) 18.
 Darwin (Charles) 19.
 Dasselbeulen 459.
 Dasybus 615.
 Dasyurus 612.
 Daudebardia 365.
 Davainea 271.
 Decapoden 375, 414.
 Decidua 614.
 Deciduat 614.
 Decticus 447.
 Degeeria 443.
 Deilephila 461.
 Deima 334.
 Delphinus 627.
 Demodex 471.
 Dendrochiroten 334.
 Dendrocoelum 253.
 Dendrophyllia 239.
 Dentalium 352.
 Denticeteu 627.
 Dermanyssus 471.
 Dermatobia 459.
 Dermapteren 446.
 Dermochelys 577.
 Derotremen 561.
 Descendenztheorie 16.
 Desmognathus 558.
 Desmodont 344.
 Desoria 443.
 Desorsche Larve 272.
 Determinanten 135.
 Deutomerit 191.
 Devon 165.
 Diaptomus 396.
 Diastole 99.
 Diastylis 407.
 Diblasterien 214.

- Dibothriocephalus 268.
 Dibranchiaten 375.
 Dichobune 624.
 Dicotyles 622.
 Dicrocoelium 258.
 Dicyemiden 206.
 Dicyonodon 578.
 Didelphier 611.
 Didelphys 612.
 Didunculus 590.
 Didus 590.
 Diffugia 182.
 Digenea 256.
 Diluvium 165.
 Dimyarier 344, 350.
 Dingo 162.
 Dinobryon 187.
 Dinoflagellaten 188.
 Dinornis 589.
 Dinosaurier 578.
 Dinotherium 625.
 Diodon 552.
 Dioecocetus 262.
 Diomedea 591.
 Diotocardier 363.
 Diphyerck 33, 535.
 Diplodocus 578.
 Diplopoden 423.
 Diplopteren 453.
 Diplozoon 255.
 Dipneumones 470, 553.
 Dipneusten 553.
 Diporpa 255.
 Diprotodontien 612.
 Dipsadiden 575.
 Dipteren 457.
 Dipylidium 269.
 Disciden 179.
 Discina 306.
 Discodactylen 563.
 Discodermnia 212.
 Discomedusen 229.
 Disconanthen 226.
 Discoplacentalier 614.
 Distomum 254, 256.
 Diurni 594.
 Doehmius 280.
 Dolichoderinen 454.
 Doliolum 313.
 Dolychoglossus 299.
 Domestikation 35.
 Donacia 450.
 Dondersia 342.
 Doris 361.
 Doritis 461.
 Dorsch 551.
 Dorylinen 454.
 Doryphora 450.
 Dotterstock 249.
 Draco 571.
 Dracunculus 282.
 Drepanidotaenia 271.
 Dreyssena 350.
 Drohnen 441, 453.
 Dromaeus 589.
 Dromedar 623.
 Dromia 419.
 Dronten 590.
 Drosseln 593.
 Drüsen 68.
 Drüsenmagen 93.
 Dryophis 575.
 Dugong 626.
 Dujardin 15, 52.
 Dytisciden 450.
 Dynastes 450.
 Dysodont 344.
 Ecardines 306.
 Echidna 610.
 Echinocardium 332.
 Echinococcus 270.
 Echinoeyamus 332.
 Echinodermen 317.
 Echinoideen 328.
 Echinometriden 331.
 Echinorhynchus 283.
 Echinospaerites 328.
 Echinus 331.
 Echiurus 295.
 Echsen 570.
 Eciton 455.
 Ectoblast 144.
 Ectoderm 92, 144.
 Ectoparasiten 155.
 Ectoprocten 301.
 Ectosark 174.
 Edelkoralle 237.
 Edelfalke 594.
 Edentaten 615.
 Edriophthalmen 408.
 Edwardsia 237.
 Effodientien 615.
 Egelwürmer 296.
 Eichhorn 11.
 Eichhörnchen 620.
 Eidechsen 571.
 Eiderente 591.
 Eigenwarme Tiere 101.
 Eimeria 193.
 Einsiedlerkrebs 156, 419.
 Eintagsfliege 444.
 Eireife 130.
 Eisbär 618.
 Eisvogel 593.
 Eiszeit 165.
 Eizelle 70.
 Elapiden 574.
 Elasipoden 334.
 Elastisches Gewebe 75.
 Elateren 184.
 Elateriden 450.
 Elasmobranchier 543.
 Elch 624.
 Elektrische Organe 108, 546.
 Elephas 625.
 Elysia 361.
 Elytren 431.
 Empusa 446.
 Emys 577.
 Encope 332.
 Encystierung 170.
 Endostyl 307.
 Enopla 293.
 Entamoeba 175.
 Endoblast 144.
 Ente 591.
 Entelops 615.
 Entenmuschel 404.
 Enteropneusten 299.
 Enteroxenus 334.
 Entocolax 334.
 Entoconcha 334.
 Entocnemarien 239.
 Entoderm 92, 144.
 Entomotraken 394.
 Etoniscus 412.
 Entoparasiten 155.
 Entophagen 452.
 Enteroprocten 301.
 Entosark 174.
 Entosternum 462.
 Entovalva 334.
 Eohippus 624.
 Eozän 165.
 Eozoon 183.
 Epanorthiden 613.
 Epeira 462, 470.
 Ependym 111.
 Ephemera 444.
 Ephippium 401.
 Ephippodonta 343.
 Ephydatia 213.
 Ephyra 227.
 Epiblast 144.
 Epidermis 90.
 Epigenesis 14.
 Epiphagma 355.
 Epistylis 202.
 Epithelgewebe 64.
 Epithelmuskelzellen 80.
 Epitoc 289.
 Eporosen 238.
 Equus 622.
 Erbllichkeit 36.
 Eriocephaliden 460.
 Erichthus 414.
 Erinaceus 616.
 Eristalis 459.
 Ernährung, Organe der-
 selben 90.
 Errantien 291.
 Erycephaliden 460.
 Eryophyiden 471.
 Eryops 578.
 Erythropsis 188.
 Esel 622.
 Esox 551.
 Estheriden 400.
 Euborlasia 272.
 Eucopopoden 396.
 Eucrinoiden 328.
 Eucyrtidium 180.
 Eudendrium 223.
 Eudoxia 225.
 Euganoiden 548.
 Euglena 184, 187.

Euglypha 182.
 Eulen (Schmetterlinge) 460.
 Eulen (Vögel) 594.
 Eumenes 453.
 Eunice 289.
 Euniciden 291.
 Eupagurus 419.
 Euphausia 413.
 Euphausiden 413.
 Euplectella 212.
 Euryale 325.
 Eurystomen 474.
 Euscorpius 467.
 Euspongia 213.
 Eustachius 10.
 Exkretionsorgane 101.
 Exocoetus 552.
 Exuvie 380.

Fabricius ab Aquapendente 11.

Facettenauge 384.
 Fadenwürmer 276.
 Falco 594.
 Fasan 590.
 Fasciola 258.
 Fasciolopsis 259.
 Faultiere 615.
 Favia 239.
 Fecampia 253.
 Feder 579.
 Federlaus 444.
 Felis 618.
 Fierasfer 334, 551.
 Filaria 262.
 Filibranchier 349.
 Fingertier 628.
 Finken 593.
 Finnen 265, 270.
 Fischasseln 412.
 Fischbein 627.
 Fische 529.
 Fischotter 618.
 Fissilinguier 571.
 Fissipedier 618.
 Fissurella 363.
 Flabellum 238.
 Flagellaten 184.
 Flamingo 592.
 Fledermäuse 616.
 Fleischbeutler 612.
 Fliegen 459.
 Fliegende Fische 552.
 Fliegende Hunde 617.
 Flöhe 459.
 Flohkrebse 409.
 Flügelschnecken 362.
 Flunder 551.
 Flußkrebse 419.
 Flustra 303.
 Foraminiferen 180.
 Forelle 551.
 Forficula 446.
 Formica 454.
 Fossorien 453.

Fregata 592.
 Fringilla 593.
 Froschlurche 562.
 Frösche 562.
 Frugivoren 617.
 Fuchs (Vanessa) 461.
 Fuchs (Vulpes) 618.
 Fulgora 456.
 Fuligo 184.
 Fungia 238.
 Funiculus umbilicalis 614.
 Funktionswechsel 12, 88.
 Furca 394.
 Furchungsprozeß 140.
 Furcula 581.

Gabelgemse 624.
 Gadus 551.
 Galen 10.
 Galeodes 466.
 Galeopithecus 616.
 Gallen (Galläpfel) 452.
 Gallinaei 590.
 Gallinago 592.
 Gallus 590.
 Gammarus 410.
 Gamasus 381, 471.
 Ganglienknötchen 109.
 Ganglienzellen 83.
 Ganoiden 546.
 Gans 591.
 Garneelen 418.
 Gasterosteus 552.
 Gastrochäniden 352.
 Gastropacha 461.
 Gastrophilus 459.
 Gastropoden 352.
 Gastrovaskularsystem 97, 207.
 Gastrula 143.
 Gaumenkauer 534.
 Gavialis 577.
 Gazelle 624.
 Gecarcinus 420.
 Geckonen 571.
 de Geer 11.
 Gehirn 110, 498.
 Gehörorgan 113.
 Geier 594.
 Geißelinfusorien 184.
 Geißelkammern 210.
 Geißelskorpione 466.
 Gelasimus 420.
 Gemmulae 213.
 Gemse 624.
 Generatio spontanea 124.
 Generationswechsel 128, 219, 313.
 Genostoma 251.
 Geoffroy St. Hilaire 18.
 Geocores 456.
 Geodia 212.
 Geometra 460.
 Geonemertes 273.
 Geophilus 425.
 Geotria 529.

