Spezielle Zoologie.

Seitdem die Anschauungen der vergleichenden Anatomie und der Descendenztheorie 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 Kenntnis 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.

Größe der Protozoen.

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.

Bau.

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 Functionen der Ernährung, Empfindung, Bewegung und Fortpflanzung werden vom Protoplasma geleistet.

Ernährung.

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. 147, 119 u. f. *Na*), den Nahrungsvacuolen, 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.

Bewegung.

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 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 contractilen Vacuolen (Fig. 115 u. f. *cv*), Gebilde, welche bei den Süßwasserprotozoen nur selten fehlen, bei den Meeresbewohnern dagegen meistenteils vermißt werden und sich von den schon erwähnten Nahrungsvacuolen in dreifacher Weise unterscheiden. Erstens nehmen sie im Körper des Tieres eine bestimmte Lagerung ein, zweitens

Contractile Vacuole.

ist ihre Zahl für die meisten Arten annähernd konstant, drittens besitzen sie äußerst charakteristische Lebenserscheinungen. Ihre Wandungen contrahieren sich und entleeren den flüssigen Inhalt (manchmal durch einen besonderen Ausführgang) nach außen. Ist infolge der Entleerung die Vacuole vollkommen verschwunden, so entsteht sie nach einiger Zeit von neuem, indem sie sich mit Flüssigkeit aus dem umgebenden Protoplasma füllt. Durch diese Functionsweise erinnern die contractilen Vacuolen an die Nieren der *Würmer*, die später zu besprechenden Wassergefäße; wahrscheinlich entleeren sie auch schädliche, im Körper durch die Lebensprozesse entstandene gelöste Stoffe, darunter möglicherweise 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 sonst im Organismus der vielzelligen Tiere meist nur ein bestimmtes Bildungsprodukt (die Muskelzelle contractile Substanz, die Drüsenzelle Secrete) liefert.

Kern.

Wahrscheinlich erfolgen alle Lebensäußerungen des Protoplasma unter dem Einflusse des Kerns, wie aus einer Reihe von Experimenten hervorgeht, welche zeigen, daß *Protozoen*, welche durch Verletzung künstlich ihres Kerns beraubt wurden, nur unvollkommen functionieren und nach einiger Zeit zugrunde gehen, während kernhaltige Bruchstücke am Leben bleiben. Junge Urtiere sind gewöhnlich einkernig; manche verbleiben in diesem Zustand zeitlebens; andere werden frühzeitig vielkernig. Solche vielkernige *Protozoen* werden mit Unrecht vielfach als Komplexe zahlreicher Zellen oder als „Syncytien" gedeutet; denn durch diese Bezeichnung würde zwischen den einkernigen und vielkernigen Protozoen ein Unterschied gemacht werden, welcher den tatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht, da die Leistungsfähigkeit bei beiden vollkommen die gleiche ist.

Fortpflanzung.

Die Vermehrung der *Protozoen* erfolgt ausschließlich durch Teilung oder Knospung und ist unter günstigen Bedingungen, namentlich bei reicher Nahrungszufuhr, eine so lebhafte, daß manche Protozoen innerhalb weniger Wochen eine nach Millionen zählende Nachkommenschaft erzeugen. Viele Tiere teilen sich im freien Zustand, während sie herumkriechen oder herumschwimmen, andere encystieren sich zuvor, d. h. sie nehmen die Gestalt einer Kugel an und scheiden eine schützende Membran aus (Fig. 120, 121, 142, 143). Encystierte Tiere teilen sich meist in mehr als zwei Stücke, in vier, acht oder gar viele Hunderte von Fortpflanzungskörpern. Es kommt häufig vor, daß vielkernige *Protozoen* ebensoviel Teilstücke liefern, als Kerne vorhanden sind.

Conjugation.

Bei den *Protozoen* begegnet man außerdem Verschmelzungen, welche in ihrem Aussehen viel Ähnlichkeit mit den Befruchtungsprozessen der *Metazoen* und *Pflanzen* haben. Zum Teil können dieselben (Verschmelzungen vieler *Rhizopoden*) nicht mit der Befruchtung der Metazoen verglichen werden, indem nur die Plasmaleiber sich vereinigen (Plasmogamie), die zum Wesen der Befruchtung unerläßliche Kernverschmelzung

(Caryogamie) dagegen unterbleibt. Bei einem anderen Teil kommt es jedoch zu einer Kernverschmelzung (Bildung eines „Syncaryon"). In den genauer untersuchten Fällen hat man sogar der Kernverschmelzung vorausgehende, der Richtungskörperbildung im Ei vergleichbare Prozesse beobachtet, insofern in jedem der beiden conjugierenden Individuen der Kern sich zweimal teilt, von den Teilprodukten jedoch nur eines, der für die Caryogamie bestimmte Kern, erhalten bleibt, während die anderen Kerne (Richtungskörper) zugrunde gehen.

Diese echten Fälle von typischer Befruchtung lassen ihrerseits wieder 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 (Microgameten, Zoosporen) die größeren unbeweglichen oder schwach beweglichen Tiere (Macrogameten, Oosporen) befruchten (*Vorticellinen*, die meisten *Sporozoen* und *Flagellaten*). Wenn sich ein sexueller Dimorphismus entwickelt hat, tritt stets eine dauernde Verschmelzung, Bildung einer Zygote, ein, Copulation, bei Gleichheit der Gameten dagegen ist die Vereinigung oft nur eine vorübergehende, eine Conjugation, während deren eine gekreuzte Befruchtung eintritt: a befruchtet b und wird seinerseits von b befruchtet, worauf beide Tiere sich aufs neue trennen (die meisten *Infusorien*, *Noctiluca*).

Noch vor 20 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 Auftretens 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 functioniert 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 diese Fortpflanzungsweise „Generationswechsel" genannt (*Noctiluca*, die meisten *Sporozoen*, viele *Rhizopoden*). In den meisten Fällen kann man dem Gesagten zufolge 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 nur den Zweck hat, Entwicklungsprozesse anzuregen, 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. 137).

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. Wenige 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 Lebenseinrichtungen 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 durch anderweitige Tiere, namentlich von Wasservögeln, weithin vertragen 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.

Geschichtliches. Da die meisten Protozoen mit unbewaffnetem Auge gar nicht oder nur eben als kleine Punkte wahrgenommen werden können, blieben sie jahrhundertelang 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 Aufgußtierchen „*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, Excretionsorgane,

Geschlechtsdrüsen, 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, war 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* oder *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 Functionen 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 werden und wieder verschwinden. 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. 115 *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. 115), andererseits Pseudopodien von so großer Zartheit, daß sie selbst mit starken Vergrößerungen nur wie dünne Fäden aussehen (Fig. 116); zwischen diesen Extremen existieren die mannigfachsten Übergänge. Fadenförmige Pseudopodien sind meistenteils 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. Die

Fig. 115.

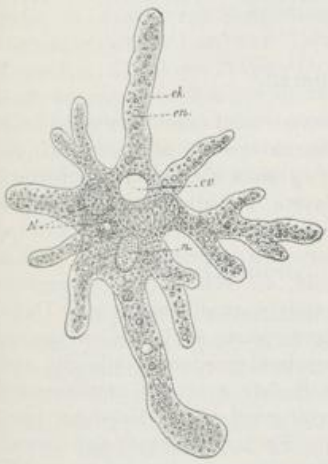


Fig. 116.

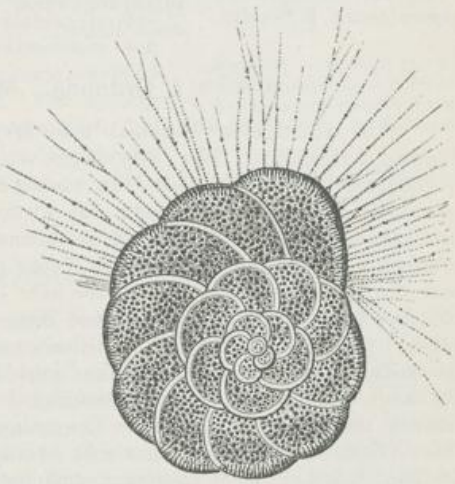


Fig. 115. *Amoeba proteus* nach Leidy. *ek* Ectosark, *en* Entosark, *cv* contractile Vacuole, *n* Kern, *N* Nahrungskörper.

Fig. 116. *Rotalia Freyeri* (aus Lang nach M. Schultze).

feinen Körnchen des Protoplasma treten meistenteils auf die Pseudopodien über und erzeugen hier, indem sie in centrifugaler und centripetaler Richtung circulieren, 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. 51) die außerordentlich komplizierte Structur 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, so lange 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. 117).

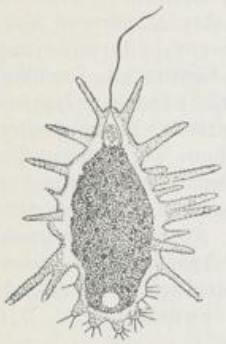


Fig. 117. *Mastigamoeba aspera* (nach F. E. Schulze.

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.

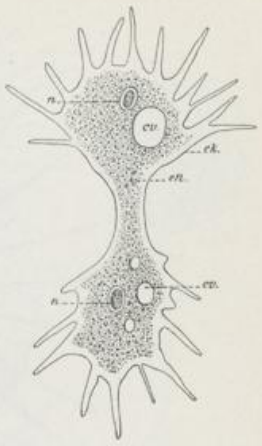
Als wichtigstes Merkmal der *Moneren* wird der Mangel der Kerne aufgeführt. Wie jede negative Charakteristik, so hat auch die vorliegende etwas Mißliches. In vielen Fällen sind Kerne sehr schwierig nachzuweisen, besonders wenn das Protoplasma reichlich und von Farbstoffkörnchen getrübt ist; und so können 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 functionell durch Chromidien (cfr. S. 54) 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* Grbr.

II. Ordnung. Amöbinen.

Amöbinen sind primitive Rhizopoden mit einem oder mehreren Kernen. Als charakteristische Repräsentanten können die verschiedenen Arten der Gattung *Amoeba* gelten. Tiere, welche dem beständigen Wechsel, den ihre Körperform bei der Bewegung infolge der Bildung fingerförmiger Pseudopodien erleidet, ihren Namen verdanken (Fig. 115, 118). 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 contractile Vacuole ist meistens vorhanden. Die Fortpflanzung erfolgt durch Zweiteilung (Fig. 118). Ferner wurde beobachtet, daß Amöben sich encystierten und sich in viele hundert kleine Amöben teilten.

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* Greeff. 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 pathogene, *E. histolytica* Schaudinn, welche in den Dickdarmgeschwüren 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.



Entamoeba histolytica.

Fig. 118. *Amoeba polypodia* in Teilung nach F. E. Schulze. *n* Kern, *cv* contractile Vacuole, *ek* Ectosark, *en* Entosark.

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 Centrum des Körpers zusammenstrahlen. Hier liegt ein Korn, welches nichts anderes als das vom Kern abgelöste Centrosoma (cf. S. 55) ist und als solches die Teilung von Kern und Protoplasma beherrscht. — Der Körper besteht aus einer Rinden- und einer Marksubstanz (Fig. 119); in der Rinde liegen die contractilen Vacuolen (*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. 119).

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 Protoplasmabrücken verschmelzen und so

Verbände von 2—10 Tieren bilden (Plasmogamie). Echte Befruchtung (Caryogamie) wurde jedoch bisher nur bei *Actinophrys sol* und *Actinosphaerium Eichhorni* festgestellt.

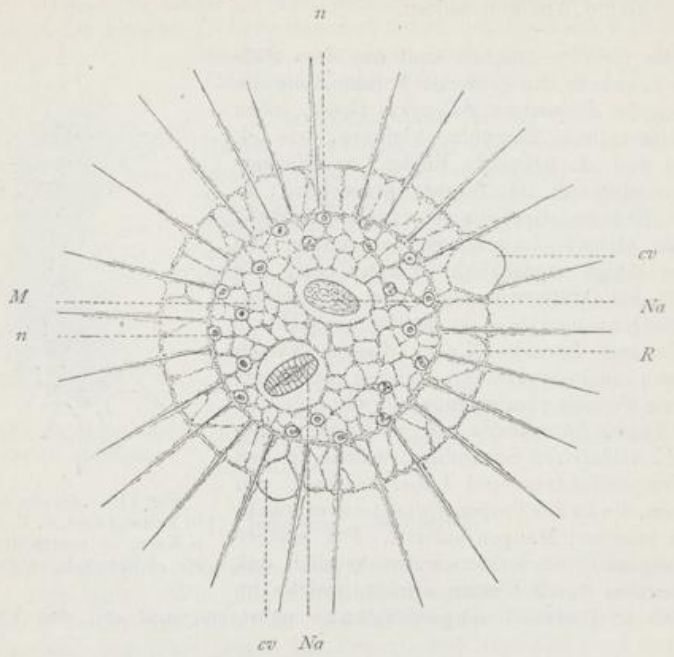


Fig. 119. *Actinosphaerium Eichhorni*. *M* Marksubstanz mit Kernen (*n*), *R* Rindensubstanz mit contractilen Vacuolen *cv*, *Na* Nahrungskörper.

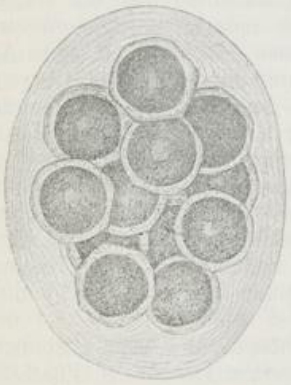


Fig. 120. Cyste mit Keimkugeln von *Actinosphaerium Eichhorni* (nach F. E. Schulze).

Wir unterscheiden skelettlose und skelettbildende Formen. Ein aus Kieselsäure bestehendes Skelett besitzt: *Clathrulina elegans* Cienk., Skelett eine Gitterkugel von einem Stiel getragen (Fig. 121). *Acanthocystis turfacea* Cart., Kieselskelett besteht aus zahlreichen radial gestellten Stacheln, welche centralwärts mit einem Fußplättchen beginnen und nach der Peripherie 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. 119); Körper milchweiß, stecknadelkopfgroß, Protoplasma nach Art von Seifenschaum von Flüssigkeitsvacuolen durchsetzt, deren verschiedene Gestalt und Größe den Unterschied von Rinden- und Marksubstanz bedingen. In der Rinde mehrere contractile Vacuolen, im Mark zahlreiche Kerne. Bei der Encystierung verschwindet die schaumige Beschaffenheit des

Protoplasma und der größte Teil der Kerne; es bildet sich eine Cyste, deren Inhalt sich in zahlreiche einkernige, sich mit Kieselhüllen umgebende Tochtercysten zerlegt. Jede Tochtercyste teilt sich in Secundärcysten, die nach Bildung von Richtungskörpern wieder verschmelzen (Selbstbefruchtung, Autogamie) und Keimkugeln liefern (Fig. 120). Aus letzteren schlüpfen nach längerer Ruhe junge *Actinosphärien* aus. Ähnlich ist die Encystierung mit Befruchtung verknüpft bei *Actinophrys sol* Ehrbg., einer kleinen einkernigen Art.

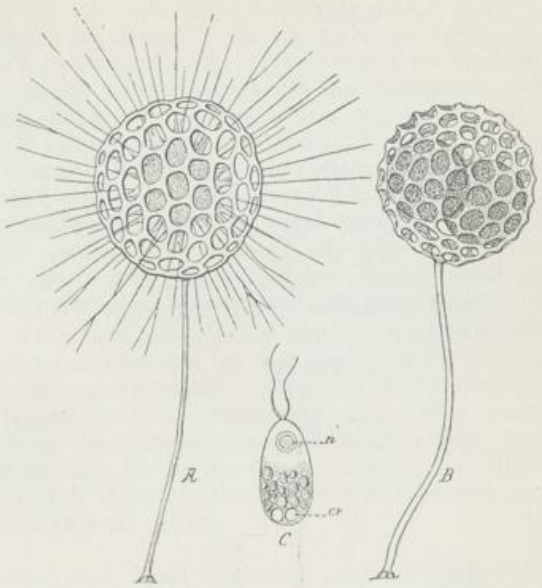


Fig. 121. *Clathrulina elegans*. *A* Tier mit ausgestreckten Pseudopodien, *B* Individuum in 2 Cysten geteilt. *C* Zoospore. *n* Kern, *cv* contractile Vacuole.

IV. Ordnung. Radiolarien.

Die *Radiolarien*, die formenschönsten und höchstorganisierten *Rhizopoden*, erinnern in ihrem Habitus sehr an die *Heliozoen;* sie haben einen 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 Centralkapsel gegeben. Unter diesem Namen versteht man einen von einer Membran umschlossenen, centralen Teil des Körpers, während man die nach außen davon gelegenen Teile als extracapsulären Weichkörper zusammenfaßt. Die Centralkapsel ist der wichtigste Abschnitt des Tieres; mit Präpariernadeln aus dem extracapsulären Weichkörper herausgeschält, lebt sie nicht nur weiter, sondern regeneriert sogar die verloren gegangenen Partien, während der extracapsuläre Weichkörper ohne Centralkapsel zugrunde geht. Da das Protoplasma beider Teile, die intracapsuläre und die extracapsuläre Sarcode, identisch ist, kann der Unterschied im Regenerationsvermögen nur durch die auf die Centralkapsel beschränkten Kerne veranlaßt sein. Die die Centralkapsel umschließende Kapselmembran ist entweder allseitig von vielen Porenkanälen durchbohrt oder besitzt nur an beschränkten Stellen Öffnungen. Durch die Poren und Öffnungen tritt die intracapsuläre Sarcode hervor und breitet sich im extracapsulären 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 Vacuolen (extracapsuläre Alveolen) in dem protoplasmatischen Netz entwickeln.

Die Centralkapsel kann ein- oder vielkernig sein. Im ersteren Falle liegt der Kern als ein Bläschen von ansehnlicher Größe (Binnenbläschen) im Centrum (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 einkernig, die andern fast stets vielkernig antrifft, hängt damit zusammen, daß im ersteren Falle die Einkernigkeit lange Zeit Bestand hat und erst kurz vor der Zoosporenbildung in die Vielkernigkeit übergeht, während im zweiten Falle sich die Umbildung frühzeitig vollzieht (vgl. S. 59). — In der Centralkapsel werden mannigfache Ablagerungen, welche während der Fortpflanzung zur Ernährung dienen, wie Ölkugeln, Concretionen etc., aufgestapelt.

Fig. 122.

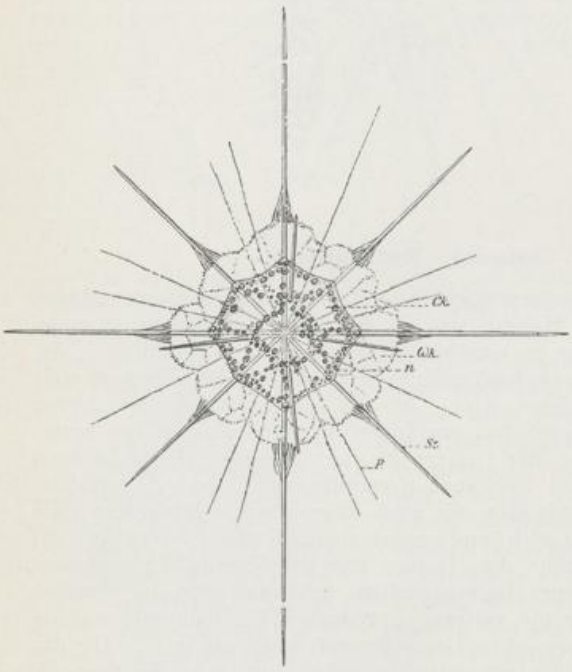


Fig. 123.

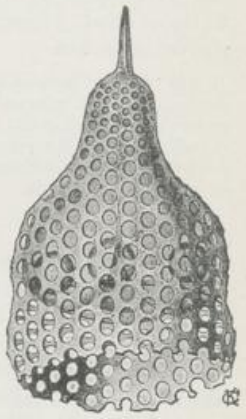


Fig. 123. *Eucyrtidium cranioides* (nach Haeckel).

Fig. 122. *Acanthometra elastica*. *Ck* Centralkapsel, *Wk* extracapsulärer Weichkörper, *n* Kerne, *St* Stacheln, *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. 123), schwammige Gerüste. In anderen Fällen endlich begegnet man Ringen, Röhren, Stacheln, welche im Centrum der Centralkapsel zusammenstoßen (Fig. 122) etc. Da die Skelette stets aus Kieselsäure bestehen und sehr widerstandsfähig sind, finden sie sich in vielen geologischen Schichten;

die berühmtesten Fundstätten sind die Berge von Caltanisetta in Sizilien (Tertiär) und die ebenfalls der Tertiärzeit angehörigen, an *Radiolarien* noch reicheren Gebirge der Nicobareninseln und der Insel Barbados.

Von der Fortpflanzung der *Radiolarien* kennt man zunächst Teilungen, welche mit der Teilung der Centralkapsel (bei einkernigen Formen mit der Teilung des Kerns) beginnen und meist auf den extracapsulären Weichkörper sich fortsetzen. Unterbleibt die Teilung des letzteren, so kommt es zur Koloniebildung. In einer gemeinsamen, allmählich wachsenden Gallerte liegen dann zahlreiche Centralkapseln, untereinander durch Protoplasmanetze verbunden, welche an der Oberfläche der Kolonie die Pseudopodien bilden (Fig. 125). Eine zweite Art der Fortpflanzung ist die Fortpflanzung durch Schwärmer oder Zoosporen, welche immer erst eintritt, wenn der Kern der Centralkapsel sich in Hunderte oder Tausende von Tochterkernen umgewandelt hat. Der Centralkapselinhalt 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 Centralkapsel in tumultuarische Bewegung gerät. Indem die Kapselmembran platzt, schwärmen die jungen Fortpflanzungskörper aus, womit unsere Kenntnisse von dieser Form der Fortpflanzung abschließen (Fig. 124). Da bei vielen Arten große und kleine Schwärmer, Macro- und Microgameten vorkommen, ist behufs weiterer Entwicklung wahrscheinlich eine Copulation verschiedener Schwärmer nötig.

Sehr verbreitet, wenn auch nicht konstant, sind im Körper der Radiolarien die gelben Zellen, welche früher irrtümlich für Teile des *Radiolars* gehalten wurden; sie sind einzellige Algen (*Zooxanthellen*), wie sie auch bei anderen Tieren (*Thalamophoren, Actinien, Schwämmen* etc.) vorkommen; sie liefern uns ein Beispiel für die Symbiose oder das Zusammenleben verschiedenartiger Organismen zu gegenseitigem Nutzen. Diese Auffassung gründet sich darauf, daß die gelben Zellen eine Membran besitzen, stärkeartige 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 großen Meerestiefen von 3—7000 m, vielfach bei Temperaturen, welche wenig unter oder über 0° C. betragen.

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 *Sphärozoen* (Fig. 125), die großen *Thalassicollen*, die gitterschaligen *Haliommen* (Fig. 88), die scheibenförmigen *Disciden*. *Collozoum inerme* H., *Thalassicolla pelagica* H.

II. Unterordnung. Acantharien. Die Kapselmembran ist ebenfalls allseitig durchbohrt; 20 Stacheln, welche aus einer außerordentlich leicht löslichen Kieselverbindung bestehen, vom Centrum 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. 122.)

III. Unterordnung. Monopyleen oder Nassellarien. Die Centralkapsel 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 cranioides* H. (Fig. 123.)

IV. Unterordnung. Tripyleen oder Phäodarien. Die Centralkapsel 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. 124.



Fig. 124. Zoosporen von *Collozoum inerme*. *a* Microspore, *b* Zoospore mit wetzsteinförmigem Körper, *c* Macrospore.

Fig. 125.

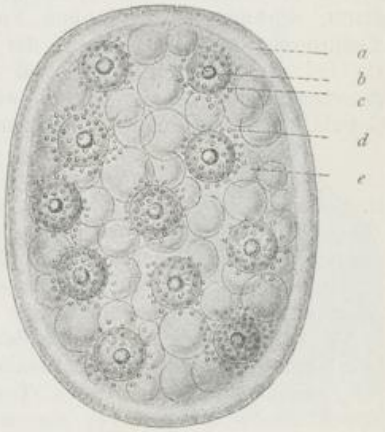


Fig. 125. *Collozoum inerme*. *a* Gallerte, *b* Ölkugeln in den Centralkapseln, *c*, *d* gelbe Zellen, *e* Vacuolen.

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. 127). Je nachdem die durch diese beiden Pole gezogene Achse verkürzt oder verlängert ist, ist die Schale scheiben- oder sack- oder flaschenförmig oder gar 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. 126). 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 Scheidewänden (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 kohlensaurem Kalk, welche bei Behandlung mit Säuren unter Kohlensäureentwicklung sich lösen und nur geringe Spuren einer organischen Grundlage hinterlassen. Auf mannigfache Reliefzeichnungen der Schale,

Fig. 126. Fig. 127. Fig. 128.

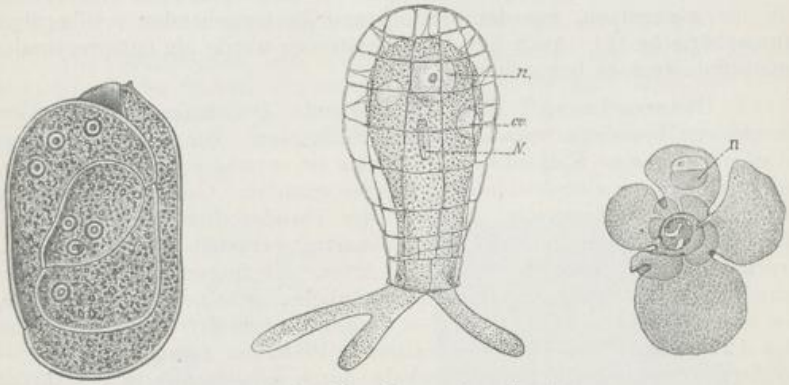


Fig. 126. Junge *Miliola* mit vielen Kernen (aus Lang).
Fig. 127. *Quadrula symmetrica* (nach F. E. Schulze), *n* Kern, *cv* contractile Vacuole, *N* Nahrungskörper.
Fig. 128. Weichkörper einer *Globigerina*, durch Auflösen der Schale erhalten, *n* Kern.

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. 116).

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. 128). Im Protoplasma findet sich ein großer Kern (Fig. 127, 128 *n*), welcher aber häufig frühzeitig durch eine Tochtergeneration kleiner Kerne ersetzt werden kann. Contractile Vacuolen 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. 127), fadenförmig, verästelt, reich an Körnchen und Anastomosen meist ein treffliches Objekt zum Studium der Körnchenströmung (Fig. 116).

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 für sich in Anspruch nimmt. 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 scheinen miteinander zu alternieren und sich oft mit Dimorphismus der Individuen zu verbinden. Die progame zur Bildung von Gameten führende Generation unterscheidet sich in der Kernbeschaffenheit (lange Persistenz eines Hauptkerns) und oft auch in der Schalenstructur (große Centralkammer, 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. Contractile Vacuolen 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. 127), Schale aus vielen quadratischen Plättchen zusammengefügt. — *Difflugia 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 Küstenpflanzen, 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 (*Psammonyx vulcanicus* Dödl. 5—6 cm); unter den fossilen erreichen die *Nummuliten* Durchmesser bis zu 6 cm. — Die Einteilung gründet sich auf die Structur der Kammerwand: 1. *Imperforaten*. Schalenwand massiv, die terminale Pseudopodienöffnung ist die einzige Kommunikation des Schaleninnern nach außen.

Miliola cyclostoma M. Schultze (Fig. 126). 2. *Perforaten.* Schalenwand von zahlreichen feinen Poren durchsetzt, Pseudopodienöffnung fehlt manchmal. *Polystomella strigillata* M. Schultze, *Rotalia Freyeri* M. Schultze (Fig. 114), am Meeresgrund lebend; *Globigerina bulloides* d'Orb., pelagisch (Fig. 128). Von fossilen Formen sind besonders die *Nummuliten* zu nennen, ferner das den uralten laurentischen Schichten Kanadas und Böhmens entstammende *Eozoon canadense* Dawson, dessen tierische Natur jedoch von den meisten Beobachtern bestritten wird.