Geotrupes 450.
 Gephyreen 295.
 Germinalselektion 42.
 Geruchsorgane 112.
 Geryoniden 224.
 Geschlechtsorgane 103.
 Geschmacksorgane 112.
 Gessner 9.
 Gewebe 63.
 Geweih 623.
 Gibbon 630.
 Gigantorhynchus 283.
 Gigantostraca 474.
 Giraffe 623.
 Glandiceps 299.
 Glasschwämme 212.
 v. Gleichen-Rußwurm 11.
 Gletscherfloh 443.
 Glia 111.
 Gliederfüßer 378.
 Gliedertiere 381.
 Glires 619.
 Globigerina 183.
 Glochidien 349.
 Glomeris 424.
 Glossina 187, 459.
 Glossobalanus 299.
 Glugea 196.
 Glycera 79.
 Glyptodonten 615.
 Gnathobdellen 298.
 Goethe 12, 18.
 Goetze 11.
 Goldfisch 551.
 Gonochorismus 104.
 Gonophore 220.
 Gonothea 222.
 Gordius 283.
 Gorgonia 237.
 Gorilla 630.
 Gradflügler 445.
 Grallatores 592.
 Graptolitha 460.
 Gregarinarien 189.
 Gressorien 446.
 Grew, Nehemia 50.
 Grille 447.
 Gromia 54, 182.
 Grus 592.
 Gryllotalpa 447.
 Gryllus 447.
 Gryppotherium 616.
 Guaninkristalle 531.
 Gürteltiere 615.
 Gulo 618.
 Gunda 253.
 Gymnarchus 513.
 Gymnodonten 552.
 Gymnophionen 563.
 Gymnorhinen 617.
 Gymnosomata 362.
 Gymnotus 551.
 Gynandromorphie 105.
 Gypaëtes 594.
 Gyriophilus 558.
 Gyrodactylus 255.

Haare 594.
Haarsterne 325.
Habicht 594.
Haeckel 20.
Haemalbögen 483.
Haemamoeba 195.
Haementaria 299.
Haemodipsa 299.
Hämoglobin 78.
Haemopsis 299.
Hämosporidien 194.
Hänfling 593.
Häutung 379.
Haifische 544.
Halbaffen 627.
Halicore 626.
Halicryptus 296.
Haliomnus 179.
Haliotis 363.
Halla 291.
Haller 14.
Halteren 458.
Hamiglossen 363.
Hapale 630.
Hase 620.
Hatteria 570.
Hauptkern 198.
Hausen 548.
Haushuhn 590.
Haustellum 457.
Hautfaserblatt 145.
Hautflügler 451.
Hechte 551.
Hectocotylus 374.
Hedyliden 362.
Heilbutt 551.
Heimchen 447.
Helioporaceen 237.
Helizoen 175.
Helix 366.
Hemimetabole Insekten 438.
Hemielytren 431. 455.
Hemipteren 455.
Heptanchus 545.
Heringe 551.
Hermaphroditismus 104.
Hermelin 618.
Herpestes 618.
Herrentiere 628.
Herz 98, 339, 387, 515.
Hesperornis 594.
Heterakis 280.
Heterocerk 33, 548.
Heterocerken 548.
Heteroconchen 350.
Heterocotylea 255.
Heterodera 279.
Heterodont 344.
Heterogonie 129, 257.
Heteromera 450.
Heteromyarier 344, 350.
Heteronereis 289.
Heteronom 123.
Heteronomie 380.
Heteropoden 364.

Heteropteren 455.
Heterosyllis 289.
Heterotis 513.
Heterotrichen 201.
Heuschrecken 447.
Hexactinelliden 212.
Hexacorallien 237.
Hexanchus 545.
Hexapoden 426.
Hipparion 624.
Hippobosca 459.
Hippocampus 552.
Hippoglossus 551.
Hippokrates 10.
Hippopotamus 622.
Hippospongia 212.
Hirsche 624.
Hirschkäfer 450.
Hirudineen 296.
Hirudo 298.
Hirundo 593.
Höhlenbär 619.
Hörner 623.
Holarktische Region 163.
Holoblastische Eier 141.
Holocephalen 596.
Holometabole Insekten 438.
Holostomum 256.
Holostei 548.
Holothuria 332.
Holotrichen 201.
Holzbock 471.
Holzwespen 452.
Homarus 419.
Homaxon 120.
Homo 630.
Homocerkie 33, 536, 549.
Homoiotherme Tiere 101.
Homolog 12.
Homomyarier 350.
Homonom 123.
Homopteren 450.
Hoplonemertinen 273.
Hormiphora 242.
Hornschwämme 212.
Huchen 551.
Huf 480.
Huftiere 620.
Hühner 590.
Hummel 453.
Hummer 419.
Hund 618.
Hundelaus 444.
Hyaena 618.
Hyalaea 362.
Hyalonema 212.
Hyalospongien 312.
Hydra 215, 222.
Hydrachna 471.
Hydranth 216.
Hydrarien 222.
Hydrocaulus 216.
Hydrocorallinen 223.
Hydrocores 456.
Hydrodromici 456.

Hydroidpolyp 215.
Hydromedusen 214.
Hydrometra 456.
Hydrophiden 575.
Hydrophiliden 450.
Hydropsyche 448.
Hydrorhiza 216.
Hydrosauria 575.
Hydrotheca 216.
Hydrozoen 214.
Hydrus 575.
Hyla 563.
Hylobates 630.
Hylobes 560.
Hylurgus 450.
Hymenolepis 269.
Hymenopteren 451.
Hyocrinus 327.
Hyostylie 534.
Hyperinen 410.
Hyperoartien 529.
Hyperotreten 528.
Hypoblast 144.
Hypobranchialrinne 307.
Hypoderma 459.
Hypophysis 310, 501.
Hypotrichen 203.
Hydracotherien 624.
Hydrax 625.
Hystricognathen 620.
Hystrix 620.

Janthina 360.
Julus 424.
Jura 165.

Ibis 592.
Ichneumon 618.
Ichneumoniden 452.
Ichthyodorulithen 543.
Ichthyophis 563.
Ichthyornis 594.
Ichthyosaurier 578.
Idioplasmia 134.
Idiosepsius 375.
Igel 616.
Iguaniden 571.
Iguanodon 578.
Imago 437.
Impennes 592.
Imperforaten 182.
Inaequitelen 470.
Indeciduat 614.
Infusorien 196.
Ingluvies 93.
Inia 626.
Insekten 426.
Insektivoren 616.
Insessores 588.
Integripalliaten 351.
Intertarsalgelenk 583.
Inuus 630.
Invagination 144.
Irene 223.
Irregulares 331.
Iris 116, 506.

Isis 237.
 Isodont 344.
 Isogameten 169.
 Isolierung, geographische 45.
 Isopoden 410.
 Ixodes 471.

Kabeljau 551.
 Käfer 448.
 Käferschnecken 342.
 Kältestarre 55.
 Känguruh 613.
 Känozoische Zeit 165.
 Käsemilben 471.
 Käuzchen 594.
 Kakadu 592.
 Kalkschwämme 211.
 Kameel 623.
 Kaltblüter 101.
 Kampf ums Dasein 36.
 Kaninchen 620.
 Kapschwein 615.
 Karausche 551.
 Karpfen 551.
 Karpfenläuse 397.
 Karyogamie 169.
 Karyokinese 60.
 Katze 618.
 Kaulquappe 560.
 Kaumagen 93, 586.
 Keimblätter 143.
 Keimblättertheorie 14.
 Keimepithel 103.
 Keimstock 249.
 Kellerasseln 412.
 Kernteilung 59.
 Kiebitz 592.
 Kieferbogen 489.
 Kieferregel 299.
 Kieferkauer 548.
 Kieferspinner 461.
 Kielschnecken 364.
 Kiemen 96, 346.
 Kiemenbogen 489, 532.
 Kiemenfüßler 396.
 Kieselschwämme 212.
 Kilch 551.
 Kiwi 589.
 Klapperschlange 575.
 Klettervogel 592.
 Klippschiefer 625.
 Kloake 94.
 Kloakentiere 609.
 Knochen 76.
 Knochenfische 548.
 Knorpel 75.
 Knorpelfische 543.
 Knorpelganoiden 547.
 Knospung 59, 126.
 Koenenia 466.
 Koloradokäfer 450.
 Kohlweißling 461.
 Kometenform 322.
 Kondor 594.
 Korallentiere 230.

Kormoran 592.
 Krabben 419.
 Krähe 593.
 Krallenaffen 630.
 Kralle 480.
 Kranich 592.
 Kratzer 283.
 Krätzmilben 471.
 Krebse 419.
 Krebstiere 389.
 Kreide 165.
 Kreiswirbler 303.
 Kreuzotter 575.
 Kreuzspinne 470.
 Kriechtiere 563.
 Kröten 562.
 Kropf 93, 586.
 Küchenschabe 446.
 Kugelasseln 412.
 Kuckucke 592.