An die *Foraminiferen* schließen sich vielleicht die **Xenophyophoren** an, aus der Tiefsee stammende 2—7 cm große, biconcave 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 Sarcode gefüllt, die gröberen, 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 andern Teil dagegen unter dem älteren Namen *Myxomyceten* (*Schleimpilze*) zu den Pflanzen gestellt. Erstere Auffassung gründet sich auf den Bau der beweglichen Zustände, der

Fig. 129.

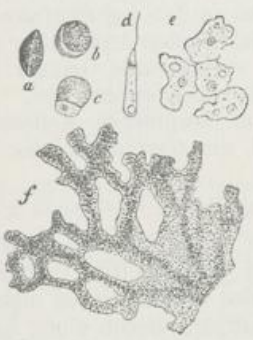


Fig. 130.

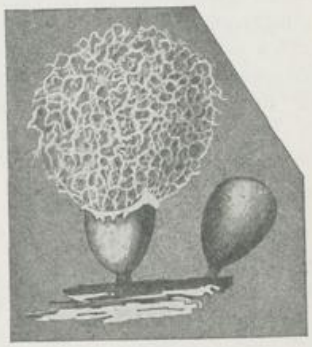


Fig. 129. *Chondrioderma difforme.* *a* trockene Spore, *b* dieselbe im Wasser quellend, *c* Spore mit austretendem Inhalt, *d* Zoosporen, *e* aus Umwandlung der Zoospore hervorgegangene Amöben, die anfangen zum Plasmodium sich zu vereinen (bei *d* und *e* Kern und contractile Vacuole zu sehen), *f* Teil eines Plasmodium (nach Strasburger).

Fig. 130. Sporenblasen von *Arcyria incarnata*, die linke ist durch den Druck des herausquellenden Capillitium geplatzt und hat die Sporen entleert (nach de Bary).

Plasmodien, 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 Protoplasmastränge eingezogen, neue gebildet werden (Fig. 129). Bei eintretender Trockenheit encystieren

sich die Plasmodien in eigentümlicher Weise; haben sie eine bestimmte Reife erreicht, so bilden sie die mannigfach gestalteten Fortpflanzungskörper, die Sporenblasen (Fig. 130) und die Carpome. Jene sind festwandige Blasen, welche häufig an einem Stil 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 quellfähigen, bei vielen Arten jedoch fehlenden Masse ausgefüllt, welch letztere 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. 129). Mehrere Amöben verschmelzen untereinander zu einem kleinen Plasmodium. — *Fuligo varians* (*Aethalium septicum* Fr.), Lohblüte; Plasmodium gelb, auf Gerberlohe.

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.

Fig. 131. Fig. 132.

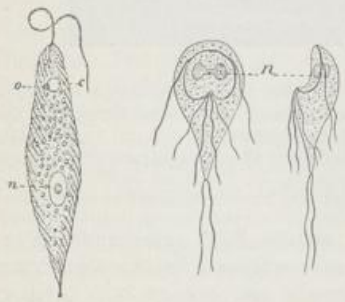


Fig. 131. *Euglena viridis* (nach Stein). *n* Kern, *c* contractile Vacuole, *o* Pigmentfleck.

Fig. 132. *Lamblia intestinalis* (nach Grassi) von vorn und in seitlicher Ansicht; *n* Kern.

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 contractile Vacuole beherbergt. Am vorderen Ende liegt oft noch ein roter oder brauner Augenfleck, der die in der Gruppe besonders verbreitete Empfindlichkeit für Licht unterstützt (Fig. 131). Bei parasitischen Formen scheinen Pigmentfleck und contractile Vacuole allgemein zu fehlen (Fig. 132, 136, 137, 138). Die Geißeln sitzen zumeist zu 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. 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. 136). 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. 135). Auch finden sich einfache und verästelte Stiele, auf denen die Tiere in kleinen Gruppen festsitzen (Fig. 134). — 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 ge-

Fig. 133. Fig. 134. Fig. 135. Fig. 136.

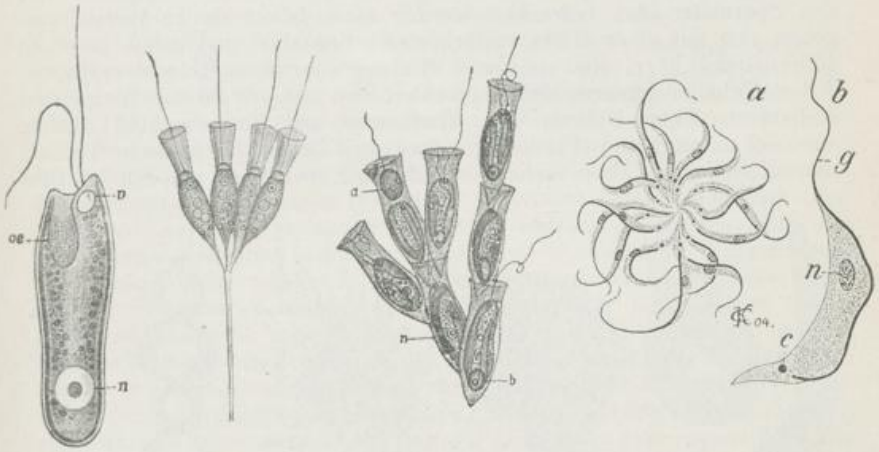


Fig. 133. *Chilomonas paramaecium*. *oe* Cytostom, *v* contractile Vacuole, *n* Kern (nach Bütschli).

Fig. 134. *Codonocladium umbellatum* (nach Stein).

Fig. 135. *Dinobryon sertularia* (nach Stein). *a* eine parasitische Flagellate, die sich häufig in den Gehäusen der *Dinobryen* findet, *n* der Kern, *b* die contractile Vacuole.

Fig. 136. *Trypanosoma lewisi* (nach Laveran et Mesnil). *a* agglomerierende Formen, *b* Einzeltier stärker vergrößert, *g* Geißel, *n* Kern, *c* Blepharoplast.

formte Nahrung aufnehmen. Eine merkwürdige Einrichtung besitzen die *Choanoflagellaten* (Fig. 134); bei ihnen erhebt sich im Umkreis der Geißel das Körperprotoplasma zu einem trichter- oder kragenartigen Aufsatz, dem Collare, an welches die zur Nahrung dienenden Fremdkörper von den Geißeln herangeworfen werden, um von hier in das Innere des Tieres zu gleiten. Außer diesen tierähnlichen *Flagellaten* gibt es auch pflanzenähnliche, welche Chlorophyll (*Volvocineen* und *Euglenen*) oder braun gefärbte Chromatophoren (*Chromomonadinen*) 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 assi-

milieren, sei es, daß sie von flüssiger Nahrung leben (Fig. 133). 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. 137 *e*). 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 copulierenden Individuen ungleich groß, indem einige Tiere der Kolonie zu großen, unbeweglichen Oosporen oder Macrogameten heranwachsen, während andere durch fortgesetzte Teilung Gruppen von kleinen, äußerst beweglichen Zoosporen, Microgameten 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. — Ganz anders verläuft die Entwicklung bei den im Blut

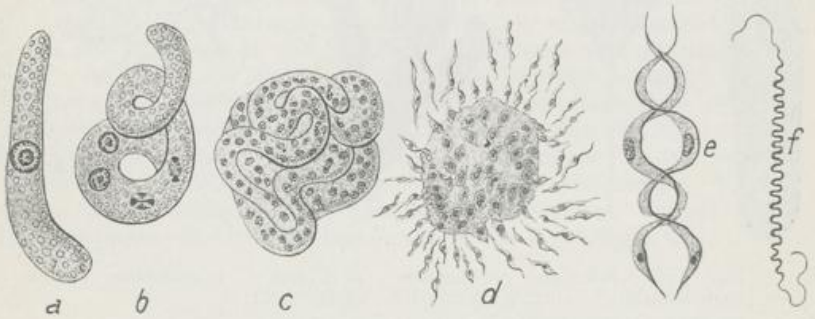


Fig. 137. *a—e Spirochaete ziemanni, f Spirochaete pallida. a—c* Ookinet im Wachstum und Kernvermehrung aus dem Mückendarm, *d* Umbildung des reifen Ookineten in *Spirochaeten*, *e* Teilungsstadium einer Sp. Ziemanni.

der verschiedensten Wirbeltiere lebenden und teils frei, teils in und an den Blutkörperchen schmarotzenden *Trypanosomen*. Nachdem sich dieselben durch Längsteilung enorm vermehrt haben, werden einige zu Macrogameten, andere liefern je 8 Microgameten. Die Befruchtung der Macrogameten durch die Microgameten findet im Darm blutsaugender *Dipteren*, *Apteren* etc., vielleicht auch von *Zecken* statt. Im Zwischenwirt geht die Vermehrung weiter, sie besitzt bei der Gattung Spirochaete die Besonderheit, daß die Zygote (Ookinet) zu einem großen vielkernigen Körper (Fig. 137 *a—c*) heranwächst, aus dem die jungen Flagellaten unter Bildung eines „Restkörpers" (vergl. die *Sporozoen*) hervorgehen (*d*). Die Übertragung des Parasiten in neue Wirte erfolgt durch den Stich der Mücke.

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. 131), einzellebend, färbt durch massenhaftes Auftreten kleine Wasserpfützen 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 noch geformte Nahrung aufnehmen. *Dinobryon Sertularia* Ehrbg. (Fig. 135).

II. Gruppe. Flagellaten mit Collare: *Choanoflagellaten*, meist kleine, kolonienbildende Formen. *Codonocladium umbellatum* St. Zahlreiche Einzeltiere in Form eines Büschelchens auf einem Stiel vereint (Fig. 134).

III. Gruppe. Tierähnliche Flagellaten, welche durch die Körperoberfläche oder mit Hilfe von Pseudopodien oder einer bestimmten, zu einem Cytostom differenzierten Stelle Nahrung aufnehmen, *Monadinen*. Hierher gehören außer zahlreichen freilebenden Formen zahlreiche Parasiten des Menschen: *Lamblia intestinalis* Lambl (*Cercomonas intestinalis*, *Megastoma entericum* Grassi), auch bei anderen Säugetieren, wie Ratten und Mäusen (Fig. 132); *Trichomonas hominis* Dav. (*Tr. intestinalis* Leuk.), beide im Dünndarm; *Trichomonas vaginalis* Donné im katarrhalischen Secret der Scheide besonders bei Schwangeren, seltener in der Urethra des Mannes (Fig. 138). 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* Ursache der Surrakrankheit vielleicht mit *Tr. brucei* identisch). *Tr. castellanii* im Blut und der Cerebrospinalflüssigkeit des Menschen, Ursache der im tropischen Afrika verbreiteten Schlafsucht, einer tödlichen Krankheit der Neger; Zwischenwirt *Glossina palpalis*. Im Rattenblut *Tr. lewisi* (Fig. 136), im Froschblut *Tr. sanguinis*, in Fischen das durch Blutegel (*Piscicola*) übertragene *Trypanoplasma cyprini*. Durch Untersuchungen über die im Blut von *Vögeln* schmarotzende, durch *Culiciden* übertragene *Spirochäte ziemanni* (Fig. 137 *a—e*) hat sich herausgestellt, daß die spiral gewundenen, an beiden Enden mit einer Geißel bewaffneten *Spirochäten* keine Bakterien, sondern Flagellaten sind. *Sp. obermeieri* Ursache des Rückfalltyphus, *Sp. pallida* Schaudinn wahrscheinlich Ursache der Syphilis. Von anderer Seite wird eine andere Flagellate, *Cytorrhyctes luis* Siegel, als Ursache der Syphilis angegeben, ein 0,003 mm großes, in einen Faden (Geißel?) ausgehendes Körperchen. Eine andere *Cytorrhyctes*art soll die Blattern verursachen. Von den meisten Forschern werden die *Cytorrhyctes*arten nicht für *Protozoen* gehalten, sondern für Degenerationsprodukte roter Blutkörperchen, welche auch im normalen Blut vorkommen (*Hämoconien*).



Fig. 138. *Trichomonas vaginalis* (nach Blochmann). *n* Kern.

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 Cellulose bestehende, von festgefügten 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. 139), im Meer *Ceratium tripos* Ehrb. und die mit einem auffallend großen Auge versehene *Erythropsis agilis*.

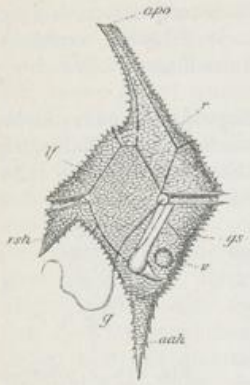


Fig. 139. *Ceratium cornutum*. *apo* vorderes Horn mit Öffnung. *rsh* rechtes, *aah* hinteres Horn, *lf* Längsfurche, *g* Geißel, *gs* Geißelplatte, *v* Vacuole, *r* Rautenplatte (aus Bütschli nach Stein).

III. Ordnung. Cystoflagellaten.

Die Cystoflagellaten besitzen einen von einer Membran umschlossenen Gallertkörper. Zu ihnen gehören vier äußerst interessante, in der Gestalt voneinander sehr verschiedene Tiere, die *Noctiluca miliaris* (Fig. 140), der *Leptodiscus medusoides* (Fig. 141), *Craspedotella pileolus* und das *Radiozoum lobatum*, alle vier ausschließlich Meeresbewohner.

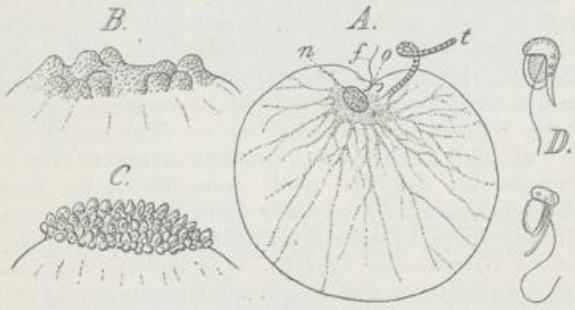


Fig. 140. *Noctiluca miliaris*. *A* ganzes Tier, *n* Kern, *t* Tentakel, *o* Mundöffnung, daneben „Zahn“ und „Lippe“, letztere mit *f* Geißel; *B*, *C* oberes Ende der Körperblase, beginnende und weiter fortgeschrittene Teilung in Zoosporen, *D* Zoosporen (zum Teil nach Cienkowski).

Die *Noctiluca miliaris* (Fig. 140) 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. 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 conjugieren. Nachdem eine wechselseitige Kernbefruchtung stattgefunden hat (?), gehen sie wieder auseinander; es sammelt sich jetzt in jedem Tier das Protoplasma zu einer Scheibe, welche durch successive 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. 140 *B—D*).

Leptodiscus medusoides (Fig. 141) hat vollkommen die Gestalt zarter, 1 bis 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 concaven Seite verlaufende Muskelfasern bedingt wird. Sehr ähnlich *Craspedotella pileolus* Kofoid.

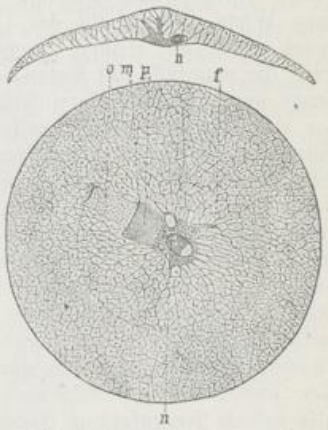


Fig. 141. *Leptodiscus medusoides* auf dem optischen Durchschnitt und von der Fläche gesehen. *f* Geißel, *m* Mundöffnung, *n* Kern, *o* Zuleitung zum Mund, *p* Protoplasmastrang.

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, solange 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 zur „Autoinfektion", zur Vermehrung der Parasiten in den Geweben des Wirts; der Parasit wächst mäßig heran und zerfällt in zahlreiche junge Tiere (*Merozoite*). Während diese Vermehrung sich bei den meisten *Sporozoen* häufig wiederholt, ist sie bei den *Gregarinarien* nur durch ein einmaliges besonders starkes Anwachsen des Tieres ersetzt, welches erst, nachdem es sich encystiert hat, eine multiple Teilung erfährt. 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 ebenfalls mit festen Schalen umgeben sein können und Ausgangspunkt der progamen Entwicklung werden. Die Befruchtung geht zumeist der Encystierung voraus, seltener wird sie innerhalb der Cyste bewirkt; selten ist sie eine Verschmelzung von Isogameten, meist werden unbewegliche Macrogameten von äußerst beweglichen Microgameten befruchtet. Dabei kann der geschlechtliche Dimorphismus von langer Hand vorbereitet werden und in den den Macro- und Microgameten vorausgehenden Generationen (Gametocyten) schon zum Ausdruck kommen. 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 *Myxosporidien* 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 fadenförmiger, 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. 142 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 circuläre oder in flachen Spiraltouren angeordnete Muskelfibrillen hervorgerufen wird. Die Anwesenheit der Muskelschicht macht die lebhaften, wellenförmig von einem Ende zum anderen verlaufenden Contractionen 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 irgend welche Gestaltsveränderung 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. 142 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 vorgerückteren Stadien verlassen. Viele von ihnen bleiben dann noch eine Zeit lang 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

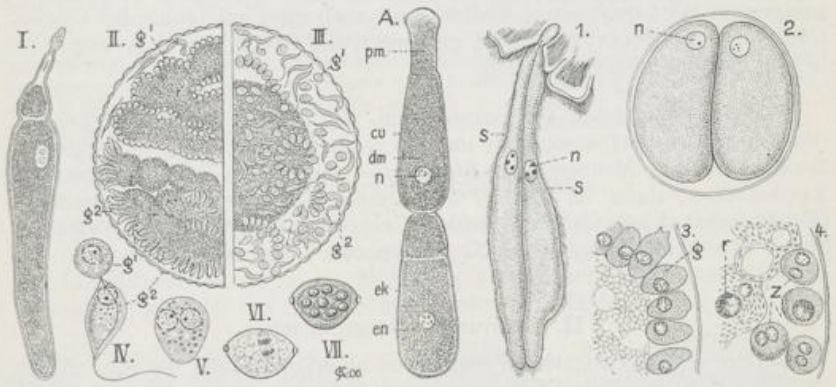


Fig. 142. Verschiedene Gregarinen I.—VII. Entwicklung von *Stylorhynchus*, I. *Stylorhynchus longicollis* (nach Ai. Schneider), II. zwei encystierte Tiere von *St. oblongatus* in beginnender Gametenbildung zur Hälfte dargestellt, III. Hälfte einer in der Keimung weiter vorgerückten Cyste, geschlechtlich differenzierte Gameten in Copulation, 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 Samentrichtern des Regenwurms, 2. die Tiere encystiert, 3. und 4. ein kleiner Teil der Cyste in Bildung und Conjugation der Gameten stärker vergrößert (sollen nach Brasil schwach sexuell differenziert sein.). *g* Gameten, g^1 Zoosporen, g^2 Oosporen, *pm* Protomerit, *cu* Cuticula, *dm* Deutomerit, *n* Kern, *ek* Ectosark, *en* Entosark, *s* Samenfäden des Regenwurms, *r* Restkörper, *z* Zygote.

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 Conjugationen, welche im Verlauf der Fortpflanzung auftreten.

Die Vermehrung erfolgt bei den typischen Formen im encystierten Zustande (Fig. 142. 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, der spindelförmige Gestalt annimmt und sich mit einer festen Hülle umgibt, die Spore, Zygote oder „Pseudonavicelle" (4, *IV—VI*). Daß immer zwei Gameten verschiedener Abstammung conjugieren, geht daraus hervor, daß bei *Stylorhynchus* die Gameten eines Tieres mit Geißeln versehen, die des anderen Tieres unbeweglich sind. 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 teilt sich der Sporeninhalt 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* (Küchenschabe) lebende Polycystidee *Gregarina (Clepsidrina) blattarum* Sieb. Mit Epimerit versehen *Stylorhynchus longicollis* F. St.

II. Ordnung. Coccidiarien.

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. 143, 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) (Autoinfection). Nach mehrfacher Wiederholung dieses Vorgangs tritt Befruchtung ein (5); einige Tiere wachsen zu Macrogameten heran, andere liefern durch Teilung Microgameten, kleine lebhaft mit 1—2 Geißeln schwimmende Körper. Der befruchtete Macrogamet, die Zygote, (6, 7, ferner 9, 10, 11) encystiert sich, gelangt nach außen und dient zur Infection neuer Tiere. Bei ihrer früher oder später beginnenden, zum Abschluß aber nur in einem neuen Wirt gelangenden Keimung teilt sich der Cysteninhalt (*g*) in mehrere sich zu Sporen abkapselnde Sporoblasten (bei *Eimeria* 4). Jede Spore liefert ein bis mehrere Sporozoite (bei *Eimeria stiedae* 2), wobei Restsubstanz zurückbleibt (*i k*). *Eimeria stiedae*, früher *C. cuniculi* Rivolta (*oviforme* Leuck.), erzeugt in der Leber und im Darm von Säugetieren, selten beim Menschen, häufig beim Kaninchen käsige Knötchen, ist bei Rindern Ursache der roten Ruhr.

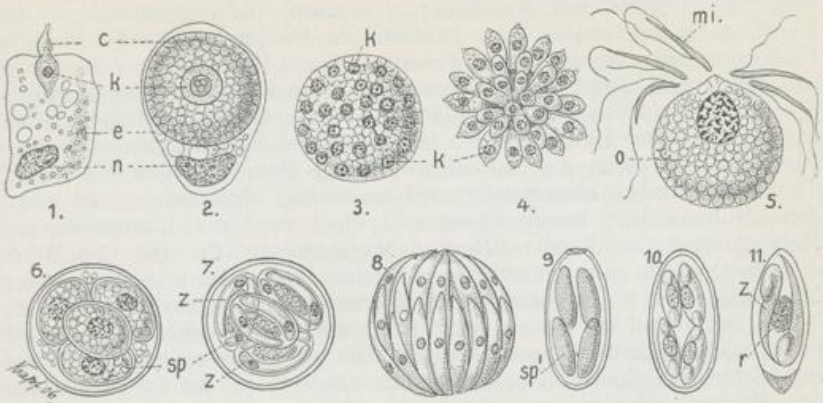


Fig. 143. 1.—7. Entwicklung von *Coccidium schubergi* nach Schaudinn. 1. Eindringen des Sporozoiten in die Epithelzelle, 2. Wachstum des Sporozoiten, 3. Kernvermehrung, 4. Teilung in neue Sporozoite, 5. Macrogamet von Microgameten umschwärmt, 6. Zygote in 4 Sporen geteilt, 7. Umbildung der Sporen in 2 Sporozoite, 8.—11. *Eimeria Stiedae* (nach Wasielewsky 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* Microgamet, *o* Macrogamet, *sp* Sporen, *sp*¹ Sporoblasten, *z* eingeschlossene Sporozoiten, *r* Restkörper.

III. Ordnung. Hämosporidien.

Die *Hämosporidien* sind in Bau und Entwicklungsweise sowohl den *Coccidiarien* als auch den *Spirochaeten* sehr ähnlich; sie bewohnen die Blutkörperchen. Die im Menschen vorkommenden Formen (Hämamöben) veranlassen das Wechselfieber oder die Malaria. Auch hier findet

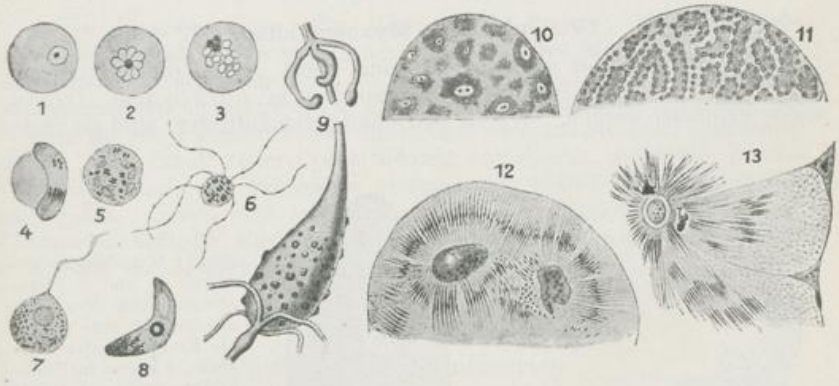


Fig. 144. Entwicklung von *Plasmodium praecox* (nach Grassi). 1. Blutkörperchen mit frisch eingedrungener Hämamöbe, 2. H. in Vermehrung, 3. junge Tiere kurz vor dem Zerfall des Blutkörperchens, 4. und 5. Bildung der Macrogameten, 6. Bildung der Microgameten, 7. Befruchtungsstadium, 8. befruchtete, bewegliche Macrogameten (Ookinet); 9. Darm von *Anopheles*: vorderes Ende mit linker Speicheldrüse, Mitteldarm bedeckt mit Hämamöbencysten. 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.

man eine progame, mit Autoinfektion gepaarte und eine metagame, die Übertragung auf andere Tiere vermittelnde Fortpflanzung. Die in die Blutkörperchen eingedrungenen Parasiten (Fig. 144, 1—3) wachsen heran und teilen sich, wobei ein aus zersetztem Blutrot entstandener Pigmenthaufen ausgeschieden wird (Gänseblümchenform). Die Teilprodukte werden durch Zerfall der Blutkörperchen frei (Fieberanfall) und infizieren andere Blutzellen. So kann die Autoinfektion lange Zeit fortgehen, bis die in die Blutkörperchen eingewanderten Hämamöben, ohne sich zu teilen, zu den „Halbmonden" heranwachsen (4); diese runden sich entweder zu Macrogameten (5) ab oder liefern 8 Microgameten (6). Die Copulation derselben scheint nur einzutreten, wenn sie in den Darm blutsaugender Mücken geraten. Der befruchtete Macrogamet, der „Ookinet", wandert in die Darmwand der Mücke, vergrößert sich enorm, encystiert sich und liefert viele hüllenlose Sporoblasten. Aus jedem Sporoblast entwickeln sich zahlreiche Sporozoiten, welche auswandern, in die Speicheldrüsen der Mücken gelangen und durch den Mückenstich in das Blut des Menschen wieder eingeimpft 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. verlangt, 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. e. 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 in dieser durch die Eier auf die nächste Generation übertragen wird. *Babesia bovis*, durch *Ixodes reduvius* übertragen, erzeugt die Hämoglobinurie der Rinder.

IV. Ordnung. Myxosporidien.

Die *Myxosporidien* (Fig. 145) 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

Fig. 145. Fig. 146.

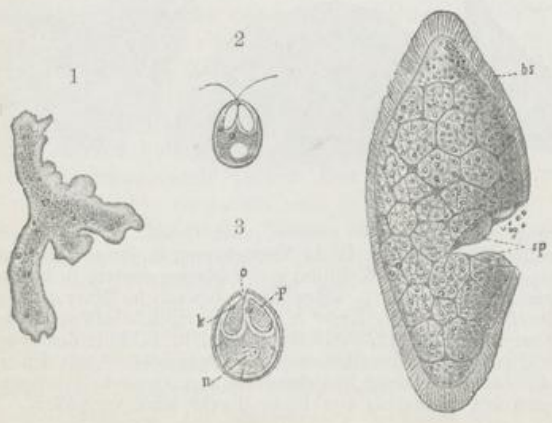


Fig. 145. *Myxosporidien.* 1 *Myxidium Lieberkühni;* 2 und 3 *Psorospermien* von *Myxobolus Müllerí.* *n* eine früher als Kern gedeutete Vacuole, *k* Kerne in Rückbildung, *p* nesselkapselartige Polkörper, bei 2 mit ausgeschnellten Fäden.

Fig. 146. *Sarcocystis miescheriana* aus dem Zwerchfell eines Schweines (nach Bütschli). *bs* Hülle, *sp* Sporenkugeln.

und mit Pseudopodien versehen. Im Innern parenchymatöser Organe, wie Herz, Niere, Leber, Hirn, Muskeln etc., sind sie gewöhnlich von einer Cystenmembran umgeben; hier erzeugen sie ganz gewaltige Zerstörungen. Anfangs zweikernig, werden sie bald vielkernig; wahrscheinlich können sie sich auch durch Teilungen vermehren. Noch ehe das Körperwachstum beendet ist, beginnt die Sporulation. Daher spricht man auch von „*Neosporidien*". Im Innern sondern sich einzelne kugelige Protoplasmakörper ab, die anfangs nur einen Kern, später viele Kerne (10 und mehr) enthalten. Aus jeder Protoplasmakugel gehen 2 bis viele Sporen hervor, die sogenannten „Psorospermien". Für diese (3) ist es charakteristisch, daß sie von einer zweiklappigen Schale umgeben sind und außer einem zweikernigen Keimling 1, 2 oder 4 Polkapseln umschließen; letztere gleichen im Bau den Nesselkapseln der Cölenteraten, sind wie diese ovale Kapseln und enthalten Fäden, die unter bestimmten Verhältnissen ausgeschleudert werden (2) und die Aufgabe haben, die Psorospermien 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.