Laberdan 551.
 Labidosaurus 578.
 Labidura 446.
 Labriden 552.
 Labyrinthodonten 562.
 Lacerta 571.
 Lachse 551.
 Lämmergeier 594.
 Laemodipoden 410.
 Läuse 457.
 Lagopus 590.
 Lama 623.
 Lamarek 12, 18.
 Lamellibranchiaten 342.
 Lamellicornier 450.
 Lamellirostres 591.
 Lamblia 187.
 Lamna 480.
 Lamniden 545.
 Lampyrus 450.
 Languste 419.
 Larus 591.
 Laterne des Aristoteles 331.
 Latrodectes 468, 470.
 Laubfrösche 563.
 Laufkäfer 450.
 Laufvögel 589.
 Leander 419.
 Leber 94.
 Lebertran 551.
 Leberegel 258.
 Leeuwenhoek 11.
 Leguane 571.
 Leishmania 188.
 Lemur 628.
 Lepas 404.
 Lepidopteren 460.
 Lepidosaurier 569.
 Lepidosiren 553.
 Lepidosteus 548.
 Lepisma 443.
 Leptocardier 524.
 Leptocephaliden 550.
 Leptodiscus 188.
 Leptodora 401.

Leptomedusen 223.
 Leptoplane 252.
 Leptoptilus 592.
 Leptostaca 407.
 Leptus 471.
 Lepus 629.
 Lerchen 593.
 Lernaee 396.
 Lernaecocera 397.
 Lernaepodiden 396.
 Lernanthropus 395.
 Leuchtorgane 117.
 Leuchtwürmchen 450.
 Leuckart 15.
 Leuconen 212.
 Leucetta 212.
 Libellula 444.
 Ligula 268.
 Limacina 362.
 Limax 366.
 Limicolen 292.
 Limnadia 400.
 Limnaeus 366.
 Limnocyda 221.
 Limnocydonium 221.
 Limnoria 412.
 Limulus 473.
 Lineus 273.
 Linguatuliden 471.
 Lingula 306.
 Linkia 322.
 Linné 8, 16.
 Lippfische 552.
 Lithistiden 212.
 Lithodomus 350.
 Locusta 447.
 Löffelstörre 548.
 Löwe 618.
 Lohblüte 184.
 Lohmanella 206.
 Loligo 367, 376.
 Longipennes 591.
 Lophius 552.
 Lophobranchier 552.
 Lophogastriden 413.
 Lophophor 303.
 Lophopoden 303.
 Lophyrus 452.
 Lori 628.
 Loricate 419.
 Lota 551.
 Lovensche Larve 287.
 Loxosoma 301.
 Lucanus 450.
 Lucernaria 230.
 Luchs 618.
 Lucioperca 552.
 Lumbricus 293.
 Lungen 96, 513.
 Lungenschnecken 365.
 Lurche 554.
 Lurichfische 553.
 Luscinia 593.
 Lutra 618.
 Lycosa 470.
 Lyell 19.

- Lymphe 77.
 Lymphgefäße 100.
 Lyonet 11.
 Lytta 450.
M
 Machilis 443.
 Macrobiotus 475.
 Macrochiropteren 617.
 Macrodrili 293.
 Macrogameten 169.
 Macrophthalmia 529.
 Macropodiden 613.
 Macropus 613.
 Mactra 343.
 Macruren 418.
 Madenwurm 279.
 Madrepora 239.
 Madreporenplatte 318.
 Maeandrina 238.
 Magen 93.
 Maifisch 551.
 Maikäfer 450.
 Maja 419.
 Maki 628.
 Makrelen 552.
 Malacobdella 271.
 Malacocotylea 256.
 Malacodermen (Anthozoen)
 237, 450.
 Malacodermen (Käfer) 450.
 Malacopteren 551.
 Malacostraken 406.
 Malapterurus 551.
 Malaria 194, 459.
 Mallophagen 444.
 Malmignatte 468.
 Malpighi 11, 50.
 Mammalia 594.
 Mammut 625.
 Manatus 626.
 Mandibel 382.
 Manis 615.
 Manitherien 615.
 Manteltiere 306.
 Mantis 446.
 Marabu 592.
 Marder 618.
 Margaritana 351.
 Marienkäferchen 450.
 Marsipobranchier 527.
 Marsupialier 611.
 Mastigophoren 184.
 Mastodon 625.
 Mauerrasseln 411.
 Mauerschwalben 593.
 Maullesel 622.
 Maultiere 622.
 Maulwurf 616.
 Maulwurfsgrille 447.
 Maus 620.
 Maxille 382.
 Meckel 12.
 Medinawurm 282.
 Meduse 215.
 Meerkatze 630.
 Meerleuchten 118.
 Meerschweinchen 620.
 Megachile 453.
 Megalobatrachus 561.
 Megalopalarve 418.
 Megapodius 590.
 Megascolides 293.
 Megastoma 187.
 Megatherium 616.
 Mehlwurm 450.
 Meisen 593.
 Meleagrina 350.
 Meleagris 590.
 Meles 618.
 Meloë 450.
 Meloiden 450.
 Melolontha 450.
 Melophagus 459.
 Melopsittacus 592.
 Membranaceen 456.
 Mendelsches Gesetz 135.
 Menobranchus 561.
 Menopoma 561.
 Menschen 630.
 Menuriden 593.
 Mephitis 618.
 Mermithiden 283.
 Meroblastische Eier 142.
 Meryhyppus 624.
 Mesenchym 145.
 Mesenterialfilamente 232.
 Mesenterien 97.
 Mesenteron 93.
 Mesepithel 145.
 Mesoblast 144.
 Mesoderm 96, 209.
 Mesohyppus 624.
 Mesostomum 252.
 Mesozoische Zeit 165.
 Metagam 170.
 Metagenesis 128.
 Metameren 122.
 Metamorphose 149, 437.
 Metanauplius 418.
 Metazoen 206.
 Methone 40.
 Miastor 437, 459.
 Microchiropteren 617.
 Microdrili 292.
 Microgameten 169.
 Microgaster 452.
 Microlepidopteren 460.
 Microlestes 611.
 Microplana 253.
 Micropterygiden 460.
 Microstomum 252.
 Microtelyphoniden 466.
 Miesmuschel 350.
 Migrationstheorie 45.
 Milben 470.
 Milliola 183.
 Millepora 223.
 Milz 517.
 Mimicry 38.
 Miozän 165.
 Miohyppus 624.
 Mistkäfer 450.
 Mitochondrien 55.
 Mitosis 60.
 Moa 589.
 Mönch 593.
 Möritherien 625.
 Möven 591.
 Mohl 51.
 Molge 561.
 Mollusca 336.
 Molluscoiden 244.
 Molpadia 335.
 Monactinelliden 213.
 Monasciden 311.
 Monaxonie 120.
 Moneren 174.
 Moniezia 270.
 Monocaulus 222.
 Monocystis 192.
 Monodelphier 613.
 Monodon 627.
 Monogenea 255.
 Monogonie 125.
 Monomyarier 344, 350.
 Monopneumones 553.
 Monopyleen 179.
 Monorhinen 527.
 Monospermie 132.
 Monostomum 256, 259.
 Monothalamien 182.
 Monotocardier 363.
 Monotremen 609.
 Montée 550.
 Moostierchen 300.
 Mordacia 529.
 Morphologie 2.
 Moschus 624.
 Moschusochse 624.
 Moskito 459.
 Motacilliden 593.
 Motten 460.
 Mücken 458.
 Müller, Joh. 6.
 Müller O. F. 11.
 Muriciden 364.
 Mus 620.
 Musang 618.
 Musca 459.
 Muschelkrebse 401.
 Muscheltiere 342.
 Musivisches Sehen 386.
 Muscarien 459.
 Muskelgewebe 79.
 Mustela 618.
 Mustelus 544.
 Mussa 239.
 Mutationstheorie 43.
 Mycetes 630.
 Mycetozoen 183.
 Mygale 469.
 Mygymia 40.
 Myiden 351.
 Myocommata (Myotome)
 495.
 Myopsiden 375.
 Myrianida 288.
 Myriapoden 423.

Myrmecocystis 454.
 Myrmecophaga 615.
 Myrmecophilen 455.
 Myrmeleontiden 448.
 Myrmicinen 454.
 Mysis 413.
 Mysisstadium 418.
 Mysticeten 627.
 Mytilus 350.
 Myxidium 196.
 Myxine 528.
 Myxobolus 195.
 Myxomyceten 183.
 Myxosporigen 211.
 Myxosporiden 195.
Nachtigall 593.
 Nachtraubvögel 594.
 Nachtschwalben 593.
 Naegeli 47.
 Nagana-Seuche 187.
 Nagetiere 619.
 Nagel 480.
 Nais 293.
 Naja 574.
 Najaden 351.
 Narcomedusen 224.
 Narwal 627.
 Nashorn 622.
 Nashornvögel 593.
 Nasselarien 179.
 Natantia 418.
 Natatores 590.
 Nattern 574.
 Naupliusstadium 30, 393,
 418.
 Nausithoë 230.
 Nautilus 369, 375.
 Nearktische Region 161.
 Nebalia 407.
 Nebenkern 198.
 Nebenniere 521.
 Necturus 561.
 Needhamsche Schläuche
 373.
 Nemathelminthen 276.
 Nematoden 276.
 Nemertes 273.
 Nemertinen 271.
 Nemocera 458.
 Neocrinoiden 328.
 Neogaea 162.
 Neomenia 342.
 Neophron 594.
 Neotropische Region 161.
 Nepa 456.
 Nephelis 298.
 Nephridien 102.
 Nephrops 419.
 Nereis 286, 289.
 Nervengewebe 82.
 Nervensystem 108, 497.
 Nesopithecus 628.
 Nesselkapseln 214.
 Nesseltiere 213.
 Nestflüchter 588.

Nesthocker 588.
 Netzflügler 547.
 Neunauge 529.
 Neurapophysen 483.
 Neuronen 85.
 Neuropteren 447.
 Neuzeit 165.
 Nidamentaldrüsen 373.
 Niere 102, 518.
 Nierenspritze 340.
 Nilpferd 622.
 Niphargus 410.
 Noctiluca 188.
 Noctua 461.
 Nocturni 594.
 Non-Ruminantien 622.
 Nomartha 615.
 Nonne 461.
 Nosema 196.
 Notidaniden 545.
 Notodelphys (Anure) 560.
 Notodelphys (Copepode)
 396.
 Notogaea 161.
 Notonecta 456.
 Notoryctes 612.
 Nototrema 560.
 Nucleus 55.
 Nuculiden 350.
 Nudibranchia 361.
 Nummuliten 183.
 Nyctotherus 201.

Ocapia 163, 623.
 Ocellaten 223.
 Ocnaria 104, 461.
 Octocorallien 237.
 Octopoden 375.
 Octopus 367.
 Odontoglossen 363.
 Odontolcen 594.
 Odontornithes 594.
 Odontotormen 594.
 Oedipoda 447.
 Ögopsiden 373.
 Ökologie 4.
 Ösophagus 93.
 Östriden 459.
 Ohrenrobbe 619.
 Ohrwürmer 446.
 Oicopleura 308.
 Oken 14.
 Oligocän 165.
 Oligochäten 292.
 Olme 561.
 Oniscus 411.
 Ontogenie 3.
 Onychophoren 421.
 Ooperipatus 423.
 Opalina 201.
 Operculum 355.
 Ophiactis 325.
 Ophididen 551.
 Ophidier 572.
 Ophidiaster 322.
 Ophiocnida 325.

Ophiocoma 325.
 Ophioglyphia 325.
 Ophiophagus 574.
 Ophiothela 325.
 Ophiotrix 325.
 Ophisaurus 572.
 Ophiuroideen 324.
 Ophryoscolex 202.
 Opisthobranchier 361.
 Opisthoglyphen 575.
 Opisthopatus 423.
 Opisthorchis 259.
 Opossum 612.
 Orang Utang 630.
 Orbitelen 470.
 Orchestia 409.
 Ordensbänder 461.
 Orgelkoralle 237.
 Orgyia 461.
 Orientalische Region 161.
 Ornithodelphier 609.
 Ornithopoden 578.
 Ornithorhynchus 610.
 Orohippus 624.
 Orthonectiden 206.
 Orthoneurie 357.
 Orthopteren 445.
 Orthoceros 615.
 Oscarella 212.
 Oscines 593.
 Osphradium 338, 349.
 Ostracien 552.
 Ostracoden 401.
 Ostrea 350.
 Otaria 610.
 Otis 592.
 Oudenodon 578.
 Ovibos 623.
 Ovicellen 302.
 Ovipare Tiere 149.
 Ovomammalien 609.
 Ovivipare Tiere 149.
 Ovis 623.
 Oxyrhynchen 419.
 Oxytomen 419.
 Oxyuris 279.
 Ozobranchus 298.
Faarhufer 622.
 Pachydermen 622.
 Pachylemuriden 628.
 Pachytylus 447.
 Paedogenesis 127.
 Pagurus 419.
 Paläaden 405.
 Palaemon 419.
 Palaemonetes 418.
 Paläarktische Region 161.
 Paläocrinoiden 328.
 Paläocystiden 328.
 Paläontologie 4.
 Paläospondylus 529.
 Paläotherium 624.
 Paläozoische Zeit 165.
 Palinurus 419.
 Palolowurm 289.

- Palpigraden 466.
 Paludicellen 303.
 Paludina 364.
 Pancreas 94, 451.
 Panorpa 448.
 Panzerkrebse 412.
 Panzerwelse 551.
 Papageien 592.
 Papiernautilus 376.
 Papilio 461.
 Paradiesvögel 41, 593.
 Paradoxides 406.
 Paradoxurus 618.
 Paragonimus 259.
 Paramaecium 198.
 Paraseison 274.
 Parasitica 396.
 Parasitismus 154.
 Pariden 593.
 Parietalganglion 339.
 Parietalorgan 501.
 Parthenogenesis 127, 437.
 Parthenogoniden 186.
 Passeres 593.
 Patella 354, 363.
 Pauropoden 425.
 Pavian 630.
 Pavo 590.
 Pecora 623.
 Pecten 350.
 Pedalganglion 338.
 Pedaten 334.
 Pedicellarien 332.
 Pedicellina 302.
 Pediculus 457.
 Pediculaten 552.
 Pedipalpen 466.
 Pelagia 229.
 Pelagische Tiere 164.
 Pelagotheruriden 335.
 Pelecannus 592.
 Pelecypoden 342.
 Pelias 575.
 Pellicula 197.
 Pelmatozoen 321.
 Pelobates 562.
 Pelomyxa 175.
 Peltogaster 405.
 Pelycodus 628.
 Penaeus 419.
 Pennatula 237.
 Pentacerontiden 324.
 Pentacrinus 326.
 Pentamera 450.
 Pentastomum 472.
 Pentatomiden 456.
 Pentremites 328.
 Pepsin 94.
 Pepton 94.
 Perameles 612.
 Perca 552.
 Perdix 590.
 Pereion 380.
 Perennibranchiaten 561.
 Perforaten 183, 239.
 Perforatorium 71.
 Pericard 98.
 Perichaeta 292.
 Periderm 216.
 Peridinium 188.
 Peripatoides 423.
 Peripatopsis 423.
 Peripatus 28, 423.
 Periphylla 230.
 Periplaneta 446.
 Periproct 329.
 Peripyleen 179.
 Perischoëchiniden 329.
 Perissodactylen 622.
 Peristaltik 94.
 Peristom 215, 329.
 Perithoracalraum 309.
 Peritoneum 97.
 Peritrichen 201.
 Perla 445.
 Perlen 345, 350.
 Perm 165.
 Perlmutterschicht 345.
 Peromedusen 230.
 Peropoden 574.
 Petaurus 613.
 Petromyzon 529.
 Pfau 590.
 Pfeilschwänze 473.
 Pfeilwürmer 274.
 Pferd 622.
 Pferdeegel 299.
 Pflanzenbeutler 612.
 Pflanzenläuse 456.
 Pflanzentiere 207.
 Phaeodarien 179.
 Phalangium 468.
 Phalangista 613.
 Phalangioideen 468.
 Phalacrocorax 592.
 Phallusia 311.
 Phanerocephala 292.
 Phaneroglossen 562.
 Pharyngognathen 551.
 Pharynx 93.
 Phascolumys 613.
 Phascolosoma 294.
 Phascolotherium 611.
 Phasianus 590.
 Phasmiden 446.
 Phenacodonten 624.
 Phialidium 223.
 Philonexiden 376.
 Philopterus 444.
 Philosophie zoologique 18.
 Philichthys 30.
 Phlebenteraten 361.
 Phoca 619.
 Phoenicopterus 592.
 Pholas 351.
 Phoronis 301.
 Phototaxis 115.
 Phronima 410.
 Phryganea 448.
 Phrynichus 466.
 Phrynus 466.
 Phthiriasis 457.
 Phthirus 457.
 Phylactolämen 303.
 Phyllium 39, 446.
 Phyllopoden 399.
 Phyllorhinen 617.
 Phyllosoma 418.
 Phylloxera 457.
 Phylogenie 4, 26.
 Physalia 225.
 Physeter 627.
 Physiologie 3.
 Physoclisten 551.
 Physonecten 225.
 Physophora 225.
 Physophoreen 225.
 Physopoden 445.
 Physostomen 551.
 Phytophagen 612.
 Phytophthiren 457.
 Picarien 593.
 Pieris 461.
 Pilidium 272.
 Pimpla 452.
 Pinguin 592.
 Pinna 350.
 Pinnipedier 618.
 Pinnotheres 420.
 Pinnulae 327.
 Pipa 562.
 Piroplasma 195.
 Pisces 529.
 Piscicola 299.
 Pisidium 351.
 Pithecanthropus 630.
 Placenta 609, 613.
 Placentalier 613.
 Placocephalus 253.
 Placodermen 548.
 Plagiaulax 611.
 Plagiostomen 543.
 Plagiotremen 569.
 Plakina 198, 212.
 Planaria 253.
 Planipennien 448.
 Plankton 164.
 Planorbis 365.
 Planula 108.
 Plasmodien 184.
 Plasmodium 194.
 Plasmodiophora 184.
 Plasmogamie 169.
 Plastron 576.
 Platanista 626.
 Plathelminthen 249.
 Plattwürmer 249.
 Plathyrhinen 629.
 Plectognathen 552.
 Pleistocän 165.
 Pleon 380.
 Plerocercoid 264.
 Plerocercoides 268.
 Plesiosaurus 578.
 Plethodon 558.
 Pleuracanthiden 546.
 Pleuralrippen 483.
 Pleuralganglion 339.