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 in der Nasenschleimhaut des Menschen, das in den Tropen vorkommende *Rhinosporidium hominis,* nahe.

V. Ordnung. Sarcosporidien.

Die *Sarcosporidien* (Fig. 146), auch Rainey-Mieschersche Schläuche genannt, finden sich in den quergestreiften Muskeln der Wirbeltiere, besonders der Säugetiere; es sind ovale, zwischen die Fibrillen der Sarcolemmschläuche 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. *Sarcocystis miescheriana* Kühn in Muskeln des Schweins, *S. muris* Blanch. in Muskeln der Maus, *S. Lindemanni* Rivolta selten in Muskeln des Menschen.

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 hindurchwinden können; nach Überwindung des Hindernisses kehren jedoch auch

Bau.

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. 147 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 Nahrungsvacuole (*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. Contractile Vacuolen (*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 Vacuole entleeren, welche ihn weiter nach außen befördert.

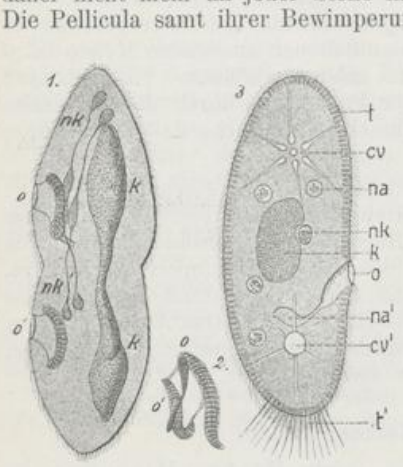


Fig. 147. Paramaecium. 1. *P. aurelia* in Teilung, 2. Abschnürung des Cytostoms des hinteren Teilsprößlings vom alten Cytostom auf einem früheren Teilungsstadium, 3. gepreßtes *P. caudatum* schematisiert. *k* Kern, *nk* Nebenkern, *o* Cytostom, *k'*, *nk'*, *o'* die betreffenden Teile des hinteren Tiers, *cv* contractile Vacuole im contrahierten, *cv'* im ausgedehnten Zustand, *t* Trichocysten, *t'* dieselben ausgeschleudert, *na* Nahrungsvacuole, *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, häufiger Muskel-

fibrillen, 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 Farbeflüssigkeiten 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 (Micronucleus, 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. 147, 152, 153), seltener, und dann nur im encystierten Zustand, durch Teilung in zahlreiche (bis zu 64) 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 Teilsprößling, doch schnürt sich öfters von ihr eine Ausstülpung (Fig. 147 ^{2} *o'*) ab, welche dem hinteren Sprößling zufällt und sich in ihm zu einer neuen Mundöffnung entwickelt.

Conjugation.

Die Perioden der Teilung werden von Zeit zu Zeit durch die geschlechtlichen Vorgänge der Conjugation unterbrochen, welche wir im folgenden für die *Paramäcien* schildern wollen (Fig. 148). Zwei *Paramäcien* 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 Conjugation eine Verwachsungsbrücke; 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 vollzogen. Der Hauptkern wächst in Fortsätze aus, welche sich in kleine Stücke zerlegen; diese verschwinden in den ersten Wochen nach aufgehobener Conjugation (wahrscheinlich meist durch Resorption) und machen einem neuen Kern Platz, einem Abkömmlung des Nebenkerns. Die Nebenkerne werden am Anfang der Conjugation 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 copulierten Tiere werden ausgetauscht, indem sie sich auf der zu diesem Zweck gebildeten Protoplasmabrücke aneinander vorbeischieben. Nach dem Austausch verschmilzt der übergetretene Kern mit dem zurückgebliebenen weiblichen Kern zum Teilkern. Gewöhnlich bewahren die Kerne während dieser Vorgänge die Spindelstructur. Zum Schluß einer Reihe komplizierter, bei den einzelnen Infusorien verschieden verlaufender Vorgänge ent-

stehen aus Teilprodukten des Teilkerns zwei zunächst gleichartig aussehende Kerne, von denen der eine zum Hauptkern, der andere zum Nebenkern wird.

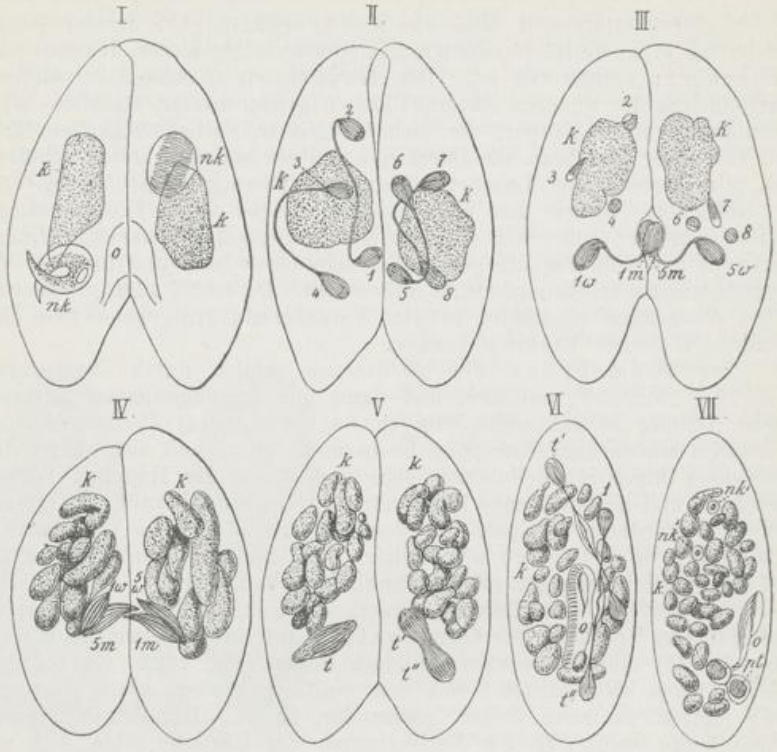


Fig. 148. Conjugation von *Paramaecium*, *nk* Nebenkern. *k* Hauptkern, *o* Cytostom der conjugierenden Tiere.

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 zweiten Paarlings vereint, *1m* mit *5w* und *5m* mit *1w*. Hauptkern in Teilstücke ausgewachsen.

V. Die aus Vereinigung von männlichem und weiblichem Kern entstandene primäre Teilspindel teilt sich in die secundären Teilspindeln *t'* und *t''*.

VI und VII. Nach Aufhebung der Conjugation. Die secundären Teilspindeln teilen sich in die Anlagen der neuen Nebenkerne (*nk'*) und die Anlagen des neuen Hauptkerns *pt* („Placenten"). Der zerstückelte alte Hauptkern fängt an zu zerfallen. (Da *Paramaecium 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.)

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 functionierenden 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 conjugierenden Tiere gleichwertig (Isogameten), die Befruchtung ist eine wechselseitige, und es trennen sich die Tiere nach der Befruchtung voneinander. Bei den *Peritrichen* dagegen (Fig. 149), 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 der conjugierenden Tiere kommt. Einige Tiere, die Macrogameten, behalten ihre Größe und sitzende Lebensweise bei; andere wiederum liefern durch lebhafte Teilung Gruppen von wesentlich kleineren Individuen, Microgameten; letztere lösen sich ab und suchen die Macrogameten 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 *Paramaecium*, mit Ausnahme einiger durch die totale Verschmelzung bedingter Modifikationen.

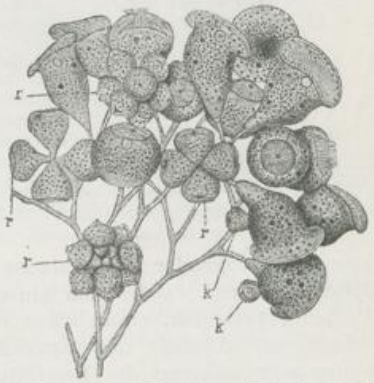


Fig. 149. *Epistylis umbellaria* (nach Greeff). Teil einer in „knospenförmiger Conjugation" begriffenen Kolonie. *r* die durch Teilung entstandenen Microsporen, *k* Microsporen in Conjugation mit einer Macrospore.

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 *Paramäcien* (Fig. 147): *Paramaecium aurelia* Müll. (1); von bohnenförmiger Gestalt, mit Trichocysten und zwei Nebenkernen, *P. caudatum* (2) mit einem Nebenkern. Im Darm des Frosches lebt *Opalina ranarum* Ehrbg., ohne Mundöffnung, mit zahlreichen gleichartigen Kernen. Die kleinen encystierten *Opalinen* werden mit den Fäcalien entleert und von den Froschlarven verzehrt, welche sich so infizieren.

II. Ordnung. Heterotrichen.

Die *Heterotrichen* (Fig. 150) haben noch die totale Bewimperung der *Holotrichen*, haben aber außerdem einen besonders stark entwickelten Wimper-

apparat, 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 Pellicula verlaufen, ermöglichen den *Stentoren* energische zuckende Bewegungen. *Stentor caeruleus* 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. 151). Anderweitige Parasiten des menschlichen Darms *Bal. minutum* Schaud., *Nyctotherus faba* Schaud.

Fig. 150. Fig. 151.

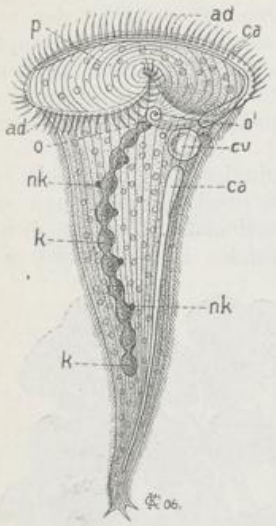




Fig. 151. *Balantidium coli* (nach Leuckart).

Fig. 150. *Stentor coeruleus* (nach Schuberg). *p* Peristom, *ad* adorale Wimperspirale, *o* Cytostom, *cv* contractile Vacuolen, *ca* zuführende Kanäle, *k* Kern, *nk* Nebenkerne.

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. 152). 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 Peristommulde hervorragt, bei der Contraction aber dicht 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* 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. 149, 152), festsitzende Tiere mit einem Stiel, welcher 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

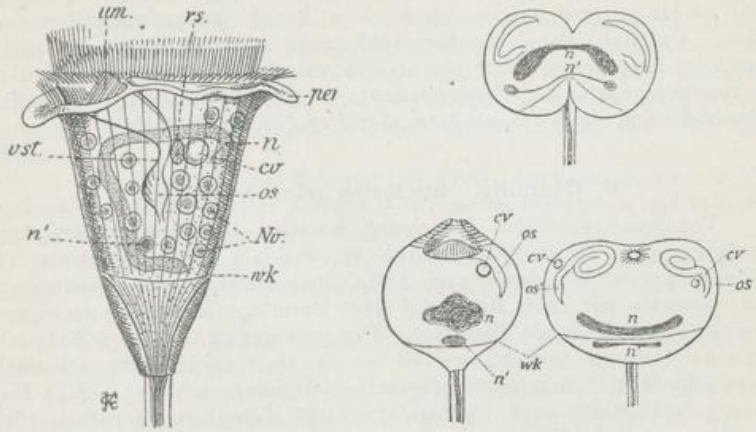


Fig. 152. *Carchesium polypinum* (nach Bütschli). Links Einzeltier, rechts drei Teilungsstadien. *n* Kern, *n'* Nebenkern, *cv* contractile Vacuole mit ihrem Reservoir, *rs*; *wk* Ring, an dem sich ein hinterer Wimperkranz bilden kann, *Nv* Nahrungsvacuolen, *per* Peristom, *vst* Vestibulum, *um* undulierende Membran, *os* Ösophagus.

Stielmuskel sich contrahiert, 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* kolonie-bildend mit dichotom verästeltem 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.

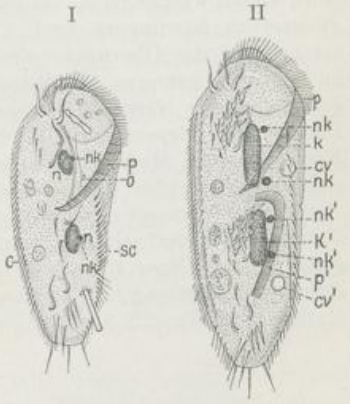


Fig. 153. *Stylonychia mytilus* (nach Stein). I gewöhnliches Tier, II Teilung. *k* Kern, *nk* Nebenkern, *p* Peristom mit adoraler Wimperspirale, *cv* contractile Vacuole, *c* Cirren, *Sc* Seitencirren, *k'*, *nk'*, *p'*, *cv'* die betreffenden Teile des hinteren Tieres.

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. 153). 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 *Insecten* 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 Nebenkerne schwankt zwischen zwei und vier bei derselben Art; kein Infusor eignet sich zur Beobachtung der Nebenkerne 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. 56) 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 contractilen Wandungen, die im Protoplasma des Körpers beginnen und durch die Cuticula hindurchtreten. Die *Acineten* töten mittels 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 contractilen Vacuolen der große kompakte Kern; auch Nebenkerne 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. u. Lachm.) weit verbreitet, außerdem die in Infusorien schmarotzende *Sphaerophrya;* im Meer lebt auf *Hydroiden* und *Broyzoen* neben zahlreichen Arten der Gattung Acineta die *Podophrya (Ephelota) gemmipara* R. Hertw. (Fig. 22 S. 56).

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 Excretion erfolgt durch besondere Flüssigkeitsansammlungen, die contractilen Vacuolen.

4. Die Vermehrung erfolgt durch Knospung oder Teilung. Bei vielen Protozoen sind Conjugationen beobachtet; zweifellos kommen sie allen Protozoen zu. Die echte Conjugation ist ein Befruchtungsprozeß (Caryogamie) im Gegensatz zu den Plasmaverschmelzungen (Plasmogamie).

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 enthielt.

7. Die Einteilung der *Protozoen* in die Klassen der Rhizopoden, Flagellaten, Sporozoen und Ciliaten 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 Centralkapsel 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 verästeltem 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 1 oder mehrere Geißeln, sie ernähren sich wie Pflanzen mittelst Chlorophylls (*Volvocineen*) oder haben zur Aufnahme der Nahrung eine Mundöffnung oder ein Collare (*Choanoflagellaten*).

17. *Dinoflagellaten* haben zweierlei Geißeln und meist einen aus Cellulose bestehenden Panzer.

18. *Cystoflagellaten* sind Flagellaten mit einem von einer festen Membran umschlossenen Gallertkörper (*Noctiluca*, Meerleuchte).

19. **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 Primärwirt ablaufende Vermehrung vor (Autoinfektion).

20. Vorübergehend oder dauernd in Zellen schmarotzen die *Gregarinarien* (Sporen = Pseudonavicellen, Sporozoite = sichelförmige Keime), *Coccidiarien*, *Hämosporidien* (Ursache der Malaria, Schmarotzer der Blutkörperchen).

21. Im Gewebe oder auch in Hohlorganen leben *Sarcosporidien* (Rainey-Mieschersche Schläuche der Säugetiermuskeln) und *Myxosporidien* (Psorospermienschläuche der Fische, Psorospermien = Sporen).

22. 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).

23. Am interessantesten ist das Auftreten von zweierlei Kernen, eines Geschlechtskerns (Nebenkern, Micronucleus) und eines functionierenden Kerns (Hauptkern, Macronucleus).

24. Bei der Conjugation werden Teile der Nebenkerne ausgetauscht und bewirken die Befruchtung. Der Hauptkern geht dabei zugrunde und wird durch ein Teilstück des befruchteten Nebenkerns ersetzt.

25. Die Systematik der *Infusorien* gründet sich auf die Ausbildungsweise und Verteilung der Wimpern.

26. 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 adorale 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 Descendenztheorie 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 der *Trichoplax adhaerens* F. E. Schulze, die *Salinella salve* Frenzel, *Lohmanella catenata* Neresheimer, die *Orthonectiden* und die *Dicyemiden*. Der *Trichoplax* ist eine Scheibe, welche nur aus zwei epithelartigen, durch Gallertgewebe getrennten Zellenlagen besteht; die *Dicyemiden* 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 *Dicyemiden* 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 Gewebslage 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 Hohlraumsystem. 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 zweifelhafte Formen 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 zweistrahligen Symmetrie oder gar zur Bilateralität höher entwickelt haben (*Ctenophoren* und manche *Anthozoen*).

3. *Cölenteraten* endlich heißen die Tiere, weil in ihrem Körperinnern nur ein einziges zusammenhängendes Hohlraumsystem, 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 central gelegenen Sack seitliche Divertikel oder verästelte Kanäle aus, welche die Nahrung nach der Peripherie des Körpers verteilen und somit functionell 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.

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 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 Cylinder 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 Contractionen 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. Gestalt.

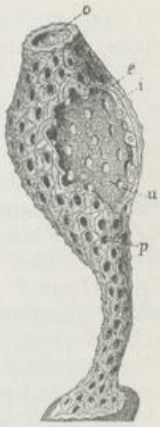


Fig. 154. *Olynthus* (nach Haeckel). *o* Osculum, *p* Poren, *u* Darm, *e* Nadeln, *i* Eier.

Die einfachsten Schwammformen, die *Asconen*, haben die Gestalt eines dünnwandigen Schlauchs (Fig. 154), welcher mit dem einen Ende festgewachsen ist und am anderen Ende eine Öffnung, das als After functionierende 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 Bindesubstanz (Fig. 155), welche nach außen von einem sehr vergänglichen Plattenepithel überzogen ist. Das Plattenepithel — früher Ectoderm genannt — und die Bindesubstanz — Mesoderm — werden jetzt als eine zusammengehörige Schicht „Meso-Ectoderm“ aufgefaßt, da es sich herausgestellt hat, daß die platten Epithelzellen vielfach genetisch nichts anderes sind als Bindesubstanzzellen, die sich auf der Oberfläche ausgebreitet haben. Dagegen findet sich ein deutlich differenziertes Entoderm in Form eines den Magen auskleidenden Anatomie.

einschichtigen Geißelepithels, dessen einzelne Zellen außerordentlich an die Körper der *Choanoflagellaten* erinnern (Fig. 134), 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 Gewebe des Schwammkörpers nicht berücksichtigt: daß außer der schon oben erwähnten Bindesubstanz und dem Plattenepithel des Meso-Ectoderms noch Geschlechtszellen, amöboide Wanderzellen, ja sogar contractile, das Schließen der Poren bewirkende Faserzellen vorkommen können. Die Nahrungsaufnahme erfolgt durch die Geißelzellen.

Fig. 155. Fig. 156.

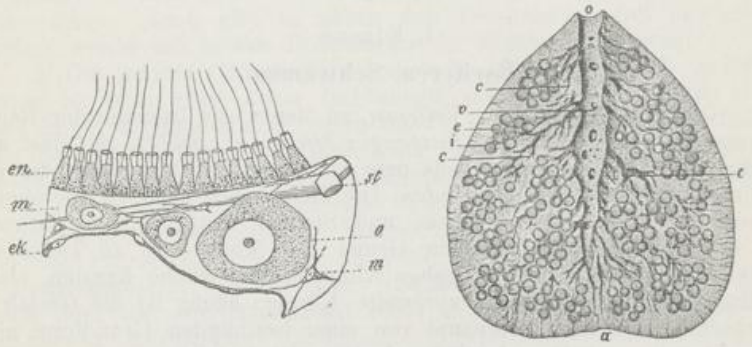


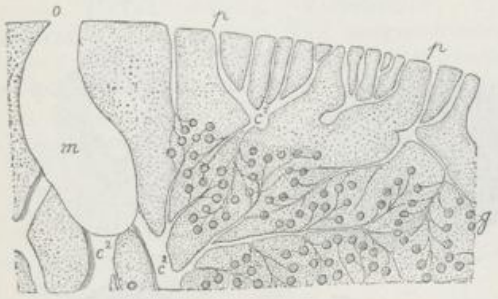
Fig. 155. Stück eines Querschnitts durch *Sycandra raphanus* (nach F. E. Schulze). *en* entodermale Geißelzellen mit Collare, *ek* ectodermales Plattenepithel, *m* Mesoderm mit Bindesubstanzzellen, *o* Eier, *st* Kalknadeln.

Fig. 156. *Leucortis pulvinar*, *o* Osculum, *v* Kloakalröhre, *c* Kanäle, die aus den Geißelkammern in die Kloakalröhre führen, *e* Geißelkammern, *i* Mesoderm, *o* aboraler Pol (nach Haeckel).

Nach dem Typus der dünnwandigen *Asconen* gebaute *Schwämme* sind nicht häufig. In der Regel treten uns die Schwämme als massive Körper mit einem äußerst verwickelten Kanalsystem entgegen (Fig. 156 bis 158). 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 Geißelepithel 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 (*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 oder die Anordnung regelmäßiger Kanäle gewinnen, wie z. B. Fig. 157 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. 159) und die Äste, wo sie einander begegnen, sich zu einem Netzwerk vereinen (Fig. 160), welches ein neues System von Hohlräumen, das Intercanalsystem, umschließt.

Fig. 157. Fig. 158.



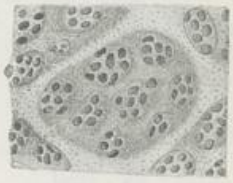


Fig. 157. Querschnitt durch die Rinde von *Chondrilla nucula* (nach F. E. Schulze etwas schematisiert durch Weglassen des Skeletts). *p* Poren, welche in die zuführenden Kanäle (c^1) leiten, diese verästeln sich in die Geißelkammern *g*; aus den Geißelkammern strömt das Wasser durch die rückführenden Kanäle (c^2) in den Centralmagen (*m*) und durch das Osculum (*o*) nach außen.

Fig. 158. Dermalporen von *Aplysina aërophoba*, von der Oberfläche betrachtet (nach F. E. Schulze).

Die Entwicklung kann eine ungeschlechtliche sein, indem sich Schwammstücke als Knospen ablösen und neue Tiere liefern (Fig. 87). Gewöhnlich aber herrscht geschlechtliche Fortpflanzung. Die Eier, welche wie die Spermatozoen aus Mesodermzellen entstehen (Fig. 155), verlassen erst als Flimmerlarven den mütterlichen Körper. Beim Festsetzen der Larve (Fig. 161) findet eine Art Gastrulation statt. Dabei schließt sich der Gastrulamund, und es bildet sich am entgegengesetzten freien Ende eine neue Öffnung, das Osculum. Entwicklung.

Fast alle *Schwämme* besitzen ein Skelett, welches von besonderen Zellen des Mesoderms ausgeschieden wird, dessen Structur 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. Systematik.

I. Ordnung. Calcispongien.

Die Kalkschwämme finden sich ausschließlich im Meer, wo sie mit Vorliebe felsige Küsten in geringer Tiefe besiedeln; sie sind von un-

scheinbarer, grauer Farbe und geringer Körpergröße, ein oder wenige Centimeter lang. Die im Mesoderm entstandenen Skelettnadeln ragen meist durch das Ectoderm heraus und bilden namentlich gern im Umkreis des Osculum einen seidenglänzenden Kranz. Man unterscheidet Vier-, Drei- und Einstrahler. Innerhalb der drei genannten Grundformen kommen mannigfache Modifikationen durch ungleiche Entwicklung und Krümmung der Strahlen zustande. Der Weichkörper ist verschiedenartiger gebaut als bei den anderen Spongien; nach ihm unterscheidet man drei Gruppen: I. *Asconen*. Schwämme mit dünner, von Poren durchsetzter Magenwand (Fig. 154, 159). *Ascyssa acufera* H. II. *Syconen*. Ein

Fig. 159. Fig. 160. Fig. 161.

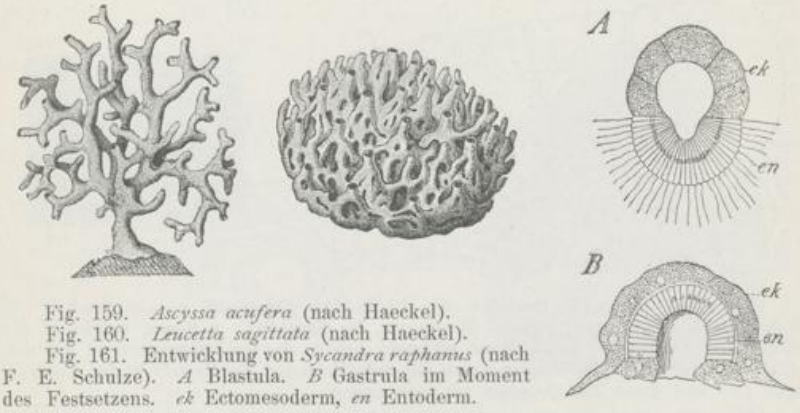


Fig. 159. *Ascyssa acufera* (nach Haeckel).
Fig. 160. *Leucetta sagittata* (nach Haeckel).
Fig. 161. Entwicklung von *Sycandra raphanus* (nach F. E. Schulze). *A* Blastula. *B* Gastrula im Moment des Festsetzens. *ek* Ectomesoderm, *en* Entoderm.

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 spannt sich ein kompliziertes Kanalsystem mit Geißelkammern aus (Fig. 156, 160). *Leucetta sagittata* H., *Leucortis pulvinar* H.

II. Ordnung. Silicispongien.

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 *Tetraxonier* eingeteilt. Bei den *Triaxoniern* (Fig. 162, 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 *Tetraxoniern* (Fig. 162, 2—6) ist dagegen das Mesoderm reichlich, oft aus faseriger 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 secundäre Kieselablagerung zu einem massiven Gerüstwerk vereint, oder die Vereinigung geschieht durch Spongin, 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. *Tetraxonier.* 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* schließt sich *Oscarella lobularis* O. Schm. an, eine skelettlose Form (*Myxospongie*).

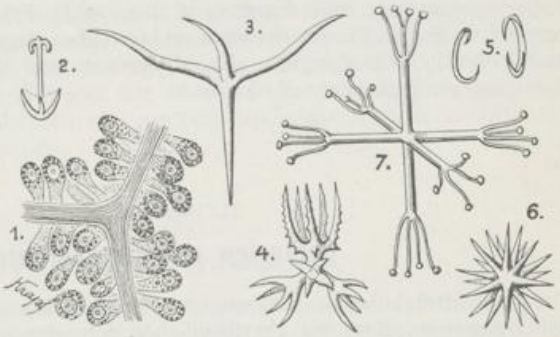


Fig. 162. Skelettstücke von Schwämmen (nach F. E. Schulze und O. Maas). 1 Fasern eines Badeschwammes mit Spongoblasten, 2—7 Kieselnadeln, 2 *Esperia Lorenzi*, 3, 4 *Corticium candelabrum*, 5 *Myxilla rosarea*, 6 *Tethya lyncurium*, 7 *Farria vosmari*.

Bei den *Monactinelliden* werden die Kieselnadeln vielfach durch Spongin zu einem Gerüst verklebt (*Cornacuspongien*) und können sogar vom Spongin vollkommen ersetzt werden. Typische *Cornacuspongien* sind 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 lichtes 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 Stücke, welche den Durchmesser eines dicken Stecknadelkopfes besitzen und sich mit einer festen Membran umgeben, die bei manchen Arten noch von Kieselstückchen, den Amphidisken, verstärkt werden kann. Derartige „Gemmulae" liegen auf dem von Kieselnadeln gebildeten Schwammgerüst und überdauern die Zeit, in welcher das Wasser des Aufenthaltsorts gefroren oder ausgedunstet ist; unter günstigen Verhältnissen kriechen die Inhaltsportionen wieder aus und erzeugen kleine Spongillen. Die Gemmulaebildung 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 Spongoblasten (Fig. 162, 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 Levanteschwämme (var. *mollissima*), nächstdem die Schwämme der Adria. Zur Verwendung kommt im Handel nur das Skelett, ein Gerüstwerk, dessen Balken wiederum aus Netzen feinster 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. Pferdeschwamm, unbrauchbar dagegen die *Cacospongien* 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, welche in anderen Tierstämmen nur äußerst selten (bei einigen *Protozoen, Turbellarien* und *Nemertinen*) beobachtet werden (Fig. 163*a* u. *b*).



Fig. 163. 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).

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 Nessel-

faden 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 der Faden ausgeschnellt und erzeugt dem Angreifer eine Wunde, in welche der stark nesselnde Inhalt eingeträufelt wird. Es gibt *Cölenteraten*, welche auf diese Weise selbst dem Menschen intensive Verbrennungen verursachen können. Die Nesselkapsel entsteht als Plasmaprodukt 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. Vielfach ist die Nesselkapsel von einer muskulösen Hülle umschlossen oder von einem Netz von Muskelfasern umsponnen.

Im Vergleich zu den *Schwämmen* sind die *Cnidarien* epitheliale Organismen. Ein bindegewebiges Mesoderm fehlt ganz oder besitzt eine untergeordnete Bedeutung; 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.

Bau des Hydroidpolypen.

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*, ja sogar die *Korallenpolypen* ableiten lassen; das beste Beispiel für ihn liefern uns die bei uns in Bächen und Tümpeln so weit verbreiteten, auf Wasserpflanzen festsitzenden *Süßwasserhydren*. — Der Körper einer *Hydra* (Fig. 93, 164) 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.

Fig. 164.

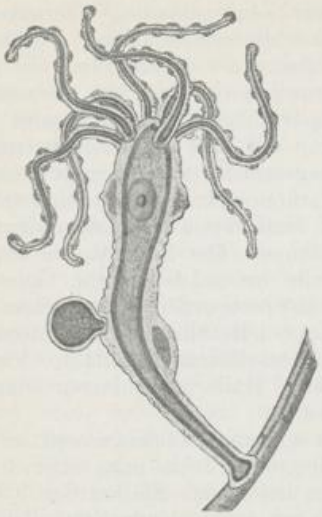


Fig. 165.

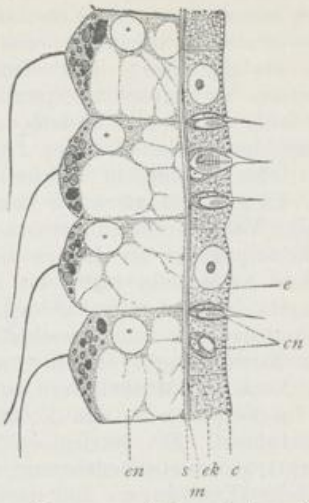


Fig. 164. *Hydra viridis*, oben mit einem Kranz von Hoden, tiefer mit einer Ovarialanschwellung und einem austretenden Ei.

Fig. 165. Körperschichten von *Hydra* (nach F. E. Schulze aus Hatschek). *cn* Entoderm, *s* Stützlamelle, *m* ectodermale Muskelschicht, *ek* Ectoderm mit Cuticula *c*, *cn* Nesselkapselzellen, *e* Epithelzellen.

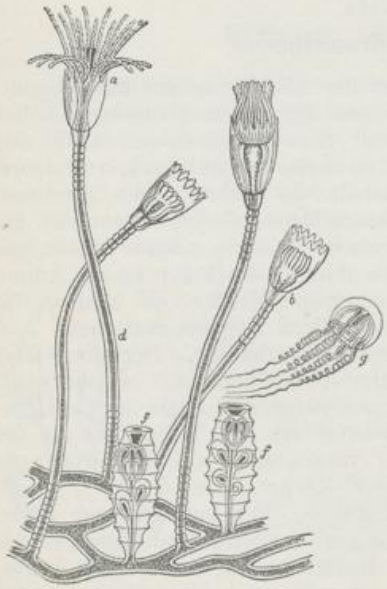


Fig. 166. *Campanularia Johnstoni*. *a* Hydranthen mit Hydrotheca, *b* im zurückgezogenen Zustand, *d* Hydrocaulus, *f* Gonotheca mit Blastostyl und Medusenknospen, *g* abgelöste Meduse (nach Allman).

Hydra hat nur zwei durch eine structurlose Membran, die Stützlamelle, getrennte Körperschichten, das den Magen auskleidende, mit Geißeln versehene Entoderm und das die Körperoberfläche bedeckende Ectoderm (Fig. 165). Jede der beiden Körperschichten besteht aus einer Lage Epithelmuskelzellen (cfr. S. 77), welche an ihrer Basis im Ectoderm longitudinale, im Entoderm circuläre, 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. 164), beide häufig in demselben Tier. Häufiger als in Geschlechtsreife findet man die Süßwasserpolypen in ungeschlechtlicher Vermehrung durch Knos-

pung (Fig. 93, S. 120). Am Mauerblatt entstehen kleine Ausstülpungen, welche sich vergrößern, eigene Tentakeln und eigene Mundöffnung erhalten und sich dann abschnüren.

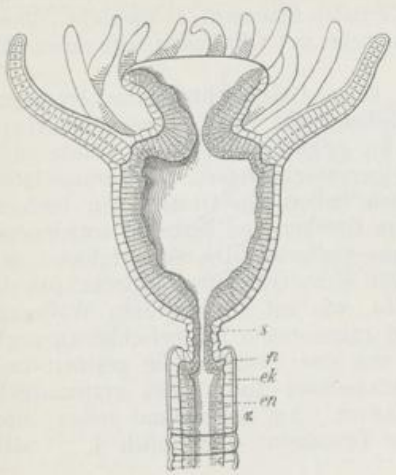


Fig. 167. *Eudendrium ramosum.*

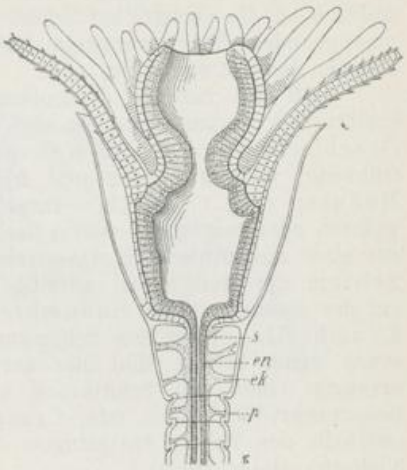


Fig. 168. *Campanularia geniculata.*

Für beide Figuren gelten: *en* Entoderm, *ek* Ectoderm, *p* Periderm, *s* Stützlamelle.

Im Meere gibt es nun zahlreiche *Hydroidpolypen*, 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. 166). 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 Cönosarc 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 Cönosarcröhren können auf der Unterlage (Fels, Pflanzen, Schneckenschalen, Krebspanzer) hinkriechen und ein Geflecht, die Hydrorhiza, erzeugen, oder sie steigen baumartig verästelt auf (Hydrocaulus); meist hat dieselbe Kolonie sowohl Hydrorhiza 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. 167) hört die Peridermbekleidung an

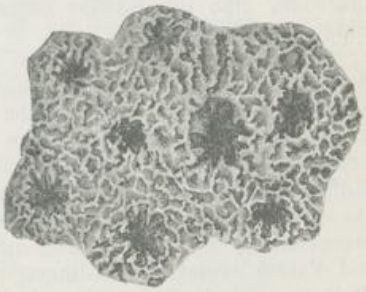


Fig. 169 *Millepora alcicornis*, ein Stück des Skeletts schwach vergrößert (nach Agassiz).

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. 168). 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. 169).

Bau der Meduse.

Daß die marinen Hydroiden keine Geschlechtsorgane erzeugen, erklärt sich daraus, daß von der Kolonie aus besonders gestaltete Geschlechtstiere durch Knospung erzeugt werden, welche sich frühzeitig ablösen können und frei herumschwimmen: die craspedoten Medusen (Fig. 170, 171). 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 concaven Seite, Subumbrella, wie auf der convexen Wölbung, Exumbrella. Über den Schirmrand ragen beide Epithelschichten noch etwas weiter hervor, 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.

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 Entodermlamelle bildet.

Alle wichtigeren Organe entwickeln sich aus dem Ectoderm. Hoden oder Eierstöcke entstehen bei manchen Arten im Magenectoderm (Fig. 171), bei anderen im ectodermalen Überzug der Radialkanäle (Fig. 170), 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. Circuläre, stets quergestreifte Muskeln, welche auf der subumbrellaren Seite von Glocke und Velum verlaufen, bedingen die charakteristischen Bewegungen der Meduse. Durch ihre Contraction wird die Glocke stärker gewölbt und verengt; das Velum, sonst schlaff herabhängend (Fig. 170 *A*), springt dann diaphragmaartig in die Glockenmündung vor (Fig. 170 *B*). Indem dabei Wasser ausgepreßt wird, schwimmt die Meduse durch Rückstoß mit der Glockenwölbung voran.

Die Ringmuschelschichten des Velum und der Subumbrella werden durch einen Zwischenraum unterbrochen, in welchem das Centralnervensystem lagert, ein subumbrellarer und exumbrellarer Nervenring (Fig. 172 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 ge-

schlossene Hörbläschen, besser Statocysten genannt (Fig. 172). Tastborsten stehen besonders reich auf den Tentakeln.

Die Statocysten zeigen zweierlei Typen, welche beide als offene Organe beginnen und sich zu geschlossenen Bläschen vervollkommnen.

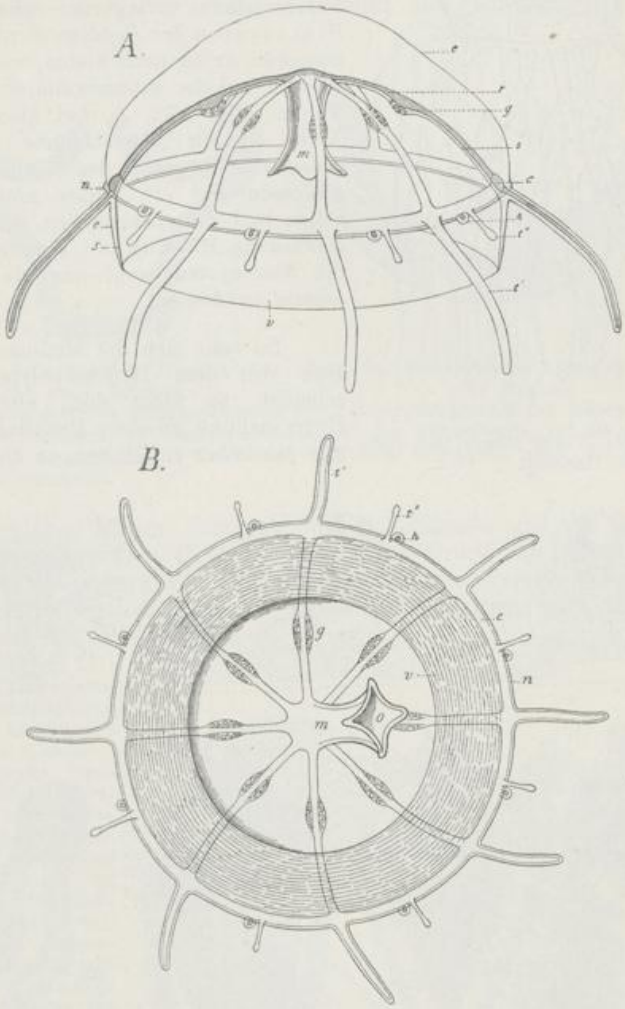


Fig. 170. *Rhopalonema velatum* (etwas schematisiert). *A* seitlich, *B* von unten gesehen. *e* Exumbrella, *s* Subumbrella, *m* Magen, *r* Radialkanäle, *c* Ringkanal, *t* Tentakeln, *t'* erster, *t''* zweiter Ordnung, *g* Geschlechtsorgane, *h* Hörbläschen, *n* Nervenring, *v* Velum, *o* Mund.

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. 172, 1, 3) frei ins Wasser; sie werden

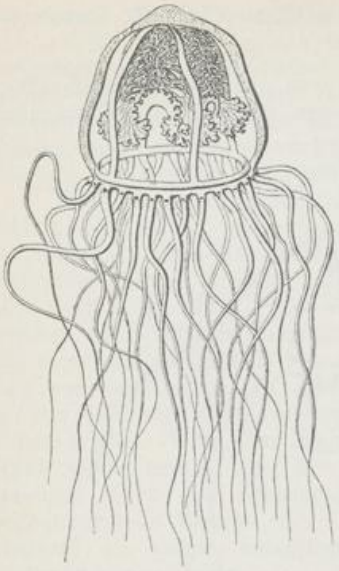


Fig. 171. *Tiara pileata* (aus Hatschek nach Haeckel).

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. 172, 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. Functionell sind die Statocysten wohl nur als Balanceorgane zu deuten.

Vergleich zwischen Meduse und Polyp.

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 schwim-

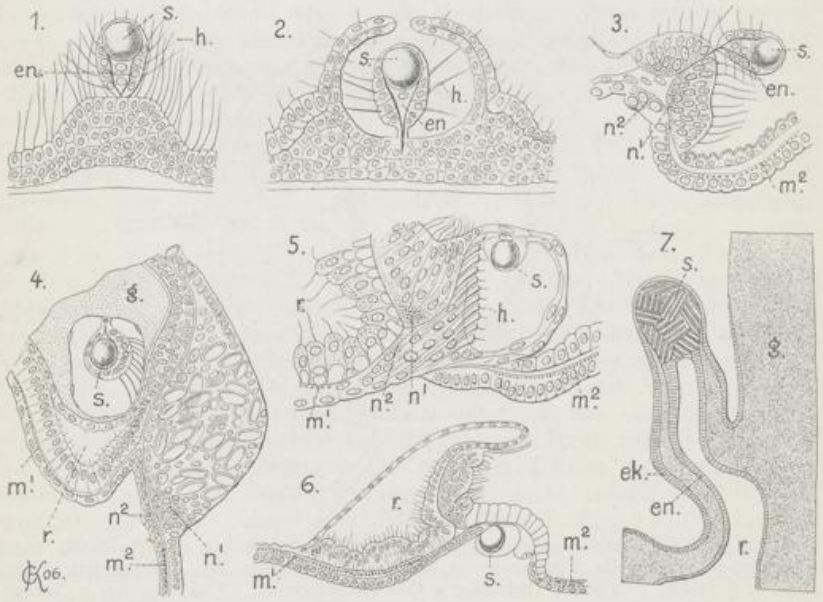


Fig. 172. Statocysten (Hörbläschen) der Medusen, 1.—4. tentaculare St. der *Trachymedusen*, 5. und 6. velare St. der *Leptomedusen*, 7. Randkörper einer *Acraspede*, 1.—2. Flächenansichten, 3.—7. Radialschnitte durch den Schirmrand, 1. und 3. Hörkölbchen von *Aeginopsis*, 2. Hörkölbchen von *Rhopalonema* 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, n^1 n^2 oberer und unterer Nervenring, m^1 umbrellare, m^2 velare Ringmuskulatur (auf dem Radialschnitt als Körner zu erkennen), *r* Ringkanal, g Gallerte, *ek* Ectoderm.

mende 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 cylindrischer Körper zur Scheibenform abgeplattet wurde (Fig. 173, 174), daß ferner die Stützlamelle der Fußscheibe und des Mauerblattes zu einer ansehnlichen Gallertschicht verdickt worden ist. Dann erklärt sich leicht die Anordnung des Gastro-

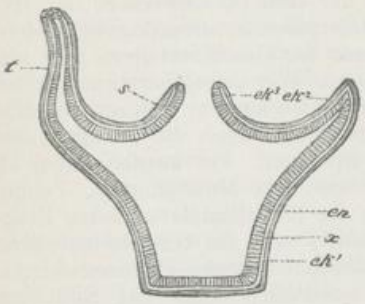


Fig 173. Schematischer Längsschnitt durch einen Polypen.

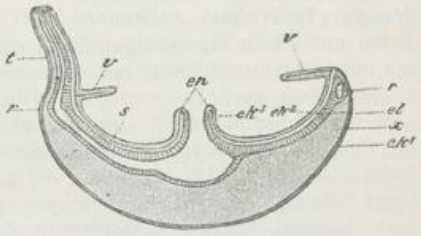


Fig. 174. Schematischer Längsschnitt durch eine Meduse.

en Entoderm, *el* Entodermlamelle durch Zusammenpressen der Magenwand entstanden, *ek* Ectoderm, ek^1 der Exumbrella, ek^2 der Subumbrella, ek^3 des Magens, *r* Ringkanal, *s* Subumbrella, *t* Tentakeln, *v* Velum, *x* Gallerte, resp. die korrespondierende Stützlamelle.

vascularsystems; Magen, Ringkanal und Radialkanäle sind die Reste des Hydroidmagens, dessen Hohlraum durch den Druck der Gallerte in den dazwischen gelegenen Partien obliterierte, die Entodermlamelle hinterlassend. Zu diesen Umgestaltungen treten dann als Neubildungen noch die Sinnesorgane und das Velum hinzu.

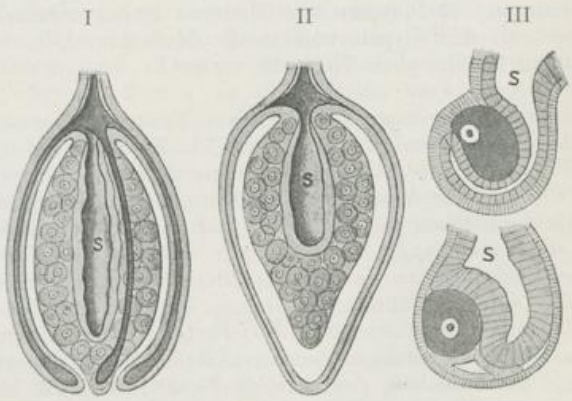


Fig. 175. Sporosacs in verschiedenem Grad Medusen ähnlich. I *Pennaria Cavolini* Schwimmglocke und Radialkanäle noch erhalten; II *Coryne pusilla*, nur noch die Schwimmglocke; III unten *Clava squamata*, noch ein Rest der Schwimmglockenanlage; oben *Eudendrium racemosum*, Schwimmglocke nicht mehr angelegt. *S* Spadix (Magen der Meduse) (schematisiert nach Weismann).

Entwicklung.

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 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. 175 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 Sporosacs bei nahe verwandten Arten vicariieren 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.

Verbreitung und Systematik.

Nach ihrer geographischen Verbreitung sind die *Hydromedusen* als marine Tiere zu bezeichnen. Die Hydroidenstöckchen sind zumeist Küstenbewohner, finden sich aber auch in größerer 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 großen Teil auch bei uns einheimischen Arten der kosmopolitischen Gattung *Hydra*. In der Neuzeit sind weitere Süßwasserbewohner bekannt geworden, und zwar sowohl Hydroiden (*Protohydra Ryderi* Potts in Amerika, *Polypodium hydriforme* in Rußland), als auch Medusen (*Limnocodium Sowerbyi* Lank. wahrscheinlich aus Brasilien, *Limnocnida Tanganyicae* Gthr. in Afrika, *Halmomises lacustris* Kenn. auf Trinidad). An der Grenze von Süß- und Salzwasser, im Brackwasser, siedelt sich *Cordylophora lacustris* Allm. an. — 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. 164, 93).

2. *Tubularien.* Meist koloniebildende Polypen mit Periderm, aber ohne Hydrotheka, Fortpflanzung durch Gonophoren [Medusen oder Sporosacs] (Fig. 167 und 94).
3. *Campanularien.* Koloniebildende Polypen mit Periderm und mit Hydrotheka; Fortpflanzung durch Gonophoren, welche in besonderen Peridermkapseln, den Gonotheken, eingeschlossen sind (Fig. 168 und 166).
4. *Hydrocorallinen.* Koloniebildende Polypen mit massigem, verkalktem, an Corallen erinnerndem Periderm (Fig. 169); 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; tentakulare 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 Centimetern; selten werden sie 1 m hoch. Die Größe der Medusen variiert zwischen wenigen Millimetern und einigen Centimetern. Bei einer der größten Formen, *Aequorea forskalea,* beträgt der Schirmdurchmesser bis zu 40 cm.

I. Ordnung. Hydrarien.

Typische *Hydrarien* sind die Süßwasserpolypen, 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. 164). 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 Unbilden geschützt, während Trockenheit oder Frost die Existenz der Art zu sichern; in diesem „Cystenzustand" können sie auch durch Wind oder Wasservögel verschleppt werden. *Hydra grisea* L., größere bräunliche Form; *H. viridis* L., durch Symbiose mit

Algen grün gefärbt. Die Süßwasserpolypen 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. — Weitere *Hydrarien* sind: das auf Sterleteiern schmarotzende, noch weiterer Untersuchung bedürftige *Polypodium hydriforme* Ussow und die tentakellose *Protohydra Ryderi* Potts. Wahrscheinlich gehört auch hierher die marine *Haleremita cumulans* Schaud.

II. Ordnung. Hydrocorallinen.

Die ausschließlich im Meer lebenden Hydrocorallinen bilden Stöcke von vielen Tausenden von Individuen, deren massives Kalkskelett so sehr an echte Corallen erinnert, daß man die hierher gehörigen Familien der weißlichen *Milleporiden* und der rosenfarbenen *Stylasteriden* für echte Corallen erklärte, bis man mit den lebenden Einzeltieren bekannt wurde. *Stylaster roseus* Gray. *Millepora alcicornis* L. Fig. 169.

III. Ordnung. Tubulario-Anthomedusen.

Als Regel gilt, daß die mit Periderm versehenen, aber der Hydrotheca entbehrenden, fast ausnahmslos koloniebildenden Polypen (Fig. 94, 167) freibewegliche Anthomedusen erzeugen. Letztere sind, abgesehen von ihren magenständigen Geschlechtsorganen und dem Mangel der Hörbläschen, meist schon an ihrer hochgewölbten Glocke zu erkennen (Fig. 171); auch sind sie häufig mit Ocellen ausgerüstet (*Ocellaten*). Daneben kommt es vor, daß die Medusen als Sporosacs in der Kolonie verbleiben. So erzeugt in derselben Familie der *Tubulariden* die *Corymorpha nutans* Sars Medusen, die *Tubularia larynx* L. Sporosacs. — Alle hierher gehörigen Arten (z. B. die Hydroiden *Syncoryne Sarsi* Lov., *Hydractinia echinata* Flem., *Eudendrium ramosum* Johnst., die Medusen *Tiara pileata* Forsk., *Rathkea fasciculata* Pér. et Les. [*Lizzia Köllikeri* Gegenb.]) sind marin; ein allmählich in das Süßwasser vordringendes Brackwassertier ist die ein reich verzweigtes Stöckchen mit Sporosacs bildende *Cordylophora lacustris* Allm.

IV. Ordnung. Campanulario-Leptomedusen.

Die stets ansehnliche Kolonien bildenden Hydroiden sind leicht an ihrer Hydrotheca zu erkennen (Fig. 166, 168), 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. 166 *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 pellucida* 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 *Trachynemiden* und *Geryoniden*: *Rhopalonema velatum* Gegenb. und *Carmarina hastata* H., während bei den auch sonst abweichend gebauten *Aeginiden* (*Narcomedusen*) einige Arten von parasitisch lebenden Ammen durch Knospung erzeugt werden. *Cunina parasitica* Metschn.

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

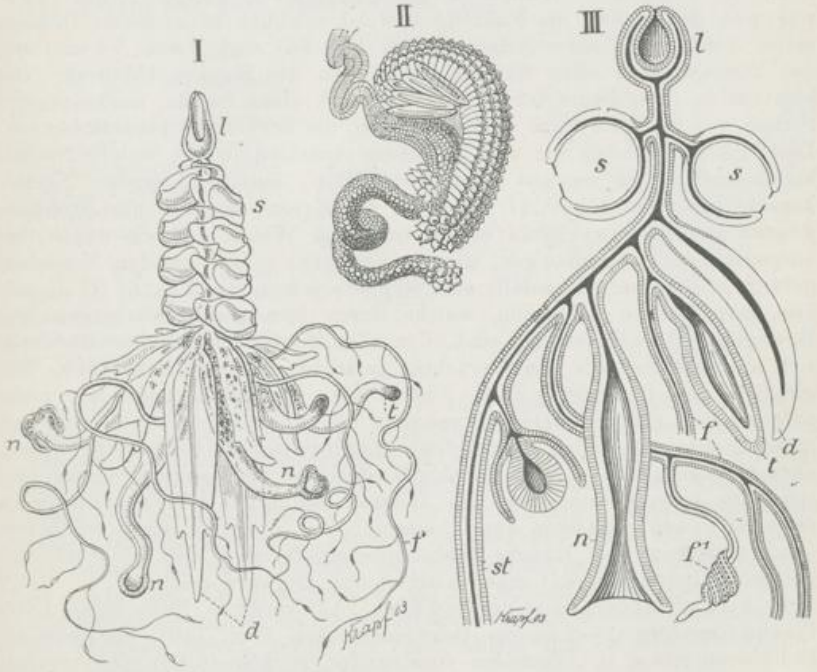


Fig. 176. Anatomie der *Siphonophoren*. I *Natalia loligo* (nach Haeckel). II Nesselknopf von *Sphenoides obeliscus* (nach Haeckel) stärker vergrößert. III Schema einer *Physophoree*, Ectoderm schraffiert, Entoderm (in *o* und *d* mit Gallerte) hell, Gastrovascularsystem schwarz. Bezeichnungen in I und III: *l* Luftflasche, *s* Schwimmglocke, *d* Deckstück, *t* Taster, *f* Fangfaden mit Nesselknöpfen, *f'*, *n* Freßpolyp, Gonophore ohne Bezeichnung.

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. 176). Der Strang, die Cönosarcröhre oder

der Stamm, ist äußerst muskulös und enthält im Innern einen von Entoderm ausgekleideten Centralkanal, 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 functioniert und die senkrechte Stellung der Kolonie im Meere bedingt.

Die von der Cönosarcachse entspringenden Einzeltiere dienen verschiedenen Functionen 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. 176 *s*), außerdem die zur Ernährung dienenden, vom Cönosarcrohr 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. 88, Fig. 56) und durch Vermittlung des Cönosarcrohrs 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.

1. *Calycophoreen* (*Calyconecten*). Am vorderen Ende keine Luftflasche, sondern 1—2 große Schwimmglocken (Fig. 110), 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 *Eudoxien* als selbständige Tiere beschrieben wurden. *Praya maxima* Gegenb. — 2. *Physophoreen* (*Physonecten*) (Fig. 176). Luftflasche vorhanden, aber klein: auf die Luftflasche folgt eine Säule von Schwimmglocken, dann die übrigen Individuen der Kolonie. *Physophora hydrostatica* Forsk., *Apolemia uvaria* Less., äußerst schmerzhaft nesselnd. — 3. *Physaleen* (*Cystonecten*). Luftflasche stark vergrößert, füllt den gesamten Cönosarckanal 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 ebenfalls häufig durch Generationswechsel 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. 177. Fig. 178.

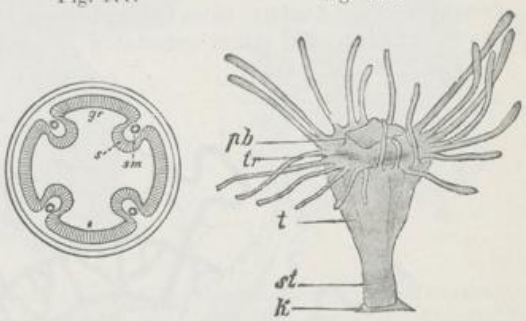


Fig. 177. Scyphostoma von *Aurelia aurita* (aus Korschelt-Heider). *pb* Peristomrüssel, *tr* trichterförmige Einsenkungen des Peristoms, *t* durchschimmernde Gastralfalten, *st* Stiel, *k* Peridermnapf.

Fig. 178. Querschnitt durch ein Scyphostoma (aus Hatschek). *gr* Magentaschen, *s* Gastralfalten, *sm* Muskeln in denselben.

Bau des Scyphostoma.

Das Scyphostoma (Fig. 177, 178) hat eine gewisse Ähnlichkeit mit unserer *Süßwasserhydra*, unterscheidet sich aber von ihr äußerlich durch einen kleinen Peridermnapf, in welchem das hintere Ende festsitzt, 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 Stützlamelle gestützte Entodermfalten, in welche von der Mundscheibe aus ein Muskelstrang eintritt; sie sind morphologisch wichtig, indem sie bei der Strobilation die Gastraltentakelchen der Medusen liefern, ferner als erste Anlage des bei den *Anthozoen* so hoch entwickelten Septensystems.

Bau der Medusen.

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 Peripherie in Lappen abteilen. Wenn wir uns zunächst an die gewöhnlichen Formen halten, so sind mindestens 8 Lappen vorhanden (Fig. 179, 180), 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. 181). In den Kerben zwischen den Sinneskörperlappen oder in den Kerben der intermediären Strecke entspringen die Tentakeln, sofern sie nicht rückgebildet sind.