Pleurobrachia 242.
 Pleurobranchus 362.
 Pleurodiren 577.
 Pleurodonten 571.
 Pleuronectes 551.
 Pleurotomaria 363.
 Plectolophus 592.
 Plinius 7.
 Pliozän 165.
 Pliohippus 624.
 Plumatella 303.
 Plumularia 223.
 Pluteus 320.
 Pneumatizität 584.
 Pneumatophor 224.
 Pneumodermion 362.
 Podiceps 592.
 Podocnemis 577.
 Podophrya 60, 203.
 Podophthalmen 412.
 Podura 443.
 Poikilotherme Tiere 101.
 Pollicipes 402.
 Polybostrychus 289.
 Polycelis 253.
 Polychäten 290.
 Polycladen 252.
 Polyclonia 228.
 Polydesmus 424.
 Polyergus 455.
 Polygordius 292.
 Polymorphismus 153, 225.
 Polynoe 291.
 Polyodon 548.
 Polypen 215.
 Polypheniden 401.
 Polypid 302.
 Polyplacophoren 342.
 Polypodium 221.
 Polyprotodontien 612.
 Polypterus 548.
 Polyspermie 132.
 Polystomella 183.
 Polystomum 255.
 Polythalamien 182.
 Polytrema 528.
 Polyxenus 424.
 Polyzoen 300.
 Ponerinen 454.
 Pontocypris 393.
 Porcellio 411.
 Poriferen 208.
 Porpita 226.
 Porto-Santo-Kaninchen 45.
 Postabdomen 380.
 Potamobius 419.
 Pottwal 627.
 Praya 225.
 Priapulus 296.
 Primaten 628.
 Pristis 546.
 Proboscidier 625.
 Procellariden 591.
 Prosessionsspinner 461.
 Proctodaemum 93.
 Procyon 618.

Proechidna 610.
 Progam 170.
 Proglottis 260.
 Promorphologie 119.
 Proporus 252.
 Prostomus 626.
 Prosaurier 570.
 Prosimien 627.
 Prosobranchier 362.
 Prosoppygie 295.
 Prostoma 143.
 Protamoeba 174.
 Proteroglyphen 574.
 Proteus 561.
 Protisten 171.
 Protobranchier 349.
 Protoconchen 349.
 Protodrilus 292.
 Prothippus 624.
 Protohydra 221.
 Protoplep 405.
 Protomerit 191.
 Protonephridien 101.
 Protoplasma 51.
 Protopterus 553.
 Protozoen 167.
 Protracheaten 491.
 Protrochula 249.
 Psammonyx 182.
 Pseudoelektrische Organe 108.
 Pseudonavicellen 192.
 Pseudoneuropteren 443.
 Pseudopodien 54, 172.
 Pseudopus 572.
 Pseudoscorpionideen 467.
 Pseudovermis 362.
 Psittaci 592.
 Psociden 444.
 Psorospermien 196.
 Psyche 461.
 Pteraspiden 548.
 Pteroclidien 590.
 Pterodactylus 578.
 Pteromys 620.
 Pteropoden 362.
 Pteropus 617.
 Pterosaurier 578.
 Pterotrachea 365.
 Pterygotus 474.
 Ptyalin 94.
 Ptychodera 299.
 Pulex 460.
 Pulmobranchia 365.
 Pulmonaten 365.
 Pungentien 457.
 Pupiparen 459.
 Puppenformen 439.
 Purpurschnecken 364.
 Putorius 618.
 Pycnogonum 475.
 Pygopodes 591.
 Pygostyl 583.
 Pyrophorus 450.
 Pyrosoma 312.
 Python 574.

Pythonaster 324.
 Pythonomorphen 572.
 Quadrilatera 420.
 Quadrula 182.
 Quagga 622.
 Quappe 551.
 Quartär 165.
 Querder 529.
 Raben 593.
 Radialsymmetrie 120, 317.
 Radiaten 207, 317.
 Radiolarien 177.
 Radiozoum 188.
 Radula 340, 356.
 Rädertiere 273.
 Rainey-Mieschersche Schläuche 196.
 Raja 545.
 Ralliden 592.
 Ramphastiden 593.
 Rana 562.
 Ranatra 456.
 Rangifer 624.
 Rankenfüßler 402.
 Raptatores 593.
 Rasse 21.
 Ratiten 589.
 Ratte 620.
 Raubtiere 617.
 Raubvögel 593.
 Raupen 440, 460.
 Ray 17.
 Réaumur 11.
 Rebhuhn 590.
 Reblaus 457.
 Redia 257.
 Regenwürmer 293.
 Regulares 331.
 Reh 624.
 Reiher 592.
 Renken 551.
 Renntier 624.
 Reptantia 419.
 Reptilien 563.
 Retina 116, 506.
 Rhabditis 278.
 Rhabdocölen 252.
 Rhabdome 115.
 Rhabdonema 278.
 Rhabdopleura 300.
 Rhachiglossen 363.
 Rhaphidia 448.
 Rhea 589.
 Rhinocerotiden 622.
 Rhinoceros 622.
 Rhinoderma 560.
 Rhinodontiden 545.
 Rhinolophus 617.
 Rhinosporidium 196.
 Rhizocephaliden 405.
 Rhizocrius 328.
 Rhizopoden 172.
 Rhizostoma 229.
 Rhodites 452.

- Rhombus 551.
 Rhopaloceren 461.
 Rhopalonema 224.
 Rhynchites 450.
 Rhynchobdellen 299.
 Rhynchocephalen 570.
 Rhynchodermus 253.
 Rhynchonella 304.
 Rhynchoten 455.
 Rhytina 626.
 Richtungskörperchen 130.
 Riesenkänguruh 613.
 Riesenschlangen 574.
 Rind 623.
 Rindenläuse 454.
 Ringeleichen 572.
 Ringelnatter 574.
 Ringelwürmer 289.
 Rippenqualen 239.
 Robbe 618.
 Rochen 545.
 Rodentien 619.
 Rohrdommel 592.
 Rösel von Rosenhof 11.
 Rosenkönig 452.
 Rostellum 261.
 Rotalia 173, 183.
 Rotatorien 273.
 Ruderfüßler 394.
 Rudisten 351.
 Rückenmark 110, 497.
 Rückfalltyphus 188.
 Rüsselegel 299.
 Rüsselkäfer 450.
 Rugosen 239.
 Ruminantien 622.
 Rundwürmer 276.

S
 Sabella 292.
 Sacconereis 289.
 Sacculina 405.
 Sägefische 546.
 Säugetierte 594.
 Sagitta 276.
 Saibling 551.
 Salamandra 560.
 Salamandrina 558, 561.
 Salinella 206.
 Salmo 551.
 Salpa 313.
 Salpaeiformes 312.
 Saltatorien 446.
 Saltigraden 470.
 Sandkäfer 450.
 Sandviper 575.
 Sanguinicola 268.
 Sapphirina 396.
 Sarcocystis 196.
 Sarcode 52, 172.
 Sarcodinen 172.
 Sarcophaga 459.
 Sarcophilus 612.
 Sarcopsylla 460.
 Sarcoptes 471.
 Sarcorhamphus 594.
 Sarcosporidien 196.

 Sardine 551.
 Saturnia 461.
 Saugnapfe 253, 261.
 Saugwürmer 253.
 Saurier 570.
 Sauropsiden 579.
 Saururen 594.
 Scalarien 354.
 Scalpellum 402.
 Scansores 592.
 Scaphopoden 352.
 Schabe 446, 460.
 Schaeffer 11.
 Schaf 623.
 Schalendrüse 394.
 Scherenasseln 412.
 Schellfische 551.
 Scheltopusik 572.
 Schiffsbohrwurm 352.
 Schildkröten 575.
 Schildläuse 456.
 Schildpatt 577.
 Schimpanse 630.
 Schistosomum 258.
 Schizocardium 299.
 Schizocöl 100.
 Schizodont 344.
 Schizogonie 170, 190.
 Schizopoden 412.
 Schlafsucht 187.
 Schlangen 572.
 Schlangensterne 324.
 Schleiden 14, 51.
 Schleie 551.
 Schleiereule 594.
 Schleifenkanäle 102.
 Schleimpilze, Schleimtiere 183.
 Schlundring 110.
 Schmetterlinge 460.
 Schnabelkerfe 455.
 Schnabeltier 610.
 Schnaken 458.
 Schnecken 352.
 Schneefloh 443.
 Schneehuhn 591.
 Schnepfenvögel 592.
 Schnurwürmer 271.
 Scholle 551.
 Schreivögel 593.
 Schultze, Max 15, 52.
 Schuppen 481, 530.
 Schuppentier 615.
 Schwämme 208.
 Schwärmer 461.
 Schwalben 593.
 Schwalbenschwanz 461.
 Schwan 591.
 Schwann 14, 51.
 Schwanzlurche 561.
 Schwein 622.
 Schwertfisch 552.
 Schwimmfuß 390.
 Schwimmvögel 590.
 Scinciden 572.
 Sciurognathen 620.

 Sciurus 620.
 Sclera 116.
 Sclerodermen (Korallen) 238.
 Sclerodermen (Fische) 552.
 Sclerophyllia 238.
 Sclerostomum 280.
 Sclerotome 479.
 Scolex 260.
 Scoleciden 249.
 Scopelax 592.
 Scolopendra 425.
 Scolopendrella 425.
 Scomber 552.
 Scomberesociden 552.
 Scorpaena 549.
 Scorpion 467.
 Scorpionideen 466.
 Scutigera 425.
 Scyllarus 419.
 Scyphomedusen 226.
 Scyphopolyp 226.
 Scyphostoma 226.
 Scyphozoen 226.
 Sedentaria 291, 470.
 Seebarsche 552.
 Seehund 619.
 Seeigel 328.
 Seekühe 626.
 Seelöwe 619.
 Seenadel 552.
 Seepferdchen 552.
 Seerosen 237.
 Seeschwalbe 591.
 Seesterne 321.
 Seewalzen 332.
 Seesunge 551.
 Segestria 470.
 Segmentalorgane 102, 247.
 Segmentierung 122.
 Sehzellen 116.
 Seison 274.
 Seitenlinie der Fische 537.
 Selache 545.
 Selachier 543.
 Selektionstheorie 39.
 Selenodontien 622.
 Semaestostomen 229.
 Sepia 371, 375.
 Scpioladen 375.
 Septen 231.
 Serosa 523.
 Serpula 292.
 Serranus 552.
 Sertularia 223.
 Sesien 461.
 Sialis 448.
 Siderone 38.
 v. Siebold, Karl Theodor 15
 Silicispongien 211.
 Silur 165.
 Silurus 551.
 Simia 630.
 Simuliden 458.
 Singvögel 593.
 Sinnesorgane 111.

Sinupalliaten 351.
 Siphonostomen 364.
 Siphonen 345.
 Siphonapteren 459.
 Siphonophoren 224.
 Siphonostomata 396.
 Sipunculus 295.
 Siredon 562.
 Siren 561.
 Sirenen 626.
 Sirex 452.
 Sittiche 592.
 Solea 551.
 Solen 351.
 Solenococonchen 352.
 Solenocyten 102, 287.
 Solenogastres 342.
 Solenoglyphen 575.
 Solpuga 465.
 Somateria 591.
 Sommerleier 274, 399.
 Sonnentierchen 175.
 Sorex 616.
 Spaltfuß 390.
 Spanische Fliege 450.
 Spanner 460.
 Spatangus 332.
 Spatulariden 548.
 Spechte 593.
 Sperling 593.
 Spermatophore 373.
 Spermatozoen 71.
 Spelerpes 558.
 Sphaerechinus 331.
 Sphaeridien 305.
 Sphaerogastres 468.
 Sphaeroma 412.
 Sphaerophrya 203.
 Sphaerozoon 179.
 Sphenodon 570.
 Sphex 453.
 Sphinx 461.
 Spinaciden 545.
 Spinnen 468.
 Spinnentiere 461.
 Spinner 461.
 Spinnwarzen 468.
 Spirobolus 424.
 Spirobranchier 305.
 Spirographis 292.
 Spirorbis 292.
 Spirula 370, 375.
 Spitzmaus 616.
 Splanchnopleura 94.
 Spondylus 350.
 Spongiae 208.
 Spongilla 208, 213.
 Sporenblase 184.
 Sporocystis 257.
 Sporogonie 170.
 Sporosacs 220.
 Sporozoen 190.
 Sporozoite 192.
 Springwurm 279.
 Sprosser 593.
 Sprotten 551.

Spulwurm 279.
 Spumellarien 179.
 Squalides 544.
 Squamipennes 552.
 Squatinorajiden 546.
 Squatina 545.
 Squilla 414.
 Staatenbildung 141, 454.
 Stachelschwein 620.
 Stachelhäuter 317.
 Staphyliniden 450.
 Stenoblasten 303.
 Statolith. Statocyste 114.
 Staublaus 444.
 Stauromedusen 229.
 Steganopodes 592.
 Stegocephalen 562.
 Stegomyia 459.
 Steinadler 594.
 Steinbock 624.
 Steinbutt 551.
 Steinkanal 318.
 Stelmatopoden 303.
 Stemma 384.
 Stenops 628.
 Stenostomum 92, 252.
 Stentor 201.
 Stephanoceros 274.
 Stephanosecyphus 230.
 Stephoideen 180.
 Steppenhuhn 590.
 Sterlet 548.
 Sterna 591.
 Stichling 552.
 Stichopus 334.
 Stieglitz 593.
 Stigmen 420.
 Stinktier 618.
 St.-José-Schildlaus 456.
 Stockbildung 153.
 Stockfisch 551.
 Störe 548.
 Stolo prolifer 313.
 Stomatopoden 413.
 Stomodaeum 93.
 Storch 592.
 Strausse 589.
 Strepsipteren 451.
 Strickleiternnervensystem 110, 379.
 Stridulantien 456.
 Strigops 589, 592.
 Strix 594.
 Strobila 228, 260.
 Strongylocentrotus 331.
 Strongyilden 280.
 Strongylus 280.
 Strudelwürmer 250.
 Struthio 589.
 Stylaria 293.
 Stylaster 223.
 Stylochus 252.
 Stylommatophoren 366.
 Stylonychia 203.
 Stylorhynchus 192.
 Stylops 451.

Subungulaten 620, 625.
 Suctorien 203.
 Surrakrankheit 187.
 Sus 622.
 Swammerdam 11.
 Sycandra 212.
 Sycon 211.
 Syllis 289.
 Sylvia 593.
 Symbiose 154.
 Symbranchus 551.
 Sympathicus 111.
 Sympathische Färbung 37.
 Symphilen 425, 441.
 Synapta 335.
 Synascidien 311.
 Syncaryon 169.
 Synchytiæ 62, 168.
 Syngamus 280.
 Syngnathus 552.
 Syphilis 188.
 Syrinx 584.
 Syrnium 594.
 Syrphiden 459.
 Syrrhaptæ 590.
 Systole 99.

Tabanus 459.
Tachina 459.
Taenia 260, 268.
Taenioglossen 363.
Tagfalter 461.
Tagraubvögel 594.
Talpa 616.
Tanais 412.
Tanystomen 459.
Tapirus 622.
Tarantula 470.
Tarentola 571.
Tardigraden 474.
Tarsius 628.
Taschenkrebse 420.
Tastorgane 111.
Tatusia 615.
Tauben 590.
Tausendfüßler 423.
Taxodont 344.
Tectibranchier 362.
Tegeneria 470.
Teichmuscheln 351.
Teilung 126.
Tejiden 571.
Teleostier 548.
Tellina 351.
Telyphonus 466.
Tenebrio 450.
Tenthrediniden 452.
Teras 452.
Terebella 292.
Terebra 421, 451.
Terebrantien 452.
Terebratula 306.
Teredo 352.
Termiten 443.
Terricolen 293.
Tertiär 165.