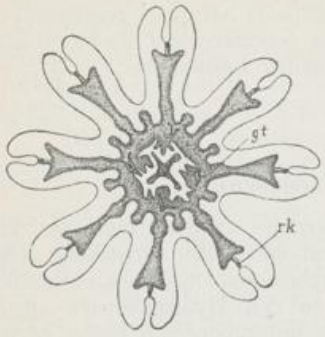


Fig. 179. Ephyra von *Cotylorhiza tuberculata*. *gt* Gastraltentakelchen, *rk* Randkörper (nach Claus).

Durch die Sinneskörper werden in der Meduse 8 Hauptradien 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 Hauptradien liegen.

Die Lappung des Schirmrandes übt einen fundamentalen Einfluß auf alle übrigen Organe aus; zunächst bedingt sie den Mangel des Velum, welches functionell durch eine dicke circuläre Muskelmasse auf der Subumbrella des Schirmes ersetzt wird; daher der Name „*Acraspeden*". Anstatt eines Nervenringes finden sich 8 getrennte Nervencentren, die schon genannten Sinneskörper, welche vollkommen

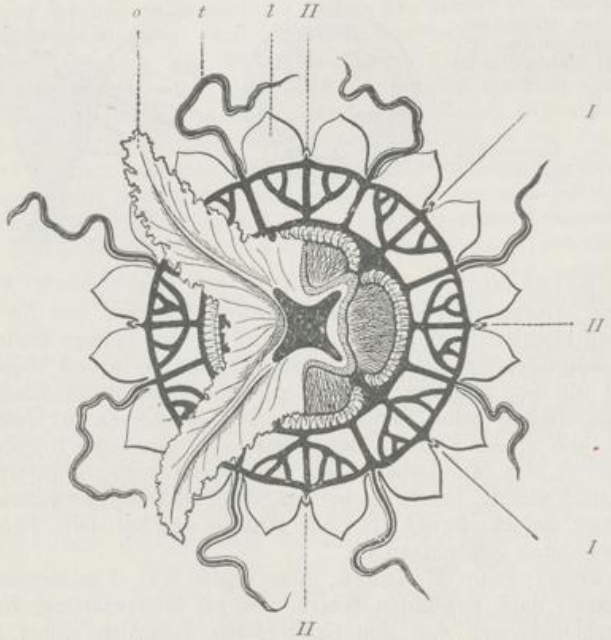


Fig. 180. *Ulmaris prototypus* (aus Hatschek). *I* Radien erster Ordnung (Perradien), mit den Mundarmen (*o*), welche rechts entfernt sind, *II* Radien zweiter Ordnung (Interradien), in ihnen liegen die Geschlechtsorgane und Gastraltentakelchen, *t* Tentakeln, sie bezeichnen die Adradien, *l* Randlappen.

den Bau von Tentakeln (Fig. 172, 7) besitzen und somit aus einer entodermalen Achse und einem ectodermalen Überzug bestehen. Die Ento-

dermachse schwillt an ihrem Ende stets zu einem 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. 180) verlängert, welche für das Ergreifen der Nahrung viel wichtiger sind, als die häufig verkümmerten Randtentakeln. Interradial, mit dem Mundkreuz alternierend, entwickeln sich im Innern des geräumigen Magens 4 Geschlechtsorgane und 4 Gruppen von Gastraltentakelchen. 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. 179), vielfach

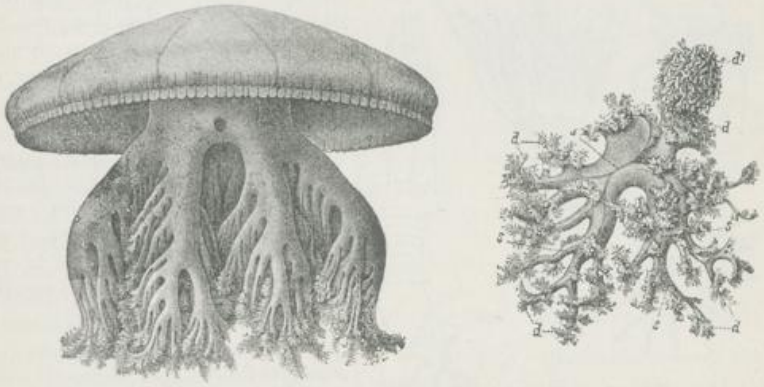


Fig. 181. *Polyclonia frondosa* in seitlicher Ansicht, daneben ein Mundarm von unten, um die Verästelungen zu zeigen; *d* die Endläppchen, welche die kleinen Öffnungen tragen, welche in die zum Darm leitende, kanalartig geschlossene Armrinne (*s*) führen (nach Agassiz).

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. 180).

Entwicklungsgeschichte.

Bei der Darstellung der Fortpflanzung der *Scyphomedusen* gehen wir von den Formen mit Generationswechsel aus (Fig. 182). 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 Gastraltentakeln, die abgelösten oberen Enden der Gastralfalten 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 Ephyra entwickelt, die sich zur geschlechtsreifen Meduse umwandelt. Dagegen scheint es nicht vorzukommen, daß die Medusengeneration ausfällt, und daß Scyphostomen auf geschlechtlichem Wege Scyphostomen erzeugen.

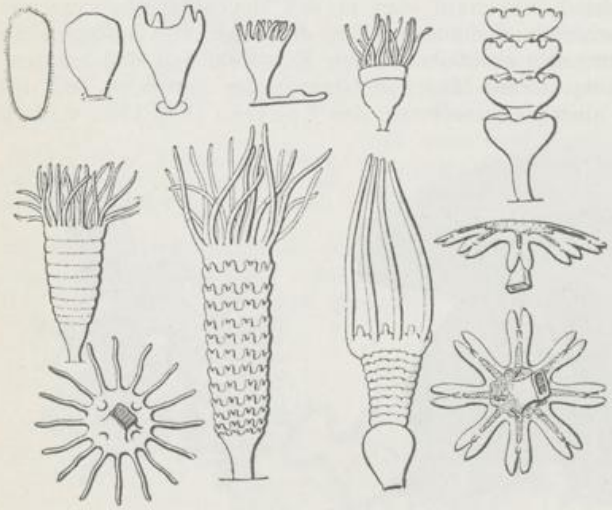


Fig. 182. Entwicklung von *Aurelia aurita* aus dem Ei. In der ersten Reihe Umbildung der Planula zum Scyphostoma; darunter Scyphostomen in Strobilation (Abschnürung von Ephyren), links ein Scyphostoma, vom oralen Pol gesehen, rechts 2 Ephyren in verschiedener Lage (Hatschek).

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 *Acraspeden* 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, *Ulmaris prototypus* H. (Fig. 180). 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. 181).

Von den *Discomedusen* weichen in mehr oder minder auffallender Weise gewisse *Scyphomedusen* ab, welche teils als Tiefseebewohner spät entdeckt worden sind, teils wegen ihres abweichenden Äußern 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 Gastraltentakelchen tragen, in 4 die Geschlechtsorgane beherbergende Gastral-

taschen abgeteilt wird. Die Geschlechtsorgane werden durch die Septen halbiert und sind daher in Achtzahl 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 interradialen Strecken sind zu Armen ausgezogen, welche mit Büscheln kleiner geknöpfter Tentakeln bedeckt sind. Vor allem sind die Tiere wie Scyphopolypen mittelst eines Stiels festgewachsen. *Lucernaria pyramidalis* H. (Fig. 183). Die **Cubomedusen** (*Charybdea marsupialis* Pér. et Les. [Fig. 184]) und **Peromedusen** (*Perophylla mirabilis* H.) sind freischwimmende typische Medusen und besitzen 4 Randkörper, die bei den *Cubomedusen* perradial, bei den *Peromedusen* interradial gestellt sind. Letztere werden vielfach mit den längere Zeit zu den *Discomedusen* gestellten **Cannostomen** zu einer Gruppe vereinigt, die wegen einer Kreuzfurche auf der Exumbrella den Namen **Coronatea** 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 erzeugt wird („Stephanoscyphus mirabilis“). Für andere *Cannostomen*, bei denen die Zahl der Randkörper zwischen 4 und 16 schwanken kann (*Atolla*), ist eine nähere Verwandtschaft mit *Discomedusen* nicht erwiesen.

Fig. 183. Fig. 184.

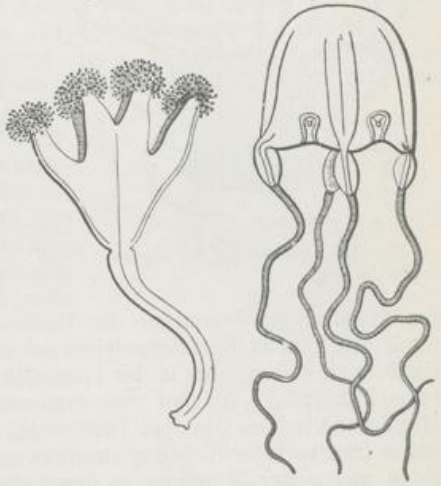


Fig. 183. *Lucernaria pyramidalis* (aus Hatschek).
Fig. 184. *Charybdaei marsupialis* (aus Hatschek).

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. 183). 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 (Mesogloea); 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.

Schlundrohr.

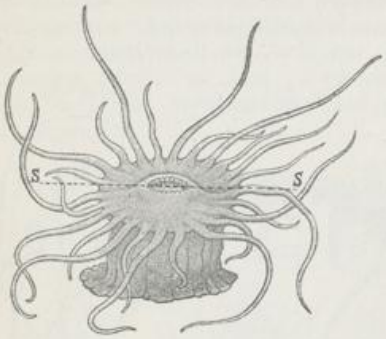
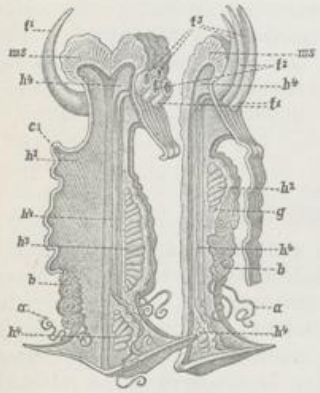


Fig. 185. *Antheomorphe elegans.* *S—S* Sagittalachse.

Wir betrachten zunächst das Schlundrohr und seine Beziehungen zu Mundscheibe und Mundöffnung. Der Mund liegt im Centrum der Mundscheibe, ist aber meist in einer Richtung zu einem Oval oder einer Spalte ausgezogen. Man kann daher — ein Zeichen für die zweistrahlige Symmetrie der Tiere — durch ihn zwei für die Architektonik des ganzen Corallenpolypen wichtige, aufeinander senkrechte Richtungslinien ziehen, eine in der Längsrichtung der Spalte verlaufende sagittale (Fig. 185 *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 Centralmagen führt (Fig. 185 *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.

Fig. 186.



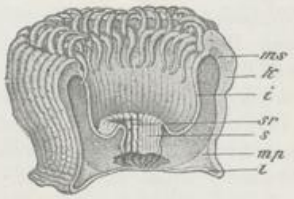


Fig. 187. *Paractis excavata;* ein Teil der Körperwand abpräpariert. *ms* Ringmuskel, *k* Mauerblatt, *i* Mundscheibe, *s* Schlundrohr, *sr* Schlundrinnen, *mp* Septen, *l* Fußscheibe.

Fig. 186. *Cereus spinosus.* Keilförmige Längsstücke, herausgeschnitten, um den Unterschied von vollständigen und unvollständigen Septen zu erläutern, h^1 vollständige Septen I. Ordnung, h^2, h^3, h^4 unvollständige Septen II., III., IV. Ordnung mit Geschlechtsorganen, t^1—t^4 die zugehörigen Tentakeln, *a* Acontien, *b* Mesenterialfilamente, *c* Septalstoma, *ms* Ringmuskel.

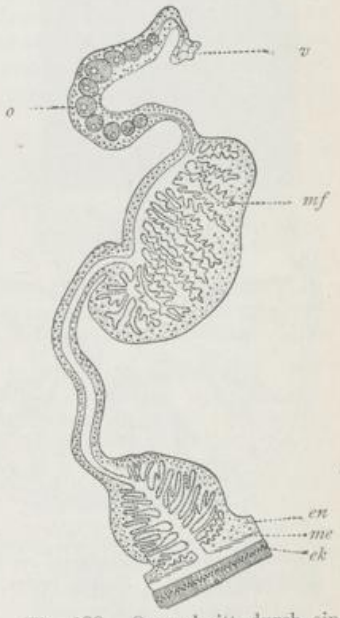
Septum.

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. 186 h^1). Die Septen

springen wie Kulissen in den Centralmagen vor und teilen den peripheren Abschnitt desselben in zahlreiche Nischen, die Radialkammern, welche unterhalb des Schlundrohres mit dem Centralmagen zusammenhängen, nach oben dagegen sich in das Innere der Tentakeln fortsetzen. Die Tentakeln sind demgemäß Ausstülpungen der Radialkammern 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 186 h^2-h^4).

Mesenterialfilamente.

Die Septen sind Träger einer Anzahl wichtiger Organe: der Mesenterialfilamente, der Geschlechsorgane und der Muskelfahnen. Die Mesenterialfilamente 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 eine Ähnlichkeit mit dem vielfach gewundenen, ebenfalls an einem krausenartig gefalteten Mesenterium befestigten Säugetierdarm. Ausgezeichnet durch große Contractilität dringen sie in das Gefressene ein oder umhüllen es allseitig und vermitteln so die intracellular 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. 186 $h^2 h^3$). 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.



Geschlechtsorgane.

Fig. 188. Querschnitt durch ein Septum von *Edwardsia tuberculata*. *en* Entoderm, *ek* Ectoderm, *me* Mesoderm, *mf* Muskelfahne, *o* Ovar, *v* Mesenterialfilament.

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. 80), 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

Muskel- und Nervensystem.

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*).

Septenstellung.

a) Hexacorallien.

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

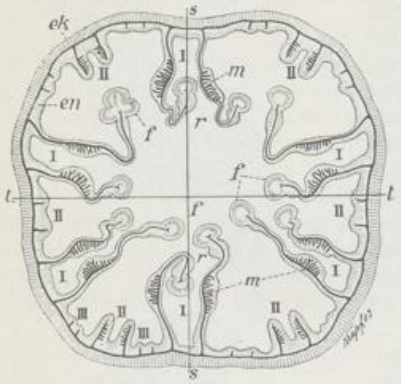


Fig. 189. Querschnitt einer Actinienlarve (nach Boveri). *ss* Sagittalachse, *tt* Transversalachse, *ek* Ectoderm, *en* Entoderm, *f* Mesenterialfilament, *m* Muskelfahnen, *r* Richtungssepten, I Septen erster, II zweiter, III dritter Ordnung.

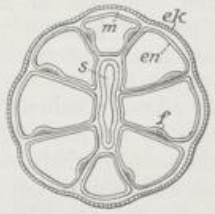


Fig. 190. Querschnitt einer Octocorallie (*Alcyonium*); die Septen der einen Seite sind genau symmetrisch mit denen der anderen Seite angeordnet und tragen sämtlich die Muskelfahnen auf der gleichen Seite. *ek* Ectoderm, *en* Entoderm.

paarigen Gruppierung der Septen kann man zweierlei Radialkammern unterscheiden: die innerhalb eines Septenpaars 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 angedeutete 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 ent-

wickeln 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.

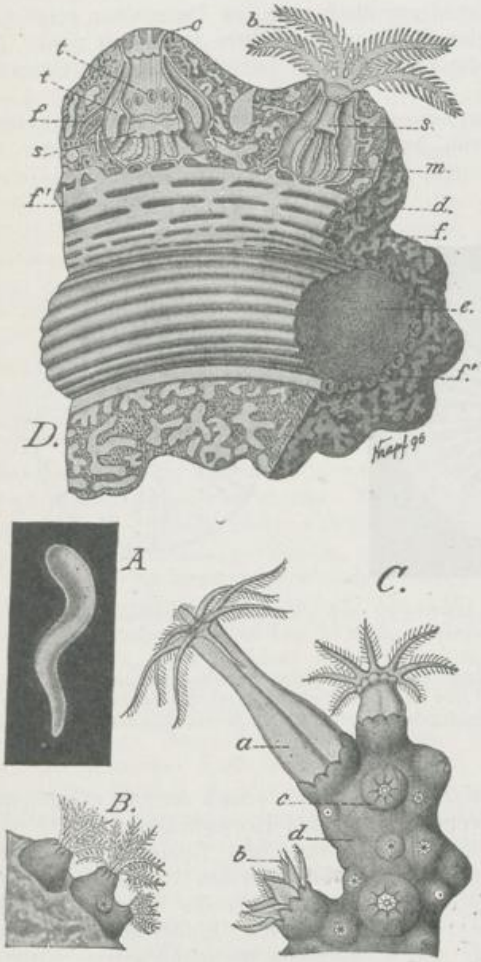


Fig. 192.

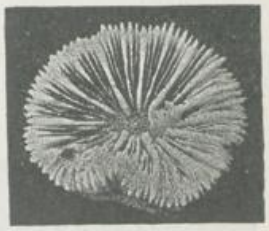


Fig. 192. *Sclerophyllia margaritícola* (nach Klunzinger).

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 entfalteten (*a*) Polypen; *d* Cönosarc. *D* Stück eines Astes; der Weichkörper gespalten und teilweise zurückgeklappt; Skelettachse mit ihren Kanellierungen (*e*) freigelegt; *f'* größere Cönosarcröhre, welche die Kanellierung veranlassen; *f* das Netz feinerer Cönosarcröhren; *b* ein zum Teil zurückgezogener Polyp; *c* vollkommen zurückgezogener Polyp; *t* eingestülpte Tentakeln; *s* Schlundrohr; *m* Mesenterialfilamente; *d* Cönosarc. *A* stark, *B*, *C*, *D* schwach vergrößert.

b) Octocorallien.

Sehr viel einfacher verhalten sich die *achtzähligen Anthozoen*, bei denen nie mehr als 8 einzelne Septen vorkommen (Fig. 190). Dieselben verteilen sich gleichmäßig zu beiden Seiten des Schlundrohrs 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.

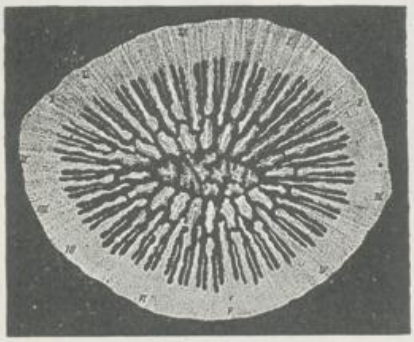
Vegetative Fortpflanzung.

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 Cönosarc, 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 Beunruhigung können sich die Einzelpolypen blitzschnell in das Cönosarc zurückziehen.

Skelett.

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

Fig. 193. Fig. 194.



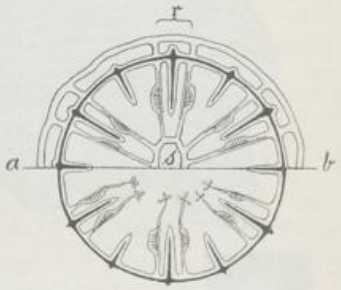


Fig. 193. Schliff durch das Skelett von *Caryophyllia cyathus* (nach Koch). Nach außen Theca, nach innen Septen (*I—XII*, 1. und 2. Cyclus), Pali und im Centrum die Columella.

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* unterhalb dem Schlundrohr geführt. Das Secret schwarz, *r* Richtungssepten, *s* Schlundrohr.

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 Cönosarcs, 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 Structur derselben bis zu einem gewissen Grade (Fig. 193, 194). Stets ist eine Theca vorhanden, ein Kalkcylinder, welcher an das Mauerblatt der Einzelpolypen erinnert, meist kommen dazu radiale Scheidewände, welche man im Gegensatz zu den Scheidewänden des Weichkörpers Sclerosepten nennt.

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 cylindrisches 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 Rückschluß 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). 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. *Cladocora caespitosa* (nach Heider). Verhältnis vom Skelett zum Weichkörper.

Corallenriffe.

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 erkennen, 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 Cönosarcüberzug 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 Hexacorallienstructur 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, Seerosen.* Die hierher gehörigen *Anthozoen* sind skelettlose, meist einzelnlebende 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 Sphinkter über ihnen und der nervenreichen Mundscheibe zusammengezogen. *Anemonia 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 Kalkskeletts aus. Stets sind Theca und Septen vorhanden, meist Columella, Pali und Dissepimente, sehr häufig Synapticulae und Costae. Selten sind einzellebende Formen, wie die *Fungien, Caryophyllien* und *Flabellen;* meist sind zahlreiche (nicht selten Tausende) Einzeltiere dicht

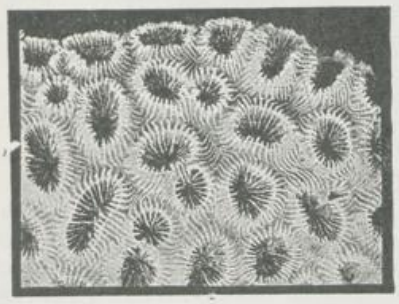


Fig. 196. *Favia cavernosa* (nach Klunzinger).

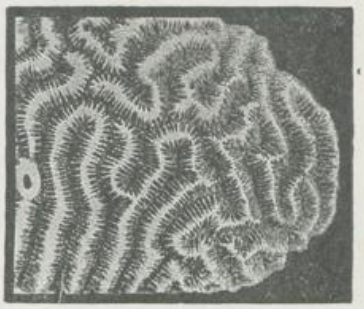


Fig. 197. *Coeloria arabica* (nach Klunzinger).

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 bis 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.

Die *Eporosen* (*Cyclocnemarien*) haben ein kompaktes Skelett, weil die die Einzelindividuen verbindenden Gastralkanäle oberflächlich und außerhalb des Skeletts verlaufen. Die Vermehrung der Septen erfolgt in typischer Weise, indem neue Septen paarweise in den Zwischenfächern zwischen den vorhandenen Septenpaaren entstehen. Zum Teil sind die Tiere einzellebend: *Caryophyllia cyathus* Lmx. (Fig. 193), *Sclerophyllia margaritiсola* 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 caespi-*

tosa E. E. (Fig. 195), *Mussa corymbosa* Dana, *Coeloria arabica* Klzgr. (Fig. 197); *Favia cavernosa* Klzgr. (Fig. 196). *Astraea radians* Ok. — Bei den *Perforaten* (*Entocnemarien*) 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.



Fig. 198. *Madrepora erythraea* (nach Klunzinger).

Madrepora erythraea Klzgr. (Fig. 198). *Dendrophyllia ramea* L. *Astroides calycularis* Pall. — 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.

Gestalt.

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.

Sinneskörper.

Im Ectoderm befindet sich am aboralen Pole (Fig. 200 *s*) am Grunde einer Vertiefung eine verdickte Stelle, der Sinneskörper, welcher die größte Ähnlichkeit mit einem „Hörbläschen“ hat. 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 kugeliger Haufen von kleinen Statolithen, balanciert auf vier in zitternder Bewegung begriffenen, S-förmig gekrümmten Büscheln von Wimpern, die, untereinander verklebt, einen federnden Trageapparat

darstellen. Von den Wimperbüscheln gehen, anfangs paarweise vereint, später divergierend, nach dem oralen Ende zu 8 Streifen verdickten

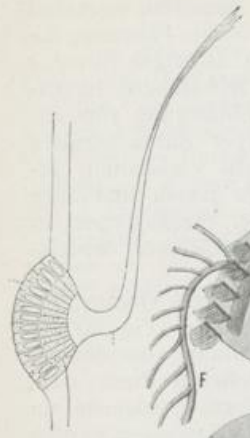


Fig. 199.



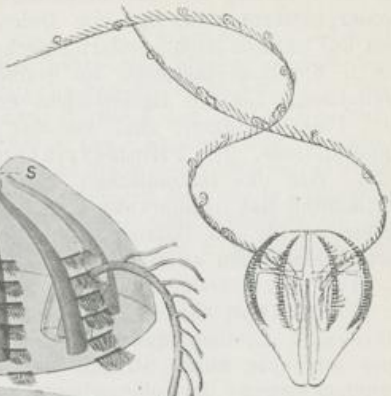


Fig. 201.

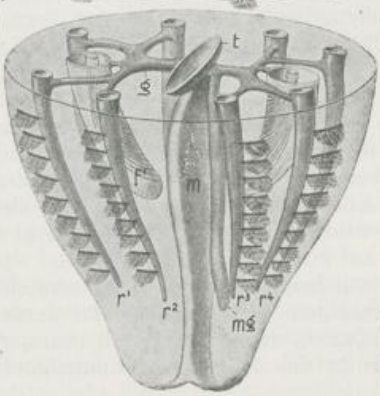


Fig. 200.



Fig. 202.

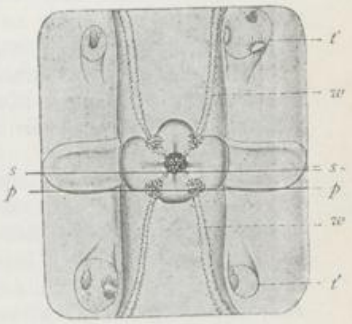


Fig. 203.

Fig. 199. Ruderplättchen mit Epithelpolster. Fig. 200. *Hormiphora plumosa* (im Anschluß an Kennel schematisiert, als wäre das eine Ende durch einen horizontalen Schnitt abgelöst, um die Verästelung 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* Tentakel mit Senkfäden, *f'* Tentakelwurzel, *w* Wimperrinnen, die zu den Ruderplättchen verlaufen, r^1—r^4 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.

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, Ruderreihen.

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 Structur 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 Secret enthalten und ähnlich dem Körper einer *Vorticelle* mit ihrem basalen Ende auf einem spiralen Stielmuskel sitzen (Fig. 163 *c*). Die Function der eigentümlichen Zellen ist so zu verstehen, daß Beutetiere, welche von dem klebrigen Secret festgehalten werden, zunächst die Stielmuskeln ausdehnen können, dann aber durch die spirale Zusammenziehung derselben wieder in das Niveau der Epitheloberfläche gebracht werden.

Darm- und Geschlechtsorgane.

Das Ectoderm hat endlich noch Anteil an der Bildung des Gastrovascularsystems (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 kann, 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 mittelst eines linken und rechten zweimal dichotom verästelten Hauptkanals 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 *Cydippiden: 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 zweistrahlige, 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 und Knospung zur Koloniebildung führt, was den meisten Cölenteraten ein buschartiges Aussehen verleiht.

3. Der Name **Cölenteraten** wurde gewählt, weil die Tiere nur ein Hohlraumsystem 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 überall hin verteilen und so die Function 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 Centralmagens).

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 oder ganz unvollkommen ausgebildet sind, 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, meist nur Stützgewebe liefernd (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 Gastralfalten 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 Gastraltentakelchen, 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 **Hexacorallien** und **Octocorallien** ein, denen sich die fossilen **Tetracorallien** anschließen.

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 Centralorgan, 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 unter dem Namen „*Würmer*“ alles zusammenfassen soll, die Ansichten der Forscher weit auseinander. Viele Zoologen wollen sogar den Würmerstamm ganz aufheben und ihn 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 selbstständigen 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 einzuräumen. 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 *Molluscoiden* 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.

Unterscheidende Merkmale der Würmer.

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 Excretionsorgane, 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 structurlosen 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 circuläre Fasern, bei parenchymatösen Würmern außerdem diagonal und gekreuzt verlaufende Fasern und isolierte dorsoventral angeordnete Muskeln.

Hautmuskelschlauch.

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 geschlossenen, offenbar functionsunfähigen 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* und *Ctenophoren*) an, indem sie außer dem entodermalen Urdarm (Mesenteron, Gastrulasäckchen) nur noch den durch Ectodermeinstülpung entstandenen Vorderdarm (Stomodaeum) besitzen, während der Enddarm (Proctodaeum) und damit eine Afteröffnung noch fehlt (Fig. 57). Bei den meisten 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 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 Leibeshöhle.

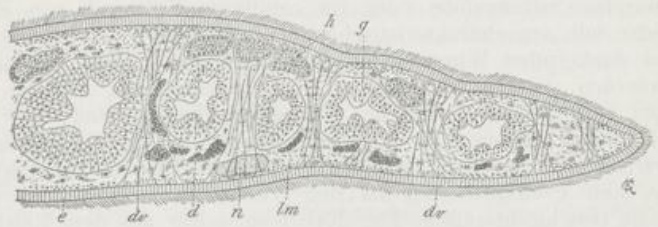


Fig. 204. Querschnitt durch eine *Planarie* (nur die rechte Hälfte dargestellt). *e* Ectodermepithel mit Flimmern, die Körnchen darunter (*lm*) sind die Querschnitte von Längsmuskeln, *dv* dorsoventrale Muskelfasern, *g* Blindsäcke des Darms, *d* Dotterstock, *h* Hodenfollikel, *n* Nervensystem (Seitenstränge).

Muskelschlauchs freilegen kann (Fig. 205, 206). Wir können daher parenchymatöse und Leibeshöhlen-Würmer, *Scoleciden* und *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

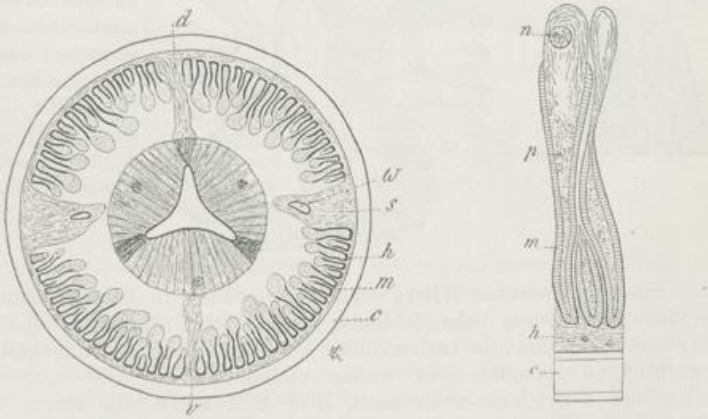


Fig. 205. Querschnitt durch *Ascaris lumbricoides* auf der Höhe des Pharyngealbulbus; an demselben sieht man die 3 riesigen Zellen, welche die radiale Muskulatur gebildet haben, zwischen ihnen die 3 Kantenzellen; daneben ein Stück Hautmuskelschlauch, stärker vergrößert. *c* Cuticula, *h* Hypodermis; Verdickung derselben = *d* dorsale, *v* ventrale, *s* seitliche Längslinie, in letzterer *w* der Exkretionskanal, *m* Längsmuskeln, *p* Muskelzellen, *n* deren Kerne.

meisten vegetativen Organe ganz erhebliche Unterschiede zeigen, je nachdem sie eine Leibeshöhle haben oder nicht. Die *Cölhelminthen* sind im allgemeinen rundlich, ihr Körperquerschnitt ist nicht selten genau kreisförmig. Die Körpermuskeln werden vom äußeren (parietalen) Epithel der Leibeshöhle geliefert (Fig. 205, 206) und bestehen somit aus „Epithel-

muskelzellen". Die parenchymatösen Würmer sind dagegen meist in dorsoventraler Richtung abgeplattet (Fig. 204); ihre Körpermuskeln sind modifizierte Parenchymzellen, „contractile Faserzellen".

Nephridien und Protonephridien.

Bei den *Scoleciden* functionieren als Nieren die Protonephridien oder Wassergefäße (S. 98, Fig. 66, 67), Kanäle, welche mittelst einer contractilen Harnblase ihren wasserklaren Inhalt entleeren. Von ihnen gehen einzelne Seitengefäße oder ein capillares Netzwerk von Kanälen aus, welche mit den charakteristischen, bei der Tätigkeit wie eine Kerze im Wind flackernden Wimperflämmchen beginnen. Auch bei manchen *Cölhelminthen*, namentlich während des Larvenlebens, können Protonephridien vorkommen, welche mit Solenocyten besetzt sind (vgl. S. 97). Gewöhnlich aber öffnen sich die Nierenkanäle in die Leibeshöhle mit Flimmertrichtern oder Nephrostomen (Schleifenkanäle, Segmentalorgane).

Geschlechtsorgane.

Bei den *Cölhelminthen* ist der Geschlechtsapparat einfach gebaut; die Geschlechtszellen (Fig. 206 *o*) 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.

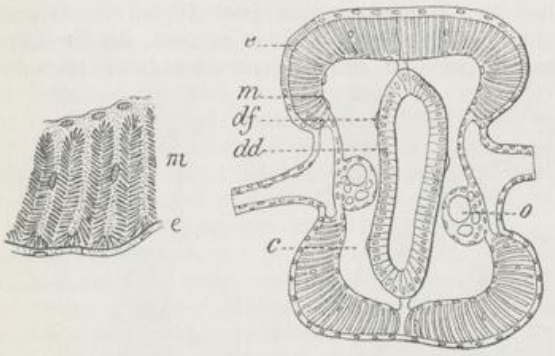


Fig. 206. Querschnitt durch *Sagitta bipunctata* auf der Höhe des Ovars, daneben ein Stück Hautmuskelschlauch stärker vergrößert. *e* ectodermales Epithel, *m* Hautfaserblatt (Längsmuskeln und zugehörige Epithelzellen), *df* Darmfaserblatt, *dd* Darmdrüsenblatt, *o* Ovar, *c* Cölom (nach O. Hertwig).

Blutgefäße.

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 Excretionsorgane 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, welche entstanden, indem eiweißreiche Flüssigkeiten in den Spaltraum zwischen Darmepithel und Mesoderm ausgeschieden wurden; diese

Räume müßten dann zunächst ohne besondere Wandungen gewesen und erst secundär vom Mesoderm aus mit solchen versehen worden sein. Zurzeit hat letztere Auffassung mehr Wahrscheinlichkeit für sich, da die meisten Angaben die Existenz einer Endothelauskleidung 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. Für die Excretionsorgane müßte erst die Vorfrage nach dem genetischen Verhältnis von Nephridien und Protonephridien vollkommen entschieden sein (vergl. S. 98 u. 275).

Nervensystem.

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 Centralnervensystem gerechnet werden müssen, da sie einen Beleg von Ganglienzellen haben. Diese Hauptstränge, zu denen sich bei *Trematoden*, *Cestoden* und manchen *Turbellarien* 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 Strickleiternervensystems an (Fig. 74), welches mit den ihre dorsale Lage beibehaltenden Hirnganglien durch die Schlundcommissuren verbunden ist. Vielfach liegt das Nervensystem noch im Ectoderm, d. h.

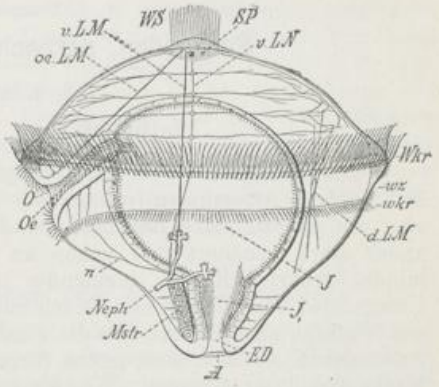


Fig. 207. Trochophora-Larve (Lovénsche Larve) von *Polygordius* (aus Hatschek). *Wkr* präoraler, *wkr* postoraler Wimperkranz, *wz* adorale Wimperzone, *Ws* Wimperschopf der Scheitelplatte *SP*, *O* Mund, *Oe* Ösophagus, *J* Magen, *J'* Darm, *ED* Enddarm, *A* After, *Neph* Kopfniere, *Mstr* Mesodermstreifen, *v.LM*, *d.LM*, *oe.LM*, Muskeln, *v.LN*, *n* Nerven.

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 Centralorgane 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 Hörbläschen, Geruchsorgane etc.

Entwicklung Trochophora

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 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 schärfen 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 Ausführgängen. 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 bilden sich die mit Nahrungsbestandteilen (Dotterplättchen) reich beladenen Dotterzellen. Da, wo die Ausführgänge beider Drüsen, die Dottergänge und der Eileiter, zusammen-

treffen, wird je eine Keimzelle mit vielen Dotterzellen zu einem ovalen Körper zusammengefügt, welcher weiterhin durch besondere Schalendrüsen noch mit einer festen Hülle versehen wird (Fig. 208 *A*). So entsteht ein zusammengesetztes Ei; dasselbe macht von dem Gesetz, daß das tierische Ei stets eine einzige Zelle ist, nur scheinbar eine Ausnahme. Denn die Entwicklung lehrt, daß nur die Keimzelle an der Bildung des Embryo direkten Anteil hat und allein als die eigentliche Eizelle angesehen werden kann, daß die Dotterzellen dagegen allmählich zerfallen und einen dem Embryo zur Speise dienenden Nahrungsklumpen liefern (Fig. 208 *B*).

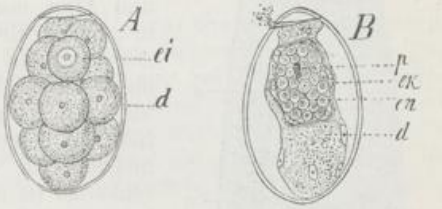


Fig. 208. Eier von *Distomum nodulosum* (nach Schauinsland). *A* vor der Embryonalentwicklung, *B* Embryonalentwicklung im Gang, Dotterzellen zerfallen. *ei* Eizelle, *d* Dotterzelle, *en* Entodermzellen, *ek* Ectoderm, *p* Pigmentfleck.

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 *Anneliden* 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 *Dendrocölen*, Formen von mehreren selten vielen Centimetern 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 Cylinderepithel 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 frei schwimmend im Wasser herum. Im letzteren Falle machen die größeren Formen undulierende Bewegungen des Körpers; den kleineren dagegen genügt der Ruderschlag ihrer Wimpern. Außer frei lebenden Formen gibt es eine nicht geringe Zahl zum Parasitismus neigender oder vollkommen parasitisch, teils ento-, teils ectoparasitisch lebender Arten (im Blut mancher *Cyprinoiden*, *Sanguinicola armata* Plehn). Nicht selten macht sich sogar parasitische Anpassung bemerkbar (Rückbildung des Vorderdarms bei *Fecampia*, Haftapparate von *Byrsophlebs*, *Genostoma*).

Aufenthaltsort, 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 an das hintere Ende 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 Centralmagen, 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 Ende des Tieres. Letzteres dient auch zum Tasten und kann in fühlerartige Spitzen ausgezogen werden; fast stets trägt es zwei oder mehr einfach gebaute Augen, während eine unpaare Statocyste nur bei wenigen Arten beobachtet wurde.

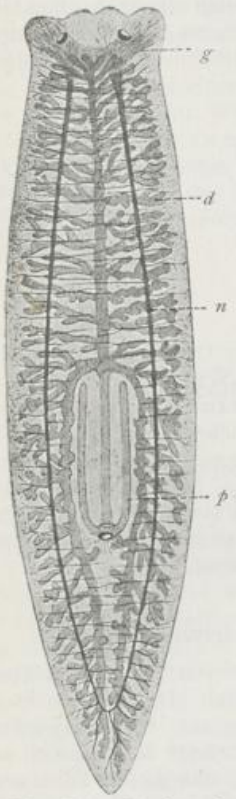


Fig. 209. *Dendrocoelum lacteum* etwas schematisiert (nach Ijima); *g* oberes Schlundganglion mit Augen, *n* seitliche Nervenstränge mit peripheren Nerven, *d* verästelte Darmblindsäcke, *p* Pharynxscheide, in welche der Pharynx eingeschlossen ist.

In der Haut mancher *Turbellarien* finden sich Nesselkapseln, welche den Nesselkapseln der Cölenteraten ähneln. Viel verbreiteter sind jedoch die Rhabditen, kleine Stäbchen, welche in Epithelzellen entstehen oder auch in einzelligen Drüsen, welche in das Mesoderm hineinragen. Die Rhabditen finden sich in der schleimigen Spur, welche kriechende *Turbellarien* auf der Unterlage hinterlassen.

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 frei schwimmende Larve mit lappigen Anhängen hervorgehen, welche durch Metamorphose zur kriechenden Turbellarie wird (Fig. 210). Nur selten findet sich neben der geschlechtlichen auch die ungeschlechtliche Fortpflanzung. 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. 88).

Einige Turbellarienarten (*Convoluta saliens* Graff, *Proporus venenosus* O. Sch. u. a.) zeigen eine merkwürdige Structur des Darms. Der Pharynx führt in ein entodermales Syncytium, eine von Kernen durchsetzte Protoplasmamasse ohne Lumen, in deren Innerem wie in der Sarcode eines *Protozoen* die Speisen verdaut werden. Auch ist dieses primitive Entoderm gegen das umgebende Mesoderm fast gar nicht abgesetzt. Es ist unsicher, ob diese „*Acoelen*" 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 Schultze (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 Geschlechtstiere trifft. *Microstomum lineare* Oerst.; *Stenostomum leucops* O. Schm. (Fig. 57).

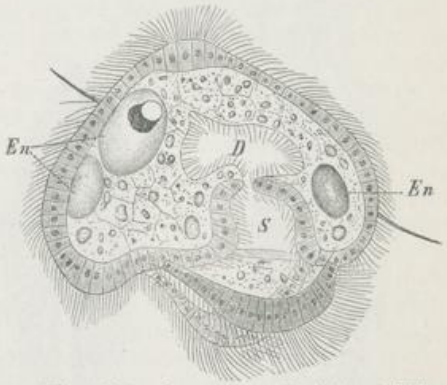


Fig. 210. Larve von *Stylochus pilidium* (aus Korschelt-Heider nach Goette). *S* Schlund, *D* Darm, *En* Reste von Entodermzellen.

II. Unterordnung. *Dendrocölen*. Die Tiere sind meist ein oder mehrere Centimeter groß, haben einen deutlich dorsoventral abgeplatteten Körper und einen reich verästelten Darm. Bei den ausschließlich marinen *Polycladen* entspringen unmittelbar vom Centralmagen zahlreiche Blindsäcke: *Thysanozoon Diesingi* Gr., *Leptoplana laevigata* Qf. Bei den auch im Süßwasser und in feuchter Erde vorkommenden *Tricladen* sendet der Centralmagen 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 Cuticula überzogen, welche öfters mit Stacheln bedeckt ist, und mit Apparaten zur Befestigung am Wirt bewaffnet, mit Saugnäpfen und Haken. Die Saugnäpfe sind flache, von Cuticula ausgekleidete Gruben der Körperoberfläche, ausgerüstet mit einer dicken Muskelschicht, welche durch ihre Contraction die Grube vertieft und ihr Lumen erweitert. Eine Erweiterung des Lumens muß, wenn die Ränder des Saugnapfes festschließend auf die Haut des Wirts gepreßt werden, ansaugend wirken

Fig. 211.

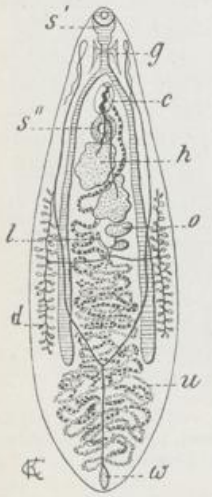


Fig. 212.

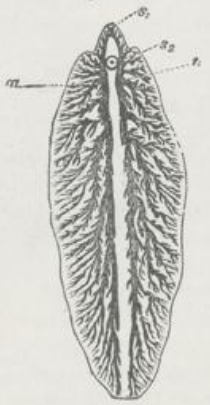


Fig. 211. *Distomum lanceolatum*. *s'* vorderer, *s''* hinterer Saugnapf, an *s'* schließt der Pharynx mit dem Gabeldarm an, *h* die beiden Hoden mit den 2 Vasa deferentia, die sich zum Cirrus (*c*) vereinen, daneben mündet der stark gewundene Uterus (*u*), *o* Ovar, dahinter Schalendrüse mit Laurerschem Gang (*l*), *d* die paarigen Dotterstöcke mit den zur Schalendrüse ziehenden Ausführgängen, *w* Wassergefäße, *g* Ganglien.

Fig. 212. *Distomum hepaticum* (aus Boas). s^1 vorderer, s^2 hinterer Saugnapf, *ta* Darmschenkel mit verästelten Blindsäcken (*m*).

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 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 beistehende 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 ein mit Widerhaken bewaffneter 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 Ausführgang 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 Keimzellen mit Dotterzellen zu zusammengesetzten Eiern vereinigt und durch das Secret einzelliger Drüsen („Schalendrüse") 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 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 Entwicklungsweise 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 (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 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. 143, Fig. 109). 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*.

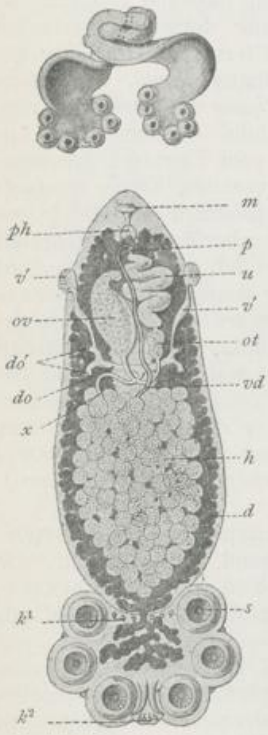


Fig. 213. *Polystomum integerrimum* (nach Zeller). Zwei Tiere in wechselseitiger Begattung, darunter ein Tier stärker vergrößert. *m* Mundöffnung, *ph* Pharynx, *d* verästelter, voll Blut gesaugter Darm, *pg* Porus genitalis, Mündung für Vas deferens (*vd*) und Uterus (*u*), *v'* die Mündungen der paarigen 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, k^1 k^2 vordere und hintere Haken. Das Vas deferens wurde der Deutlichkeit halber über den weiblichen Geschlechtsapparat gezeichnet.

II. Unterordnung. Distomeen, Digenea, Malacocotyleen.

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 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 (Gattungen *Monostomum*) oder noch einen zweiten Bauchsaugnapf (Gattungen *Distomum, Holostomum, Amphistomum*), selten noch weitere accessorische Haftapparate (*Malacocotylea*). Am meisten aber unterscheiden sich die *Distomeen* von ihren Verwandten durch ihre Entwicklungsweise: der durch den Entoparasitismus notwendig gewordene 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).

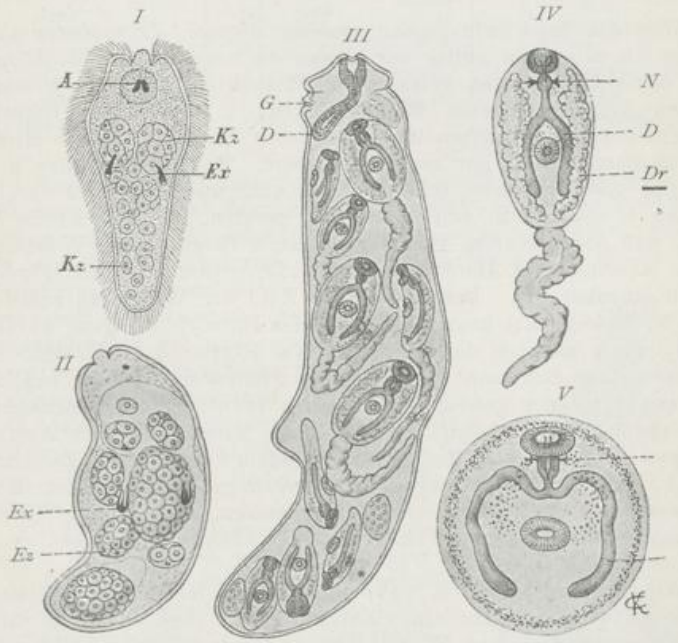


Fig. 214. Entwicklung von *Distomum hepaticum* (nach Leuckart). *I* Larve, *II* junge Sporocyste aus der Atemhöhle von *Limnaeus*, *III* Redie in der Bildung von Cercarien, *IV* freischwimmende Cercarie, *V* eingekapseltes Distomum. *D* Darm, *Dr* Drüsen, *A* Auge, *Ex* Wimperflämmchen der Excretionsorgane, *G* Geburtsöffnung, *Kz* Keimzellen.

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, mit Protonephridien ausgerüsteter, sonst aber aller Organe entbehrender 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 folgen erst ein oder mehrere Generationen von Redien aufeinander, 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 nur 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 auch 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 *Evertebraten*, *Fische* und *Amphibien* eindringen und sich encystieren.

Wie nachstehendes (S. 247) 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* 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 (sicher konstatiert sind etwas über 20 Fälle), verstopft dieselben und bedingt durch die Verhinderung des

Entwicklungsweisen der Distomeen.

a) vereinfachte			b) gewöhnliche			c) kompliziertere		
I. Generation	Larve	Wasser	I. Generation	Larve	Wasser	I. Generation	Larve	Wasser
	Sporocystis	Wohntier I (Mollusk)		Sporocystis	Wohntier I (Mollusk)		Sporocystis	Wohntier I (Mollusk)
						II. Generation	Redie	„
II. Generation			II. Generation	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

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 im Sommer 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 300000 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* Bilharz (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 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. Milchharn, oder der Harn sieht infolge



Fig. 215. *Bilharzia haematobia.* Weibchen im Canalis gynaecophorus (*c*) des Männchens; *s'* vorderer, *s''* hinterer Saugnapf.

der Blutungen rot aus; als sicheres Kennzeichen der Krankheit findet man im Harn die mit einem Stachel versehenen Eier vor.

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.* (*Cotylogonimus*) *heterophyes* Sieb. im Darm des Menschen beobachtet. Aus Asien kennt man aus der Lunge und anderen Organen 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.

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 das letztere Merkmal für alle im menschlichen Darm lebenden Formen gilt, wollen wir von derartigen typischen Formen ausgehen.

Bau des Bandwurms.

Der geschlechtsreife Bandwurm, die Kette oder „Strobila" (Fig. 216) beginnt vorn mit dem stets in Einzahl vorhandenen Scolex, 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 Menschendarm 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 längsoblong, 5 mm breit und 12 mm lang.

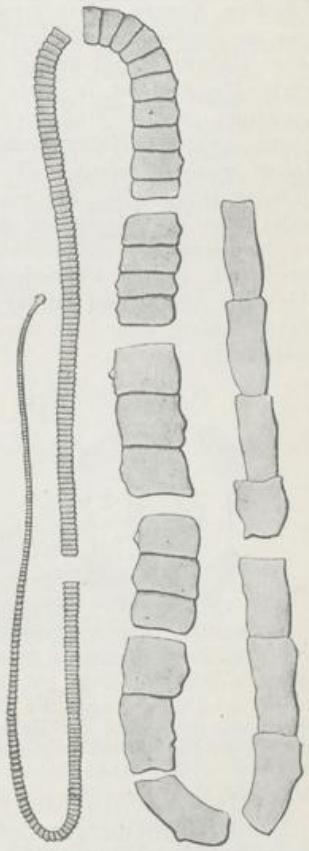


Fig. 216. *Taenia saginata* (nach Leuckart). Kopf mit Reihen von Proglottiden, welche verschiedenen Gegenden der Strobila entnommen sind.

Kopf und Proglottiden haben eine Summe gemeinsamer Merkmale. Ihr bindegewebiges Parenchym enthält zahlreiche, rundliche Kalkconcretionen und besteht aus zwei Schichten, einer Rinden- und einer Marksubstanz. Erstere enthält vorwiegend die 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 Commissur zu einer unpaaren Masse verschmolzen (Fig. 218) oder von accessorischen, durch die Haftorgane bedingten Teilen einigermaßen 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 ausleiten, 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.

Scolex.

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 Function hat, den Wurm im Darm zu befestigen. Die wichtigsten Haftorgane sind die Saug-

näpfe; 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 saugnapfartige 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.

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 Wagener).

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, *l* longitudinale Muskeln.

Die Geschlechtsorgane sind fast ausnahmslos hermaphrodit (getrennt geschlechtlich *Dioecocestus 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.

Bothriocephalus.

Als Beispiel der ersten Form sei hier der Geschlechtsapparat der *Bothriocephaliden* geschildert (Fig. 220). Bei demselben liegen zahl-

reiche 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, functioniert 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. Von der Schalendrüse führt nach außen der Uterus, ein Kanal, in dem auf der Höhe der Geschlechtstätigkeit die Eier sich so

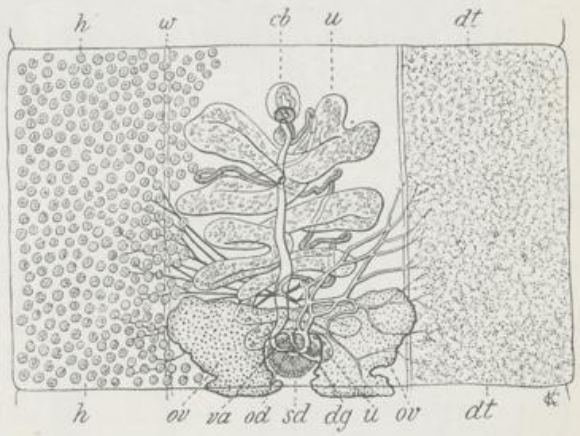


Fig. 220. Proglottis von *Bothriocephalus latus* (nach Sommer), rechts ist nur der Dotterstock, links nur der Hoden dargestellt. *dt* Dotterstock, *dg* Dottergang, *ov* Eierstock, *od* Oviduct, *sd* Schalendrüse, *va* Vagina, *u* Uterus, *h* Hodenbläschen, *cb* Cirrusbeutel, gemeinsam mit der Vagina mündend; *w* Wassergefäßkanäle, *vd* dunkel schraffiert: Vas deferens.

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 Ausführgänge 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, seitliche Blindsäcke treibt, anstatt sich wie bei *Bothriocephalus* in Windungen zu legen. Bei anderen *Tänien* Taenia.

(*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, welch letztere frühzeitig verloren geht. Statt ihrer bildet sich eine Embryonalschale, ein radial gestreifter Saum, welcher vom Embryo auf einem ziemlich vorgerückten Stadium der Entwicklung ausgeschieden wird. In diesem Zustand werden die „Tänieneier" frei.

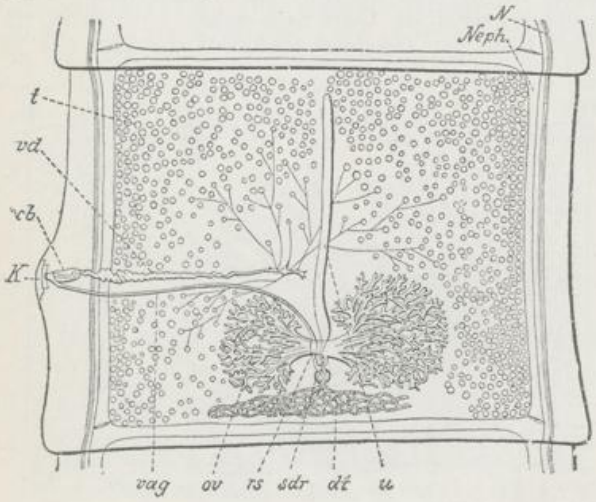


Fig. 221. Proglottis von *Taenia saginata*, in Reifung der Geschlechtsorgane begriffen (aus Hatschek nach Sommer). *N* Nervenstrang, *Neph* Wassergefäß, *t* Hoden, *vd* Vas deferens, *cb* Cirrusbeutel, *K* Porus genitalis, *vag* Vagina, *ov* Ovar, *rs* Receptaculum seminis, *sdr* Schalendrüse, *dt* Eiweißdrüse, *u* Uterus.

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 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; die „sechshakige Larve" gelangt in einer 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*

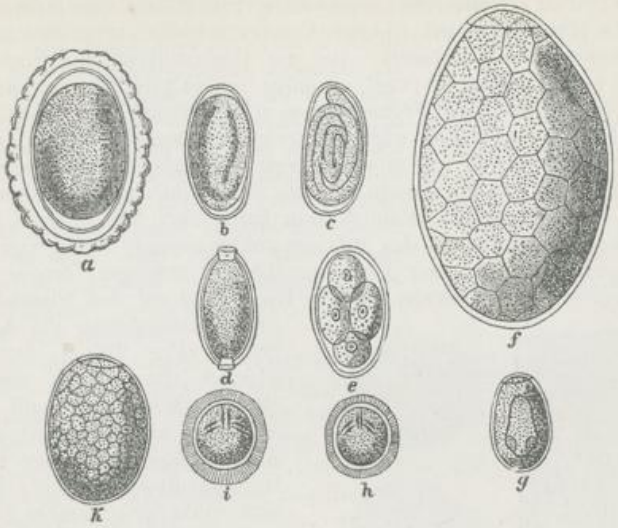


Fig. 222. Eier von Helminthen des menschlichen Darms bei 400facher Vergrößerung (nach Leuckart). *a Ascaris lumbricoides*, *b* und *c* von *Oxyuris vermicularis*, *d Trichocephalus dispar*, *e Ankylostomum* (*Dochmius*) *duodenale*, *f Distomum hepaticum*, *g Distomum lanceolatum*, *h Taenia solium*, *i Taenia saginata*, *k Bothriocephalus latus*.

in den Magen des Schweins gelangen, indem das Schwein durch Verunreinigung seiner Nahrung die mit Embryonen gefüllten, mit den Fäcalien

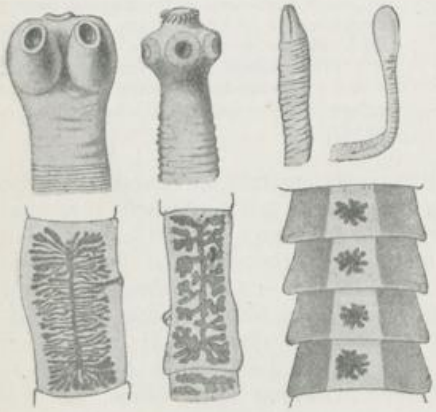


Fig. 224. Köpfe und Proglottiden der drei großen Bandwürmer des Menschen, links *Taenia saginata*, in der Mitte *Taenia solium*, rechts *Bothriocephalus latus* (von diesem Kanten- und Flächenansicht des Kopfes). Die Köpfe sechsmal, die Proglottiden ungefähr $1^1/_2$ mal vergrößert (nach Leuckart, Braun und Schauinsland).