- Tesselaten 328.
 Testacelliden 365.
 Testicardines 306.
 Testudo 577.
 Tethys 361.
 Tetrabanchiati 375.
 Tetractinelliden 212.
 Tetracorallien 239.
 Tetrameren 450.
 Tetrao 590.
 Tetrapneumones 469.
 Tetrarhynchus 268, 345.
 Tetrastemma 273.
 Tetrasticten 469.
 Tetraxonier 212.
 Tettix 447.
 Texasfieber 195.
 Thalamophoren 182.
 Thalassicola 179.
 Thalassochelys 577.
 Thaliaceen 312.
 Thecosomen 362.
 Theriodontien 578.
 Theromorphen 578.
 Theropoden 578.
 Thetypoeden 308.
 Thomas Cantimpratensis 8.
 Thoracostraca 412.
 Thorax 380.
 Thrips 445.
 Thunfisch 552.
 Thylacinus 612.
 Thymallus 551.
 Thymus 513.
 Thynnus 552.
 Thyreoides 513.
 Thysanopteriden 445.
 Thysanozoon 252.
 Thysanuren 443.
 Tiara 219.
 Tiefseefauna 164.
 Tiergeographie 32, 159.
 Tiger 618.
 Tillodontien 620.
 Tinamiden 590.
 Tinca 551.
 Tinea 460.
 Tintenfische 366.
 Tipula 458.
 Tocogonie 125.
 Totenkopf 461.
 Tornaria 300.
 Torpedo 546.
 Tortrix 460.
 Toxodontien 624.
 Toxoglossen 363.
 Trachea 496.
 Tracheaten 420.
 Tracheen 420, 434.
 Tracheenkiemen 421.
 Tracheenlungen 464.
 Trachymedusen 224.
 Trachynemiden 224.
 Tragulus 623.
 Trappe 592.
 Trematoden 253.
 Trepang 334.
 Triarthrus 406.
 Trias 165.
 Triaxonier 212.
 Triceratops 578.
 Trichechus 619.
 Trichina 281.
 Trichocephalus 281.
 Trichocysten 197.
 Trichodectes 444.
 Trichomonas 187.
 Trichoplax 206.
 Trichopteren 448.
 Trichotracheliden 281.
 Tricladen 253.
 Tridacna 351.
 Trigla 552.
 Trilobiten 405.
 Trimeren 450.
 Trionychoideen 577.
 Trionyx 577.
 Tristicten 469.
 Triton 561.
 Tritoniaden 361.
 Trochiliden 593.
 Trochophora 249, 287.
 Trochus 363.
 Troctes 444.
 Troglodytes 630.
 Trombididen 471.
 Trombidium 471.
 Tropidonotus 574.
 Truthahn 590.
 Trutia 551.
 Trypanoplasma 187.
 Trypanosoma 187.
 Trypsin 94.
 Tubicinellen 402.
 Tubicolae 291.
 Tubificiden 292.
 Tubinares 591.
 Tubitellae 470.
 Tubularia 223.
 Tubiporaceen 237.
 Tukane 593.
 Tunicaten 306.
 Turbellarien 250.
 Turriden 593.
 Tylenchus 279.
 Tylopoden 623.
 Tympanale Gehörorgane 447.
 Typentheorie 13.
 Typhlomolge 561.
 Typhlops 574.
 Typhlotriton 561.
 Tyranniden 593.
 Tyroglyphus 471.
 Uca 420.
 Übung 46.
 Ufaas 445.
 Uhu 594.
 Ulmaris 227.
 Unpaarhufer 622.
 Unguis 480.
 Ungula 480.
 Ungulaten 620.
 Unio 351.
 Unke 562.
 Uranneliden 284.
 Urdarm 92, 143.
 Urflügler 443.
 Urinsekten 442.
 Urinatores 591.
 Urmollusken 341.
 Urmund 143.
 Urnatella 302.
 Uroceriden 452.
 Urodelen 561.
 Urogenitalsystem 105, 517.
 Ursus 618.
 Urtiere 167.
 Urwirbel 496.
 Urzeugung 26, 125.
 Vagabunden 470.
 Valvata 364.
 Vampyrus 617.
 Vanellus 592.
 Vanessa 461.
 Varanus 571.
 Variabilität 35.
 Varietät 21.
 Vasa Malpighii 432.
 Vegetative Organe 89.
 Vellela 226.
 Veligerlarve 340.
 Velum 217.
 Venen 98.
 Venus 351.
 Vererbung 134.
 Vermes 244.
 Vermetiden 354.
 Vermilinguien 572.
 Vertebraten 479.
 Vertumnus 361.
 Vervollkommnungsprinzip 47.
 Vesal 11.
 Vesparien 453.
 Vespertilio 617.
 Vibracularen 302.
 Vielfraß 618.
 Viperiden 575.
 Visceralganglion 338.
 Visceralskelett 489.
 Viverra 618.
 Vivipare Tiere 149.
 Vögel 579.
 Vogelspinnen 469.
 Volvox 186.
 Vortex 252.
 Vorticella 202.
 de Vries 43.
 Vultur 594.
 Wabenkröte 562.
 Wagner, Moritz 20, 45.
 Waldheimia 306.
 Walfische 626.
 Walrat 627.

Walroß 619.
 Waltiere 625.
 Wallace 20.
 Walzenspinnen 465.
 Wanderheuschrecken 447.
 Wanzen 455.
 Warmblüter 101.
 Wärmetarre 55.
 Wasserasseln 412.
 Wassergefäße 101.
 Wasserjungfern 444.
 Wasserkäfer 450.
 Wasserlungen 333.
 Wassersäugetiere 625.
 Watvögel 592.
 Weberknecht 468.
 Webspinnen 468.
 Wechselwarme Tiere 101.
 Weichtiere 336.
 Weisel 441, 453.
 Weismann 42.
 Weiße Ameisen 443.
 Weißfische 551.
 Welse 551.
 Wespen 453.
 Wickler 460.
 Wiederkäuer 622.
 Wiesel 618.
 Wildente 591.

Wildgans 591.
 Wimperinfusorien 196.
 Windig 461.
 Winterer 274, 398.
 Wirbeltiere 479.
 Wisent 623.
 Wolf 618.
 Wolff, Caspar Friedrich 14.
 Wombat 613.
 Wotton 8.
 Wrisberg 11.
 Würmer 244.
 Wurzelfüßler 172.

Xenarthra 615.
 Xenophyophoren 183.
 Xenopus 562.
 Xenos 451.
 Xiphias 552.
 Xyphosuren 473.
 Xylocopa 453.

Zahnlücke 615.
 Zander 552.
 Zebra 622.
 Zecken 471.
 Zelle 50, 52.

Zellentheorie, Geschichte
 derselben 13, 14, 50.
 Zellkern 53.
 Zellteilung 59.
 Zeuglodonten 627.
 Zibethkatze 618.
 Ziege 624.
 Ziegenmelker 593.
 Zitteraal 551.
 Zitterrochen 546.
 Zitterwels 551.
 Zedntheen 238.
 Zoarces 552.
 Zoëa 392, 393.
 Zonoplacentarier 614.
 Zoophagen 612.
 Zoophyten 207.
 Zooxanthellen 179.
 Zuchtwahl 35.
 Zuckergast 443.
 Zunge 356.
 Zungenwürmer 471.
 Zweiflügler 457.
 Zwergmännchen 274.
 Zwischenkiefer 490.
 Zwitterdrüse 104, 359.
 Zygaena 545.
 Zygobranchier 363.
 Zygote 169.

from the author
Preis: 11.50 Mark, in Halbfranz geb. 13.50 Mark.

LEHRBUCH DER ZOOLOGIE

VON

DR. RICHARD HERTWIG

O. Ö. PROF. DER ZOOLOGIE UND VERGL. ANATOMIE
AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN.

MIT 588 ABBILDUNGEN

NEUNTE VIELFACH UMGEARBEITETE AUFLAGE

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

1910.

Lehrbuch der Zoologie für Studierende. Von Dr. J. E. V. Boas, Professor

der Zoologie an der landwirtschaftlichen Hochschule Kopenhagen. Fünfte, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 603 Abbild. 1908. Preis: 12 Mark, geb. 14 Mark.

Allgemeine Biologie. Von Prof. Dr. Oskar Hertwig, Geh. Rat, Direktor des anatomisch-biologischen Instituts für Entwicklungsgeschichte in Berlin. Dritte Auflage. Mit 435 teils farbigen Abbildungen im Text. 1909. Preis: 16 Mark, geb. 18 Mark 50 Pf.

Biophysikalisches Zentralblatt, Bd. I. Januarh., Nr. 9:

Mehrere Umstände vereinen sich, um diesem Werke seine umfassende Bedeutung zu verleihen. Wenn ein Forscher, der durch Beobachtung und Experiment

ßerdem die zu von der beigelegt hat, u schreiben, ich hier in

r Wirbel-

Dr. Oskar

en Instituts
1907. Preis:

r Wirbel-

anatomisch-
erweiterte
o. 15 Mark.

kes beweist
vorliegende
entwicklungs-
studierende
onders dem
willkommen
lehrsamkeit
schwieriger

Materie.

Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre.

Von Dr. Oskar Hertwig, o. ö. Prof., Geh. Rat, Direktor des anatomisch-biologischen Instituts in Berlin. 1908. Preis: 3 Mark.

Die Entwicklung der Biologie im neunzehnten Jahrhundert. Vortrag auf

der Versammlung Deutscher Naturforscher zu Aachen am 17. September 1900

Von Oskar Hertwig, o. ö. Prof., Direktor des anat.-biolog. Instituts in Berlin
Zweite erweiterte Auflage. Mit einem Zusatz über den gegenwärtigen
Stand des Darwinismus. 1908. Preis: 1 Mark.

Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen

Tiere. Von E. Korschelt, Prof. in Marburg, und K. Heider, Prof. in Innsbruck, Allgemeiner Teil. Erste und zweite Auflage.

— Erste Lieferung. Mit 318 Textabbildungen. 1902. Preis: 14 Mark.

Inhalt: Erster Abschnitt. Experimentelle Entwicklungsgeschichte. 1. Kapitel. Der Anteil äußerer Einwirkungen auf die Entwicklung. 2. Kapitel. Das Determinationsproblem. 3. Kapitel. Ermittlungen der im Innern wirkenden Entwicklungsfaktoren. Zweiter Abschnitt: Die Geschlechtszellen, ihre Entstehung, Reifung und Vereinigung. 4. Kapitel. Ei und Eibildung. 5. Kapitel. Sperma und Spermatogenese.

— Zweite Lieferung. Mit 87 Textabbildungen. 1903. Preis: 5 Mark 50 Pf.
Inhalt: 6. Kapitel. Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Anhang. Theorie der Vererbung.

— Dritte Lieferung. Mit 104 Textabbildungen. 1909. Preis: 4 Mark 50 Pf.
Inhalt: III. Abschnitt. Furchung und Keimblätterbildung. 7. Kapitel. Die Furchung.

Leitfaden für das Zoologische Praktikum. Von Dr. Willy Kükenthal,

o. ö. Prof. der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der Universität Breslau.
Vierte umgearbeitete Auflage. Mit 172 Textabbildungen. 1907. Preis: 7 Mark, geb. 8 Mark.

Untersuchungen zur vergleichenden Muskellehre der Wirbeltiere.

Die Musculi Serrati Postici der Säugetiere und ihre Phylogenese. Von Dr. **F. Maurer**, o. Professor der Anatomie und Direktor der Anatomischen Anstalt in Jena. Mit 4 Tafeln und 28 Figuren im Text. 1905. Preis: 20 Mark.

Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Von Dr. **Karl**

Camillo Schneider, Privatdozent an der Universität Wien. Mit 691 Textabbildungen. 1902. Preis: 24 Mark.

Zeitschrift für Physiologie, Band II:

... Durch Berücksichtigung der neuesten Forschungsergebnisse, sowie durch umfangreiche Eigenuntersuchungen hat der Verf. hier ein Lehr- und Nachschlagewerk von hohem Wert geschaffen; erhöht wird dasselbe noch durch zahlreiche, vorzüglich ausgeführte Originalabbildungen, sowie ein umfangreiches Literaturverzeichnis.

Histologisches Praktikum der Tiere. Für Studierende und Forscher von

Dr. **Karl Camillo Schneider**, a. o. Professor der Zoologie an der Universität Wien. Mit 434 Abbildungen im Text. 1908. Preis: 15 Mark, gebunden 16 Mark.

Einführung in die Deszendenztheorie. Sechs Vorträge, gehalten von

Karl Camillo Schneider, a. o. Prof. der Zoologie an der Universität Wien. Mit 2 Tafeln, einer Karte und 108 teils farbigen Textfiguren. 1906. Preis: 4 Mark. Frankfurter Zeitung vom 25. November 1906:

Schneiders Vorträge geben einen guten Ueberblick über den heutigen Stand der Abstammungsfrage; sie bieten in konzentrierter Form ein reiches Material dar. ... Wer sich mit diesen Fragen schon etwas beschäftigt hat, wird mancherlei Anregung finden; er wird sich vor allem an der Hand dieses Buches bequem darüber orientieren, wie die einzelnen Unterprobleme der Deszendenztheorie ineinandergreifen und in welchem Verhältnisse sie zur Hauptfrage der Abstammung stehen.

Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben. Von **Max**

Verworn, Dr. med. et phil., Prof. der Physiologie und Direktor des physiologischen Instituts der Universität Göttingen. Fünfte, vollständig neu bearbeitete Auflage. Mit 319 Abbildungen. 1908. Preis: 16 Mark, geb. 18 Mark.

Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und

fossilen Mammalia. Von Dr. **Max Weber**, Professor der Zoologie in Amsterdam. Mit 567 Abbildungen. 1904. Preis: 20 Mark, eleg. geb. 22 Mark 50 Pf. Prometheus, Nr. 780. 1904:

Das vorliegende Werk des bekannten Amsterdamer Mammalogen bedeutet auf dem Gebiete der Säugetierkunde eine hervorragende zusammenfassende Leistung. In der gesamten Publikation ist ein immenses literarisches Material verarbeitet, welches in dieser zusammenfassenden Form zu bewältigen nur in der Möglichkeit eines hervorragenden Spezialisten lag.

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Für Studierende bearbeitet von Dr.

Robert Wiedersheim, o. ö. Professor der Anatomie und vergleichenden Anatomie, Direktor des anatomischen Instituts der Universität Freiburg i. Br. Siebente, vielfach umgearbeitete und stark vermehrte Auflage des „Grundriss der vergl. Anatomie der Wirbeltiere“. Mit 1 lithographischen Tafel und 476 Textabbildungen in 875 Einzeldarstellungen. 1909. Preis: 21 Mark, geb. 23 Mark 50 Pf.

Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen

Wirbeltiere in systematischer Reihenfolge und mit Berücksichtigung der experimentellen Embryologie. Von Dr. **Heinrich Ernst Ziegler**, Prof. an der Universität Jena. Mit 327 Abbildungen im Text und einer farbigen Tafel. 1902. Preis: 10 Mark, geb. 11 Mark.

Weltsprache und Wissenschaft. Gedanken über die Einführung der inter-

nationalen Hilfssprache in die Wissenschaft von **L. Conturat**, früher Professor an der Universität Caen, jetzt Paris, **O. Jespersen**, Professor an der Universität Kopenhagen, **R. Lorenz**, Professor am eidg. Polytechnikum Zürich, **W. Ostwald**, em. Professor an der Universität Leipzig (Gross-Bothen), **L. Pfandner**, Professor an der Universität Graz. 1909. Preis: 1 Mark.

Kurze Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln und Konservieren

von Tieren. Von Professor Dr. Friedrich Dahl. Mit 268 Abbildungen im Text. Zweite gänzlich umgearbeitete Auflage. 1908. Preis: 3 Mark 50 Pfg., geb. 4 Mark.

Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. Von

Professor **Aug. Weismann.** Mit 19 Abbild. im Text. 1892. Preis: 12 Mark.
Inhalt: Ueber die Dauer des Lebens (1882). — Ueber die Vererbung (1883). — Ueber Leben und Tod (1884). — Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung (1885). — Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie (1886). — Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung (1887). — Vermeintliche botanische Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften (1888). — Ueber die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen (1889). — Ueber den Rückschritt in der Natur (1889). — Gedanken über Musik bei Tieren und beim Menschen (1889). — Bemerkungen zu einigen Tagesproblemen (1890). — Amphimixis oder die Vermischung der Individuen (1891). — (Eine Reihe dieser Aufsätze ist auch einzeln erschienen.)

Vorträge über Deszendenztheorie. Gehalten an der Universität Freiburg i. Br.

von Prof. **August Weismann.** Zweite verbesserte Auflage. Mit 3 farbigen Tafeln und 131 Textfiguren. 1904. Preis: 10 Mark, geb. 12 Mark.
Inhalt: Allgemeine und historische Einleitung. — Das Prinzip der Naturzucht. — Die Färbungen der Tiere und ihre Beziehung auf Selektionsvorgänge. — Eigentliche Mimikry. — Schutzvorrichtungen bei Pflanzen. — Fleischfressende Pflanzen. — Die Instinkte der Tiere. — Lebensgemeinschaften der Symbiosen. — Die Entstehung der Blumen. — Sexuelle Selektion. — Intraselektion oder Historselektion. — Die Fortpflanzung der Einzelligen. — Die Fortpflanzung durch Keimzellen. — Der Befruchtungsvorgang bei Pflanzen und Einzelligen. — Die Keimplasmatheorie. — Regeneration. — Anteil der Eltern am Aufbau des Kindes. — Prüfung der Hypothese einer Vererbung funktioneller Abänderungen. — Einwürfe gegen die Nichtvererbung funktioneller Abänderungen. — Germinalselektion. — Biogenetisches Gesetz. — Allgemeine Bedeutung der Amphimixis. — Inzucht, Zwittertum, Parthenogenese und asexuelle Fortpflanzung und ihr Einfluss auf das Keimplasma. — Medieneinflüsse. — Wirkungen der Isolierung. — Entstehung des Artbildes. — Artenentstehung und Artentod. — Urzeugung und Entwicklung. — Schluss.

Zoologisches Wörterbuch. Erklärung der zoologischen Fachausdrücke. Zum

Gebrauch beim Studium zoologischer, entwicklungsgeschichtlicher und naturphilosophischer Werke verfasst von Dr. E. Bresslan, Privatdozent in Strassburg i. E., Professor Dr. J. Eichler in Stuttgart, Professor Dr. E. Fraas in Stuttgart, Professor Dr. K. Lampert in Stuttgart, Dr. Heinrich Schmidt in Jena und Professor Dr. H. E. Ziegler in Jena, herausgegeben von Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Jena. XVI, 645 Seiten Text und 529 Abbildungen. 1909. Preis: 9 Mark, Naturwissenschaftliche Wochenschrift vom 3. Nov. 1907, Nr. 44:

In der Tat erscheint uns das Buch für diesen Zweck ganz vorzüglich geeignet: Es wird handlich sein und doch findet der Lehrer der Naturwissenschaften, der nicht speziell Zoologe ist und sein kann, der Studierende der Zoologie, der Arzt usw. in demselben alles, was beim Studium allgemein zoologischer Bücher als bekannt vorausgesetzt wird. Auch der belesenste Zoologe wird übrigens vieles aus dem Buche ansehen können.

Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie. Herausgegeben von Dr. **J. W.**

Spengel. Professor der Zoologie in Giessen. Jährlich erscheint ein Band in zwanglosen Heften im Gesamtumfang von etwa 40 Druckbogen. Preis des Bandes: 20 Mark.

Unter dem Titel „Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie“ ist hier eine periodische Publikation ins Leben gerufen worden, deren Aufgabe darin bestehen soll, aus der Feder bewährter Fachmänner Berichte zu liefern, die in zusammenhängender Darstellung ihren jeweiligen Gegenstand behandeln und von ihm eine dem gegenwärtigen Stande der Forschung entsprechende Schilderung geben, die das Neue und für den Fortschritt der Erkenntnis Bedeutsame hervortreten lässt und auch den Nicht-Spezialisten sowie den Freunden der Zoologie zugänglich macht. Hierbei soll keine Richtung der Forschung vor der anderen bevorzugt werden, sondern es wird für die Gesamtheit der Berichte anzustreben sein, möglichst allen ihren Seiten gerecht zu werden. Die Aufsätze sollen in keiner Weise den Charakter der üblichen Jahresberichte mit Wiedergabe des Inhalts der einzelnen Abhandlungen des verflossenen Jahres tragen, vielmehr über die Entwicklung und den Fortschritt der Zoologie in größeren, je nach Umständen verschieden zu bemessenden Zeiträumen Rechenschaft geben, wobei der Verfasser nicht als nüchterner Referent, sondern als selbst urteilender Darsteller seinen Stoff behandeln wird, erforderlichenfalls unterstützt durch Abbildungen in Gestalt von Textfiguren.