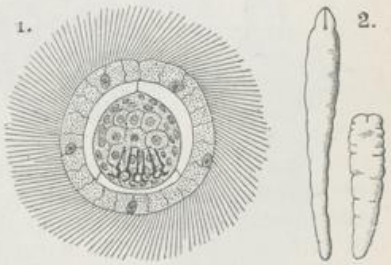


Fig. 223. *Bothriocephalus latus*. 1. Flimmerlarve mit eingeschlossenem sechshakigem Embryo, 2. Plerocercoide aus dem Hecht in gestrecktem und zurückgezogenem Zustand.

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 (Cysticercen) zu werden (Fig. 225). Sie lassen dabei die eigentliche Muskelsubstanz, die Sarcolemmschläuche, 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 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. 225 *c*); 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.

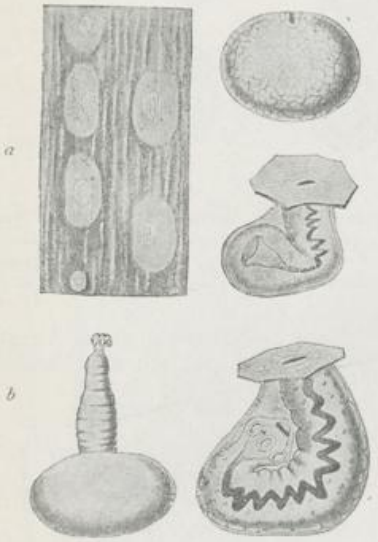


Fig. 225. Bau und Entwicklung der Finne von *Taenia solium* (*Cysticercus cellulosae*). *a* finniges Fleisch in natürlicher Größe, links unten eine geplatzte Finne, *b* Finne mit ausgestülptem Scolex vergrößert, *c*—*e* Entwicklung des Scolex, noch stärker vergrößert, *e* junge Finne mit Scolexanlage und Wassergefäßnetz, *d* und *e* verschiedene Stadien der Scolexanlage im Receptaculum ohne Finnenwand.

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. 225 *b*) 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 Magensäfte befreit, so daß sich die Scolices ausstülpen 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 mit der Bildung der Proglottiden beginnt. Innerhalb 11—12 Wochen ist *Taenia solium* so weit herangewachsen, daß die Loslösung 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. crassicollis*).

Modifikationen und Deutung der Entwicklung der Bandwürmer.

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 mehrere Brutblasen, von welchen eine jede wiederum mehrere 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*.

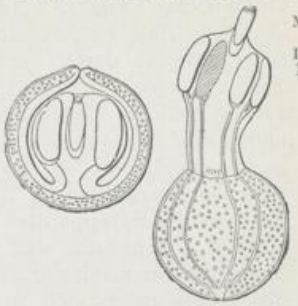


Fig. 226. Cysticercoid im eingestülpten und ausgestülpten Zustand aus *Arion ater* (aus Hatschek).

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 Geschlechtstiere, die Proglottiden, gebildet würden; der Bandwurmkörper selbst sei eine Kette von Individuen, eine Strobila. Diese

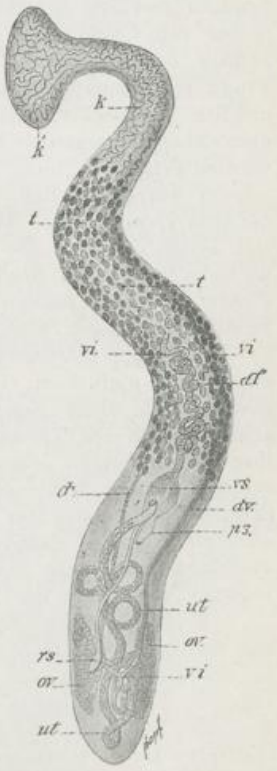


Fig. 227. *Caryophyllaeus mutabilis* (nach M. Schultze). *k* Scolex, *t* Hoden, *df* Vas deferens, *vs* Vesicula seminalis, *ps* Penis, *vi* Dottersack, *dv* Dottergänge, *ov* Ovarien, *ut* Uterus, *rs* Vagina mit Receptaculum seminis (ihre Verbindung mit der Vereinigungsstelle von Keimgang, Dottergang und Uterus fehlt in der Figur).

Vorstellung stößt auf zwei Schwierigkeiten. Erstens ist die Finne, wie oben gezeigt wurde, keine selbständige Generation, sondern nur das in der

Entwicklung vorauseilende 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. Die *Caryophylläiden* 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. So erklärt es sich, 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 entsprächen, 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 finnig 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 *Bothriocephalus* enthalten, den Menschen mit dem breiten Bandwurm, *B. latus,* infizieren können.

1. Fam. *Caryophylläiden* (*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 in limicolen *Oligochaeten;* der in *Tubifex* vorkommende *Archigetes Sieboldi* Leuck. ist vielleicht eine solche geschlechtsreif gewordene Jugendform. *Amphilina foliacea* Wagen. in der Leibeshöhle des Sterlets.

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 6hakigen 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 *B. cordatus* Leuck., 1 m lang. In Japan wurden im Menschen auch Plerocercoide von *Bothriocephalen* beobachtet, so der sich durch Knospung und Teilung vermehrende *Plerocercoides prolifer* Ijima und der Pl. von *B. mansoni* 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, Anoplocephalus*), 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 *Tänien* zusammen, wobei wir unterscheiden müssen, ob sie als geschlechtsreife Tiere oder als Finnen im menschlichen Körper beobachtet werden.

a) *Tänien* 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 Saugnäpfe schwieriger abzutreiben ist. Bei *Taenia solium* verdient Beachtung, daß man sie gar nicht selten im Menschen auch als Finnen beobachtet hat, und zwar häufig an Stellen wie Hirn und Auge, wo dieselben schwere Schädigungen veranlaßten. Dieses Vorkommen erklärt sich hauptsächlich wohl aus Verunreinigung der Nahrung mit Eiern, möglicherweise aber auch durch eine innere Selbstinfection: daß bei starken Brechbewegungen Stücke des Bandwurms in den Magen gelangen und hier verdaut werden, wodurch die Embryonen befreit und zum Auswandern veranlaßt werden.

Manche Tänien 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 *T. nana* v. Siebold, welche in der Neuzeit namentlich in Italien häufig im menschlichen Darm nachgewiesen wurde (Fig. 111). 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 Darm gelangt sind, Larven ausschlüpfen, welche in die Darmwand eindringen, hier zu Cysticercoiden 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 Insecten 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.

	Kopf	Zahl der Proglottiden	Uterus	Länge a) des Wurms und b) der reifen Proglottiden	Beschaffenheit der Finne	Vorkommen der Finne
Taenia solium	mit Rostellum und Hakenkranz (26 Haken in 2 Reihen), 4 schwache Saugnäpfe	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
Taenia saginata	kein Hakenkranz, 4 starke Saugnäpfe	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

b) *Tänien* als Cysticerken im Menschen.

Außer dem *Cysticercus cellulosae* und dessen Abart *C. acanthotrias* 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 Scolex und 3—4 Proglottiden. Der Scolex hat außer den 4 Saugnäpfen ein Rostellum mit Hakenkranz. Werden die Eier in den menschlichen Darm verschleppt, wozu das Streicheln und Küssen infizierter Hunde die günstigsten Vorbedingungen liefert, zo 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 beginnt, 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 Echinococcen im Rind, Schaf, Schwein (*E. veterinorum*). Auch bei *Affen, Nagern,* ja selbst *Raub-* und *Beuteltieren* wurden Echinococcen 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, 1—8 cm, *T.* (*A.*) *mamillata* Mehlis, 1—5 cm, 2. in **Wiederkäuern**: *T.* (*Moniezia*) *expansa* Rud., meist $2^1/_2$ m, öfters aber über 10 m, Ursache der tödlich verlaufenden Bandwurmseuche 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*, 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).

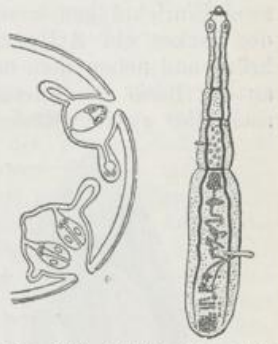


Fig. 228. *Taenia echinococcus* (aus Hatschek nach Leuckart). Geschlechtsreifes Tier, daneben ein Stück einer Finne mit zwei Brutblasen und ansitzenden Scolices.

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.* (*Tr.*) *anatina* Krabbe, 30 cm, in der Ente.

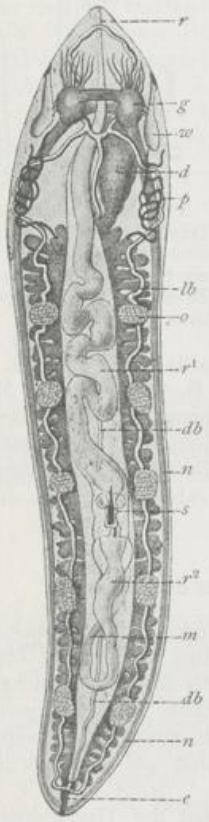
IV. Ordnung. Nemertinen, Schnurwürmer.

Die letzte Ordnung der *Plattwürmer* bilden die *Schnurwürmer* oder *Nemertinen*, Tiere, welche meist ansehnlich 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 oder 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 Vorderarmes 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 (Rhynchocölom)

umschlossen und an die Wand derselben durch einen Rückziehmuskel befestigt ist. Durch Contraction 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 Stilett, welches die Spitze des ausgestülpten Rüssels krönt und neben dem noch einige Reservestiletts liegen, zweitens mündet an der Basis des Stiletts ein bei stilettlosen *Nemertinen* fehlender Giftsack oder zweiter Rüsselabschnitt.



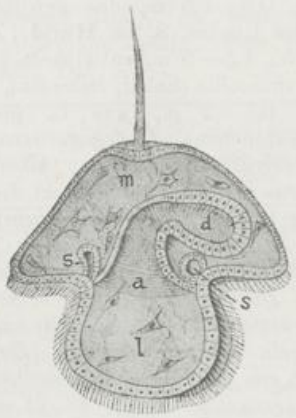


Fig. 230. Pilidiumlarve einer Nemertine (nach Metschnikoff). *a* Munddarm, *d* Magendarm, *s* Einstülpungen, welche später die Haut der Nemertine liefern, *l* Mundlappen, *m* Mesenchym.

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* Stilett des Rüssels, r^2 Giftsack des Rüssels, *m* Retractor 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 Centralnervensystem 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 Commissur 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 Quercommissuren 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, 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, Hörbläschen dagegen äußerst 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 Fechterhutlarve, 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 Centralnervensystem functioniert. 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. Rädertierchen.

Die im Wasser lebenden *Rädertierchen* 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 Kopfende 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 Nackententakeln etc., zusammenhängen. Mit dem Enddarm mündet das meist unpaare, sackförmige Ovar und die paarigen Wassergefäßkanäle, deren Seitenäste am blindgeschlossenen Ende kleine Flimmerläppchen tragen (Protonephridien). Zum Wassergefäßsystem gehört ferner noch eine große contractile 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*).

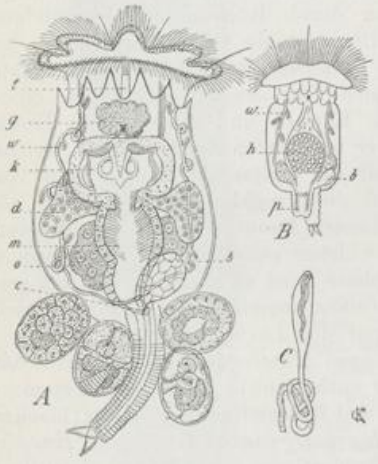


Fig. 231. *Brachionus urceolaris*. *A* Weibchen mit 4 Eiern auf verschiedenen Stufen der Entwicklung, *B* Männchen, *C* ein Flimmerläppchen des Wassergefäßes, stärker vergrößert, *t* Tentakel, *g* Ganglion mit Auge, *w* Wassergefäßsystem, *k* Kaumagen, *d* Magendrüsen, *m* Magen, *o* Ovar, *c* Kloakenöffnung, *b* Harnblase, *h* Hoden, *p* Penis.

Die *Rädertiere* haben zweierlei Eier, große dotterreiche „Wintereier", welche von einer festen Schale umgeben sind, und kleine dünnschalige „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 (Dauereier). 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

Urahnen 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 Excretionssystems 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 2 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 Scheidewände 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 Schlundcommissuren 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* u. *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.

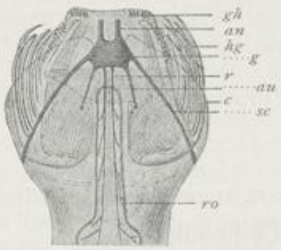


Fig. 233. Kopf von *Sagitta bipunctata* in dorsaler Ansicht (nach O. Hertwig aus Lang). *g* Hirnganglion, *gh* Borsten, *sc* Schlundcommissur, *ro* Riechorgan mit Nerv, *r*, *au* Auge mit Nerv, *c* Borstenträger, *r* Riechnerv.

Fig. 232. *Sagitta hexaptera* (nach O. Hertwig), von der Bauchseite gesehen. *m* Mund, *d* Darm, *sc* Schlundcommissur, *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, *ve* Scheidewand in letzterer.

Die Entwicklungsgeschichte der *Sagitten* ist nach zwei Richtungen hin von Bedeutung: 1. Der Urdarm zerfällt durch zwei seitliche Falten in einen unpaaren mittleren und zwei paarige seitliche Räume; ersterer ist der bleibende Darm, letztere sind die Anlagen der Leibeshöhle oder die Cölomdivertikel; die Leibeshöhle ist somit eine Ausstülpung der Darmhöhle (S. 136, Fig. 108). 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 Excretionsgefäße, 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 excretorische Function besitzen. Durch Seitenlinien, Rücken- und Bauchlinie 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 longitudinalen Muskelfasern geht vom parietalen Peritonealepithel 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, in denen die Nervenfibrillen zur Muskulatur hinübertreten. Ein viscerales Blatt des Mesoderms fehlt.

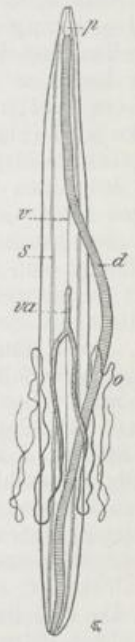


Fig. 234. Anatomie einer jungen weiblichen *Ascaris* (zugrunde gelegt eine Zeichnung von Leuckart). *p* Pharynx, *d* Darm, *v* ventrale Linie, *s* Seitenlinien, *va* Vagina, *o* Ovar.

Darm.

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 Saugen 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 Afters gleich (Fig. 234).

Nervensystem. 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 dieses Nervensystems 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.

Geschlechtsorgane. Sehr einfach ist der Bau der Geschlechtsorgane der in der Regel getrenntgeschlechtlichen, nur ausnahmsweise hermaphroditen Tiere. Männchen und Weibchen sind, abgesehen von den Copulationsorganen, daran leicht zu unterscheiden, daß die Geschlechtsorgane der ersteren von vorn und unten in den Enddarm münden, welcher hierdurch zur Kloake wird (Fig. 238 [4]), 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 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 Copulationsorgane functionieren 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; Retractoren, 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*, vorstülpbar.

Entwicklung. 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. 101), entoparasitischen und einer freilebenden getrenntgeschlechtlichen Generation. Die schon bei manchen dieser *Anguilluliden* angebahnte zeitweilige Unterdrückung der freilebenden Generation führt bei *Strongyliden* dahin, daß die Nachkommen der parasitischen Generation

zwar eine Zeitlang im Freien leben (Rhabditislarve), dann aber zum Parasitismus zurückkehren und eine Metamorphose erfahren müssen, 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 Cystenzustände 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 Ascarisform hermaphrodit. Sehr ähnlich ist der Entwicklungsgang des 1 mm großen *Strongyloides intestinalis* Bavay (*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 Schachti* 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 befällt Roggen und Hyazinthen.

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. 234) 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 infectionsfähig sind (Fig. 222 *c*). Das weißliche 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. megalocephala* 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 (Infection direkt).

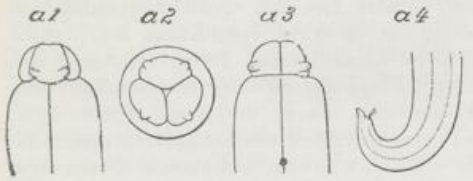


Fig. 235. *Ascaris lumbricoides* (aus Hatschek). a^1 dorsale, a^2 ventrale Ansicht des Kopfendes, a^3 Kopfende, von oben betrachtet, a^4 Hinterende des Männchens; in Fig. a^3 ist noch die Mündung der Niere, in Fig. a^4 der Spicularapparat zu sehen.

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, jedoch 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. beim Hasen, ersterer auch im Darm. Im Pferdedarm *Strongylus tetracanthus*, 1—$1^1/_2$ cm, bei massenhafter Infection 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, Männchen etwas kleiner als 1 cm, lebt im Dünndarm des Menschen vom Gewebe der Schleimhaut, und erzeugt durch sein Saugen starke Blutverluste und daranschließende Bleichsucht (Chlorosis aegyptiaca). Es besitzt eine geräumige Mundkapsel, deren Rand mit Zähnen zum Festhalten an der Darmschleimhaut, deren Grund mit Stiletts

zum Verwunden 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 und hier geschlechtsreif werden können. 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—20 mm.

4. Familie. *Trichotracheliden*. Die *Trichotracheliden* verdanken ihren Namen „Haarhälse" dem Umstande, daß ihr vorderes Körperende haarartig verlängert ist. Dasselbe umschließt eine Reihe großer Zellen,

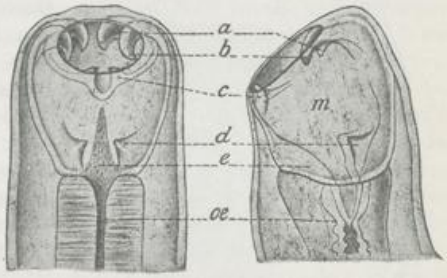


Fig. 236. Vorderes Ende von *Ankylostomum duodenale* in Rücken- und Seitenansicht. *m* Mundkapsel, *oe* Ösophagus, *a* innere, *b* äußere ventrale Zähne, *c* dorsale Zähne des Mundrands, *d* Stilett am Grund der Mundkapsel, *e* dorsales Längsriff.

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 Infection 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 zweimal 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 sehen sind die Kapseln, wenn sie verkreiden und, mit kohlensaurem Kalk imprägniert, eine weißliche Farbe annehmen. Zum sicheren Nachweis bedarf es der Untersuchung zerzupfter Fleischstücke mittelst 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 einiger 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 Infection ab. Die jungen, 0,1 mm großen Tiere dagegen dringen 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 Infection, die Encystierung erfolgt im Verlaufe des dritten Monats. Die Krankheitssym-

Fig. 238. Fig. 237.

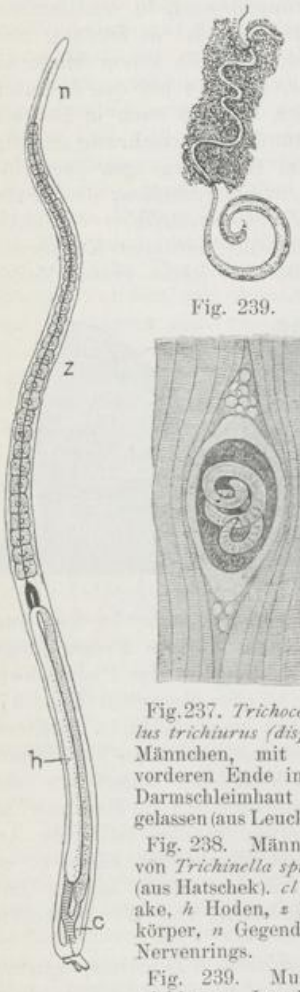


Fig. 239.



Fig. 237. *Trichocephalus trichiurus (dispar)*. Männchen, mit dem vorderen Ende in die Darmschleimhaut eingelassen (aus Leuckart).

Fig. 238. Männchen von *Trichinella spiralis* (aus Hatschek). *cl* Kloake, *h* Hoden, *z* Zellkörper, *n* Gegend des Nervenrings.

Fig. 239. Muskeltrichine (n. Leuckart).

ptome 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* (*Dracunculus*) *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. 140000 (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. *Gordiden* 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 der Insecten 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 der Erscheinung, unterscheiden sich aber leicht von ihnen durch die Anwesenheit des Rüssels, eines Zapfens, welcher durch Retractoren eingestülpt und zurückgezogen und durch Contraction 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, wahr-

scheinlich zur Ernährung dienendes Gefäßnetz, welches sich auf zwei neben der Rüsselscheide gelegene Anschwellungen, die Lemnisken, ausdehnt; zwischen den Lemnisken 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, Flohkrebsen), die des *E. gigas* in *Insecten*, Maikäfern).

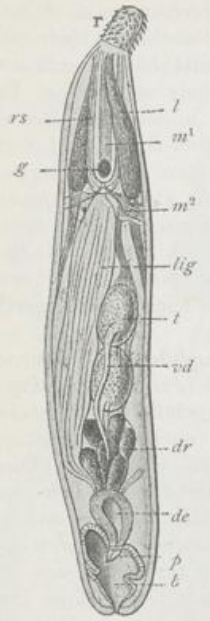


Fig. 240. *Echinorhynchus angustatus*. Männchen (aus Hatschek). *r* Rüssel mit Haken, *rs* Rüsselscheide, m^1 m^2 Retractoren des Rüssels und der Rüsselscheide, *g* Ganglion, *lig* Ligament, *t* Hoden, *vd* Vas deferens, *dr* Drüsen, *de* Samenblase, *p* Penis, *b* Beutel des Penis, *l* Lemnisken.

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 herumflottieren. Die reifen Eier werden auf höchst merkwürdige Weise nach außen befördert: es existiert ein muskulöser Uterus, der mittelst zweier enger Kanäle mit der nach 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 nach außen zu gelangen; die unreifen, rundlichen Eier werden durch eine untere Öffnung in die Leibeshöhle zurückbefördert. Neben dem Geschlechtsapparat münden bei *E. gigas* Excretionsorgane 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 Excretionsorgane, 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 durch die Dissepimente, 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 überdacht ist.

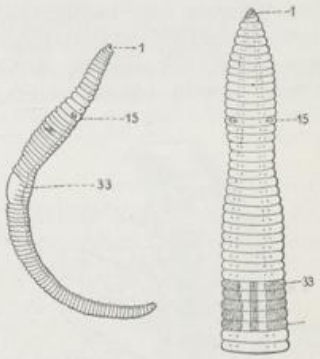


Fig. 241. Seitliche Ansicht des Regenwurms und vorderes Ende desselben, stärker vergrößert und von unten betrachtet. *1* erstes Segment mit Mund und Kopflappen, *15* fünfzehntes Segment mit männlicher Geschlechtsöffnung, *33—37* Clitellum (nach Vogt und Yung).

Unter dem Einfluß der Gliederung stehen nun weiter fast sämtliche übrige Organsysteme: das Nervensystem, die Blutgefäße und die Excretionsorgane. Das Nervensystem ist ein typisches Strickleiternervensystem; es beginnt mit den im Kopflappen liegenden oberen Schlundganglien; dann lenken die Schlundcommissuren auf die Bauchseite über, um das Bauchmark zu bilden, welches fast aus ebensovielen, durch Längscommissuren 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 *Ringelwürmer* 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; Gehörbläschen 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.

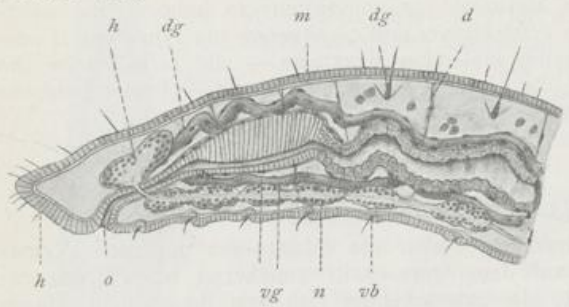


Fig. 242. Vorderes Ende von *Nais elinguis*. *h* Hirn (oberes Schlundganglion), durch die Schlundcommissur mit dem Bauchmark (*n* Strickleiternervensystem) verbunden, *dg* contractiler dorsaler, *vg* ventraler Blutgefäßstamm, *m* Muskelschicht der Haut, *db* dorsale, *vb* ventrale Borsten, *d* Dissepimente oder Septen, *k* Kopflappen, *o* Mundöffnung.

Blutgefäßsystem.

Von Blutgefäßen (Fig. 242—244) sind am verbreitetsten zwei Hauptstämme, 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 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 contractilen 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 circuliert das Blut in der Leibeshöhle (*Capitelliden*).

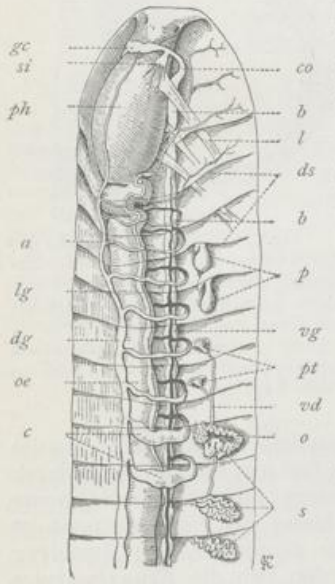


Fig. 243. *Pontodrilus Marionis*, vorderes Körperende, vom Rücken geöffnet (nach Perrier). *ph* Pharynx mit Rückziehmuskeln (*l*), *oe* Ösophagus, *gc* Hirnganglion, *st* Pharynxganglion, *co* Schlundring, *b* Bauchmark, *dg*, *lg*, *vg* dorsale, laterale, ventrale Gefäßstämme, *a* Anastomosen derselben, *c* Herzen, *ds* Dissepimente, *vd* Vas deferens mit Flimmertrichtern (*pt*), *o* Ovarien, *p* Receptacula seminis, *s* Segmentalorgane.

Urogenitalsystem.

Die Excretionsorgane (Fig. 245) oder Nephridien der *Chätopoden* haben von ihrer Anordnung den Namen „Segmentalorgane" erhalten, da sie paarweise in jedem Segment auftreten; jedes Organ gehört, streng genommen, zwei Segmenten an: es beginnt gewöhnlich in einem vorderen mit dem Wimpertrichter, durchbohrt das Dissepiment und mündet nach komplizierten Windungen in dem folgenden nach außen (Fig. 68). Die

in der Regel von Flimmerepithel ausgekleideten Kanäle dienen meist auch zum Ausleiten der Geschlechtsprodukte, welche bei allen *Chätopoden* im Epithel der Leibeshöhle entstehen.



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* Lippen der Borstenfollikel, *cilorg* Wimperorgan, *cir* Ringmuskeln, *coe* Cölom, *d. cir* dorsaler Cirrus, *d. long* dorsale Längsmuskeln, *dve* dorsales Blutgefäß, *ep* Epidermis, *Int.* Darm, *int. cap* Darmgefäße, *mch* Borstenmuskeln, *Nc* Bauchmark, *ner*, *n. cir* Nerven, *neph* Nephridium, *nrp* ventrales, *ntp* dorsales 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.

Die Segmentalorgane der *Anneliden* scheinen aus Protonephridien (Fig. 245 I, II) hervorgegangen zu sein, indem dieselben durch Ausbildung von Nephrostomen mit der Leibeshöhle in Verbindung traten (III, IV).

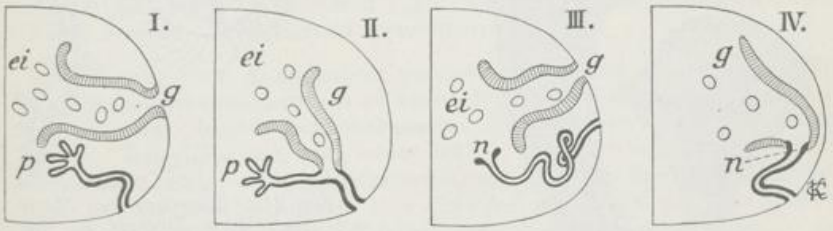


Fig. 245. Verschiedenes Verhalten der Nieren und Geschlechtswege bei *Chätopoden* (nach Goodrich). I und III Geschlechtssäcke (*g*) (Wimperorgane) leiten die Geschlechtsprodukte (*ei*) direkt nach außen, II und IV Geschlechtssäcke münden in die Nierenkanäle. Die Nierenkanäle haben den Charakter von verästelten, 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.

Bei vielen Formen sind sie noch einfache oder verästelte gegen die Leibeshöhle geschlossene Kanäle, bedeckt mit „*Solenocyten*“, großen Zellen, welche in feine Röhrchen ausgezogen sind und mit denselben in das blinde Ende der Nierenkanälchen münden. Im Röhrchen schwingt eine lange Geißel (Fig. 67 S. 98). Mit Entwicklung der Nephrostome schwinden in der Regel die Solenocyten und die verästelte Beschaffenheit der Nieren-

kanäle. Die Beziehungen der Nieren zu den Geschlechtsprodukten scheinen secundärer Natur zu sein und werden durch mächtige Wimperorgane (wimpernde Gruben des Peritonealepithels) vermittelt. Es ergeben sich drei Möglichkeiten 1. Die Geschlechtsprodukte werden durch Platzen der Körperwand nach außen entleert, die Wimperorgane sind „phagocytäre" Organe. 2. Die Wimperorgane öffnen sich zur Zeit der Geschlechtsreife direct nach außen und entleeren die Geschlechtsprodukte (I und III). 3. Sie verbinden sich mit den Nierenkanälchen, gleichgültig ob dieselben sich auf dem Stadium der Nephridien (IV), oder Protonephridien (II) befinden, 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*).

Metamorphose.

Die Entwicklung ist bei den marinen Anneliden eine Metamorphose, bei welcher pelagische Larven auftreten, die sich trotz der Mannigfaltigkeit ihres Aussehens auf die Lovensche Larve, die schon früher besprochene „Trochophora" (vergl. S. 237, Fig. 207) zurückführen lassen. Die Unterschiede beruhen vornehmlich auf Modifikationen des Wimperapparates,

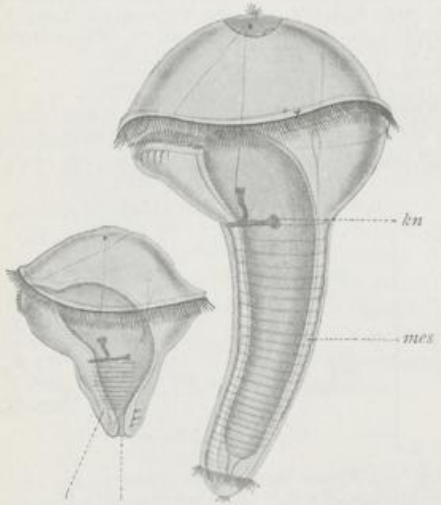


Fig. 246. *A* Larve des *Polygordius*, *B* Beginnende Umwandlung in den gegliederten Wurm (nach Hatschek). *a* After, *mes* gegliedertes Mesoderm, *kn* Kopfniere.

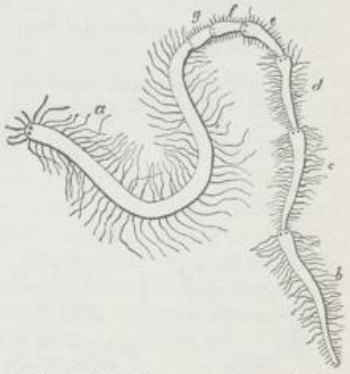


Fig. 247. Knospung von *Myrianida* (nach Milne-Edwards aus Hatschek). Die Aufeinanderfolge der Buchstaben bezeichnet das Alter der Tiere.

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 Cölomkammer aus. In-

dem linke und rechte Cölomkammern 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. Die aufeinanderfolgenden Cölomkammern bleiben durch die Dissepimente getrennt. 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.

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 ein eigenes Kopfsegment und wird dadurch zu einer vollkommen selbständigen Generation. Ein derartiger Generationswechsel besteht zwischen vielen *Syllideen* und den dazugehörigen *Heterosyllis*-Formen. Die größte Komplikation

herrscht endlich bei den *Autolytiden*. Die atoke *Myrianida fasciata* z. B. erzeugt (Fig. 247) durch Knospung Ketten von sich einzeln ablösenden dimorphen Geschlechtstieren. Die Individuen der männlichen Ketten wurden lange Zeit unter dem Namen „*Polybostrichus*", die der weiblichen unter dem Namen „*Sacconereis*" 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 füreinander eintreten können.

Hautborsten.

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 einzeln 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

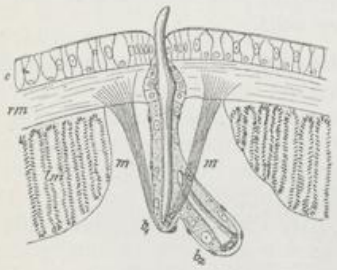


Fig 248. Querschnitt durch Körperwand und Borstenfollikel eines *Oligochäten* (aus Hatschek nach Vejdovski). *e* Epithel mit Cuticula, *rm* Ringmuskeln, *lm* Längsmuskeln, b^1 Borstenfollikel, *mm* dessen Muskeln, b^2 Ersatzfollikel mit Ersatzborste, an deren Basis noch die Bildungszelle zu sehen ist.

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*.

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 zweiästigen 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 namentlich auf der Rückenseite mannigfach geformte Anhänge trägt, welche man nach ihrer Gestalt, Function 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 mit Ausnahme weniger, dem Süßwasser angepaßter Arten Meeresbewohner. 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

Fig. 249. Fig. 250.

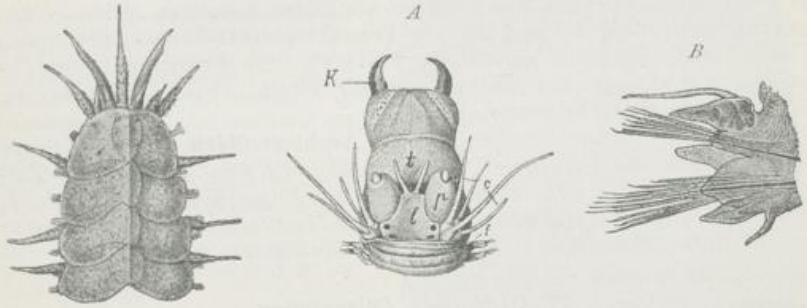


Fig. 249. Kopfende von *Polynoë spinifera* (nach Ehlers). Rücken ganz mit Elytren bedeckt, darunter schauen Cirren und Parapodien hervor.

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.

unterscheiden sich infolge ihrer Lebensweise auch im Bau. Bei den freischwimmenden sind Kopfende und Rumpf wenig verschieden, der Anfangsdarm 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. 91), ausgerüstet; die 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 *Eunicíden*, welche in manchen Arten eine Länge von ca. 1 m erreichen, können selbst Fische angreifen. *Halla Parthenopeia* O. Costa. Die *Alciopiden* (Fig. 81) sind pelagische Räuber, durchsichtig wie alle pelagischen Tiere, mit großen, hochorganisierten Augen, *Alciope 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 norwegica* 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.; *Chaetogordius canaliculatus* Moose 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 dorsale 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 hermaphroditen Beschaffenheit der Geschlechtsorgane notwendig ist, benutzt; es erzeugt elastische Bänder, welche die Körper der copulierten Tiere gegeneinander pressen, Bauch gegen Bauch, so daß nun das Sperma des einen Wurms in den anderen über-

strömen 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 ungeschlechtlicher Fortpflanzung antrifft: *Stylaria lacustris* L. (*Nais proboscidea* Müll.), *N. elinguis* Müll.

II. Unterordnung. *Terricolen* 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

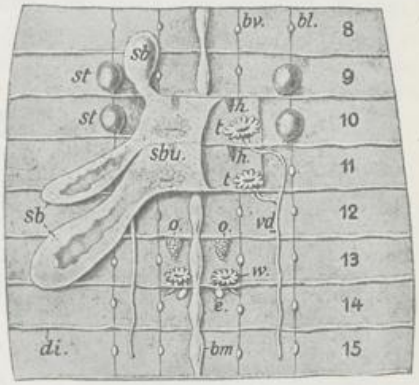


Fig. 251. Geschlechtssegmente des Regenwurms nach Entfernung des Darms. *bm* Bauchmark, *bl* laterale, *bv* ventrale Borstenreihen, *st* Samentaschen (Receptacula seminis), *sb* Samenblasen (Vesiculae seminales) auf der rechten Seite abpräpariert, *sbu* Samenkapsel, auf der rechten Seite geöffnet, um 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.

hindurchfressen und die gefressene Erde als Fäcalien 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 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

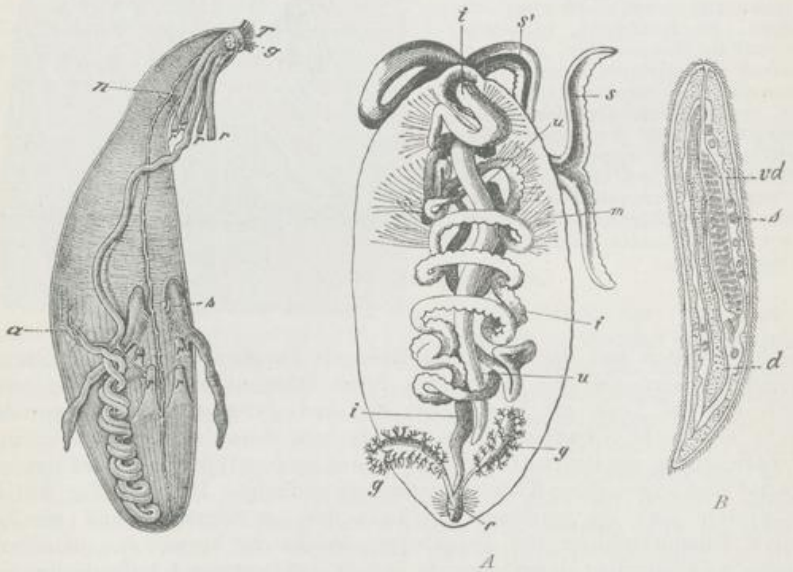
Reifung durchzumachen. Jede Samenkapsel ist mit paarigen Vesiculae seminales (*sb*) besetzt, welche vom ganzen Geschlechtsapparat am meisten in die Augen fallen. Zwei Paar Vesiculae seminales gehören der Samenkapsel des 10. Segments an, ein Paar der Samenkapsel des 11. Segments.

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 5—10mal so lang wie das Tier und am Ende in 2 Zipfel gegabelt sein kann (Fig. 253 *A*).

Fig. 252. Fig. 253.



A

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 functioniert, *m* Muskeln, welche sich an den Darm inserieren, *c* Kloake, *g* Excretionsorgane. *B* Männchen, stark vergrößert (nach Spengel), *d* rudimentärer Darm, *vd* Segmentalorgan mit Flimmertrichter, welcher als Vas deferens functioniert; *s* die in der Leibeshöhle reifenden Samenballen.

Wie im Äußern, so fehlen auch im Innern deutliche Zeichen der Gliederung; vor allem fehlen die Dissepimente. Die Segmentalorgane sind

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 auszuleiten. Zur Excretion 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 Wasserlungen der *Holothurien* und haben dadurch die irrige Ansicht einer näheren Verwandtschaft 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 *Chätopoden* 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 5 bis 8 cm langen Sack mit einem 20 bis 30 cm 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.

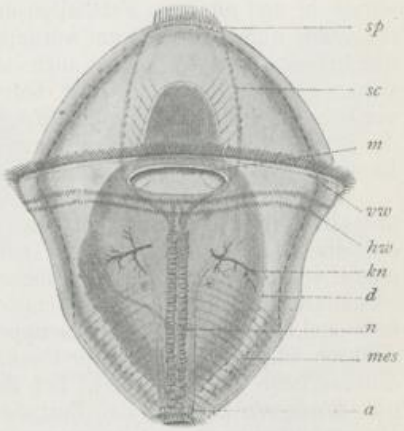


Fig. 254. Larve von *Echiurus* mit Andeutung von Gliederung (nach Hatschek). *a* After, *d* Darm, *kn* Kopfniere, *m* Mund, *mes* Mesodermstreifen, *n* Bauchmark, *sc* Schlundcommissur, *sp* Scheitelplatte, *vw*, *hw* vorderer, hinterer oraler Wimperring.

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, contractilen, herzartigen Anhang und den in die Ten-

takeln 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 Verwandtschaft mit den *Chätopoden* 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 Verwandtschaft mit den *Chaetiferi* spricht die Beschaffenheit der Nephridien und des Nervensystems. *Sipunculus nudus* L. — Durch Mangel 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., *Halicryptus 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 Spannerraupen; außerdem vermögen sie gewandt mittelst schlängelnder Bewegungen des Körpers zu schwimmen.

Darm.

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 secundäre 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 Secret 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).

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 Kiefern 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 Secret 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 contractilen Seitengefäßen, einem dorsalen und einem ventralen, das Bauchmark umschließenden Gefäßstamm.

Fig. 255.

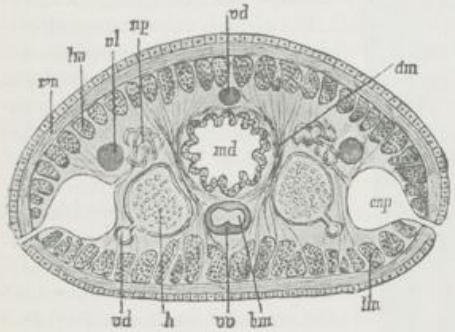


Fig. 256.

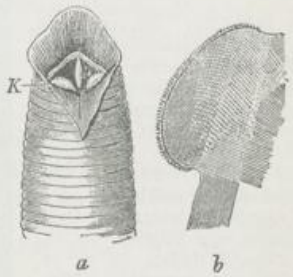


Fig. 255. Querschnitt durch *Hirudo medicinalis* (aus Lang). *dm*, *lm*, *rm* dorsoventrale, longitudinale, ringförmige Muskeln, *vl*, *vd*, *vv* laterales, dorsales, ventrales „Blutgefäß", in letzterem das Bauchmark *bm*, *h* Hoden, *vd* Vas deferens, *md* Mitteldarm, *np* Schleifenkanal, *enp* Harnblase.

Fig. 256. *Hirudo medicinalis* (nach Leuckart, aus Claus). *a* vorderes Ende mit ventral geschlitzter Mundhöhle, um die Kiefer *(K)* zu zeigen, *b* ein einzelner Kiefer mit seinen Muskeln, stärker vergrößert.

Nervensystem. Geschlechtsorgane. Nieren.

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 vom Bauchmark liegen 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 eingeimpft. Im Zwischenraum zwischen den Nebenhoden und dem ersten Hodenpaar trifft man den weib-

lichen 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 eingeengt und zu Längskanälen, die an Stelle der Blutgefäße traten, umgewandelt wurde. Blutegel der Gattungen *Clepsine, Ozobranchus* u. a. haben noch das dorsale und ventrale Blutgefäß der *Chätopoden* und außerdem 4 longitudinale Cölomsinus, die durch quere Anastomosen 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. Der ventrale Sinus ist als Leibeshöhle außerdem dadurch charakterisiert, daß in ihm die Nephridien mit Flimmertrichtern beginnen. Bei den Kieferegeln ist (wahrscheinlich unter Rückbildung der echten Blutgefäße, wie es auch bei *Polychäten* vorkommt) aus den Cölomsinus ein von Blut erfülltes Kanalsystem entstanden, welches bei *Nephelis* zum Teil noch lacunären Charakter hat. Für die Ableitung dieses „Blutgefäßsystems" vom Cölom spricht zweierlei: 1. daß das Bauchmark im ventralen Blutsinus eingeschlossen ist; 2. daß die Nephridien sich mit Flimmertrichtern in die Blutbahn öffnen, zumeist in ampullenartige 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 hermaphroditen Geschlechtsapparat nach Art der Hirudineen. Die auf den Kiemen vom Flußkrebs schmarotzende *Branchiobdella astaci* ist ein borstenloser Annelid, der infolge von Parasitismus mit Saugnäpfen versehen ist.

Fig. 257.

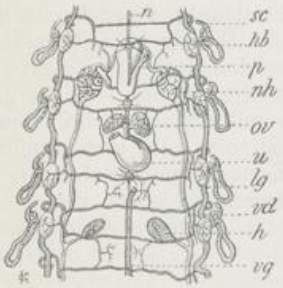


Fig. 257. Nervensystem, Blutgefäße, Geschlechtsorgane und Schleifenkanäle des *Blutegels*, von der Bauchseite gesehen. *n* Bauchmark, im hinteren Teil nicht sichtbar, weil es hier im Bauchgefäß liegt, *sc* Schleifenkanäle, *hb* dazu gehörige Harnblasen, *p* Penis, *nh* Nebenhoden, *ov* Ovar, *u* Uterus und Scheide, *vd* Vas deferens, *h* Hoden, *lg*, *vg* laterales und ventrales „Blutgefäß" mit Verästelungen.

Fig. 258.

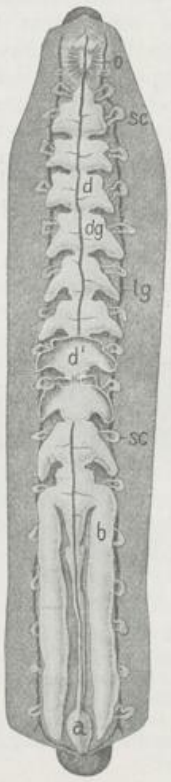


Fig. 258. Darm von *Hirudo medicinalis* (nach Hatschek). *o* Ösophagus, *sc* Schleifenkanäle, *d* Blindsäcke, bei d^1 vom Rücken aus geöffnet, *dg*, *lg* dorsales, laterales Blutgefäß, *b* die beiden letzten Blindsäcke, *a* Enddarm mit After.

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, *Haemopis vorax* M. Td., verwechselt, dessen Kiefer zu schwach sind, um die menschliche Haut zu durchbeißen; sie sind daher beim Saugen auf 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 Meertiere (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 Cupula, 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 Locomotionsorgane 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 Vasoperitonealblasen der *Echinodermen*, als Divertikel des Darmes entstehen.

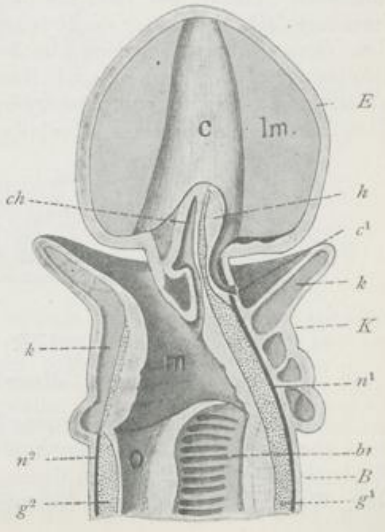


Fig. 259. Sagittalschnitt durch *Glossobalanus minutus* (schematisiert nach Spengel). *c* Eichelcölom, *c*^{1} Mündung desselben nach außen, *lm* Längsmuskeln, *h* sogenanntes Herz, *ch* sogenannte Chorda (Ausstülpung des Munddarms), darunter das Eichelskelett, *k* Kragencölom, *m* Mundhöhle, *o* Ösophagus, *br* Kiemendarm mit Kiemenspalten, *n*^{1} dorsaler, *n*^{2} ventraler Nerv, *g*^{1} dorsales, *g*^{2} ventrales Blutgefäß. *E* Eichel, *K* Kragen, *B* Kiemenregion des Rumpfes.

Der Name „*Enteropneusten*“, „Darmatmer“, ist durch eine zweite Eigentümlichkeit des *Balanoglossus* verursacht. Die ventral vor dem Kragen 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 contractile 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 Rüsselhöhe (*w*) mit ihrer dorsalen Mündung an die Ambulacralblase und den Steinkanal der *Echinodermen*.

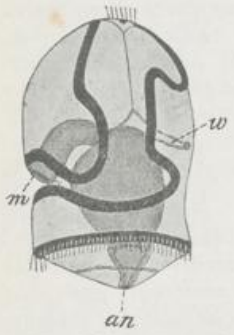


Fig. 260. Tornaria-Larve des *Balanoglossus* (nach Metschnikoff). *m* Mund, *an* After, *w* Anlage der Rüsselhöhle.

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) besitzen: *Cephalodiscus dodecalophus* und *Rabdopleura 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 Centralnervensystem 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

Fig. 261.

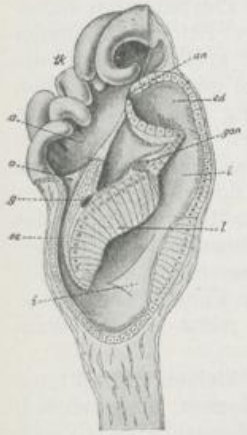


Fig. 262.

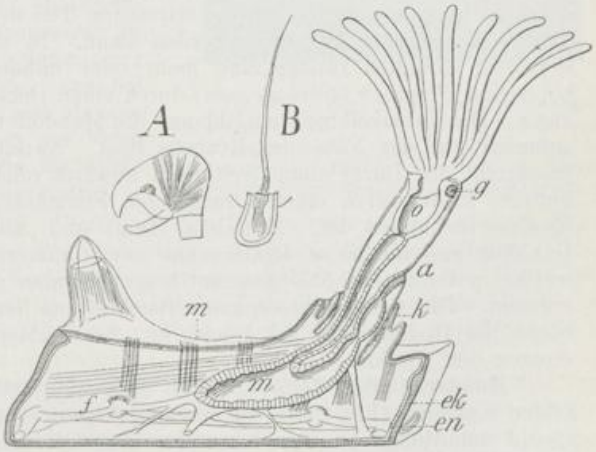


Fig. 261. *Loxosoma singulare* (nach Nitsche). Einzeltier auf dem optischen Längsschnitt. *an* After, *a* Tentakelmulde, *tk* Tentakelkranz, *g* Ganglion, *gon* Geschlechtsorgane, *ed* Enddarm. *i* Darm, *l* Magen, *o* Mundöffnung, *oe* Ösophagus.

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* Vibracularien von *Bugula* (nach Claparède).

Boden hinkriechenden Stolonen erheben. Die den Kelchrand einnehmende Tentakelkrone umschließt das Peristomfeld, auf welchem sowohl Mund

wie After und zwischen beiden die Excretions- und Geschlechtsorgane münden. Der Zwischenraum zwischen dem hufeisenförmigen Darm und der Körperoberfläche ist vollkommen von einem Muskelzellen enthaltenden Parenchym ausgefüllt. Dementsprechend sind die Excretionskanäle Protonephridien; wie bei den *Rotatorien* sind sie bei der das Süßwasser bewohnenden *Urnatella gracilis* Dav. verästelt und mit Flimmerläppchen 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 zu einer eigentümlichen Auffassung der Organisation gelangt, welche, 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, meist stark verkalktes Cuticularskelett. Die Oberfläche der Endocyste ist konstant nur an der Basis und an den Seitenwandungen von der Ectocyste bedeckt; das periphere Ende bleibt zum Teil weichhäutig und bildet eine Art Kragen, in welchen der aus dem Cystid hervortretende Teil des Polypids samt seiner Tentakelkrone zurückgezogen werden kann. In der Ectocyste befindet sich dem Gesagten zufolge eine mehr oder minder große Öffnung, die bei vielen *Bryozoen* (*Chilostomen*) durch einen Deckel geschlossen werden kann. Die Tentakelkrone 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 anreiht. 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 (*Stelmatopoden*), oder es entsteht zuerst die Knospenanlage des Polypids, bevor durch Auswachsen des Muttercystids die Anlage für ein Tochtercystid geliefert wird (*Lophopoden*).

Sehr häufig findet sich bei den Bryozoen Arbeitsteilung oder Polymorphismus vor. Außer den bisher beschriebenen, vorwiegend zur Er-

nährung dienenden Tieren können noch dreierlei Individuen vorkommen, die Ovicellen, Vibracularien und Avicularien; alle drei sind Cystide, welche das Polypid verloren haben. Die Ovicellen sind rundliche Kapseln, welche zur Aufnahme der befruchteten Eier dienen, die Vibracularien (*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 eine 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, 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*), *Bryozoen*, bei denen die Tentakeln einen Ring um die Mundöffnung bilden (*Cyclostomen*), 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. *Plumatella 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 Excretions- 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 Ileoparietalband), 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 Epithel der Mantel-

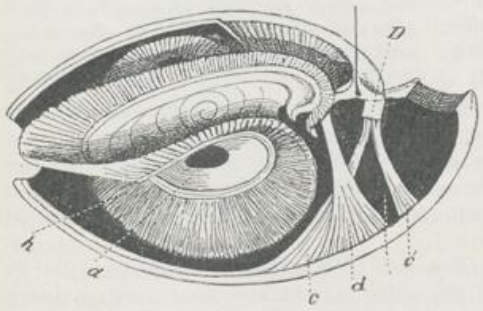


Fig. 265. *Waldheimia flavescens* (aus Zittel) Schale mit Armen und Muskeln. a Arm mit seinem gefranzten Saum (h), d Schließmuskeln (Adductores), c und c' Muskeln zum Öffnen der Schale (Divaricatores), D Schloßfortsatz. Die senkrechte Linie bezeichnet die Lage des Schlosses.

lappen scheidet auf der äußeren Oberfläche eine Schale aus, welche der Hauptmasse nach aus kohlensaurem Kalk besteht und von zahlreichen, Fortsätze des Weichkörpers enthaltenden Röhrchen 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 verschie-

dener 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 Öffnen dienen (Divaricatoren) oder nach vorn davon ihren Angriffspunkt finden und den Schalenschluß herbeiführen (Adductoren). Die Muskeln hinterlassen auf beiden Schalen

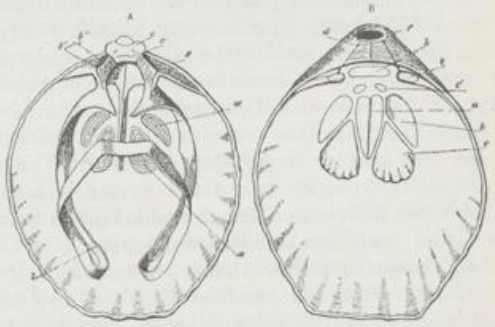


Fig. 266. *Waldheimia flavescens* (aus Zittel). *A* die dorsale, *B* die ventrale Schale, *a*, *b*, *c* Eindrücke der Muskelinsertionen, *a* der Schließmuskeln (Adductoren), *c'*, *c* der Muskeln zum Öffnen (Divaricatoren), *b*, *b'*, *b''* der Stielmuskeln (Adjustores), *s* Schloßgruben der oberen Schale, in welcher die Schloßzähne *t* der unteren Schale passen, *l* Stützapparat der Arme, *f* Öffnung für den Stiel, *d* Deltidium.

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 von einer Reihe kleiner Tentakelchen eingefaßt ist. 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 eingekrümmt habe. Tatsächlich gleicht auch vorübergehend der Armapparat eines jungen *Brachiopoden* dem Lophophor der *Bryozoen*.

Im Rumpf der *Brachiopoden* findet sich eine Leibeshöhle, welche sich bis in die beiden 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 Ileoparietalbänder) 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 in den Mantellappen. 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 functioniert 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 *Anneliden*. 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 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 gar nicht mehr verteidigt werden kann. 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 eine Vereinigung beider Tiergruppen zu einem Hauptstamm unzulässig ist.

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 Cellulose ($C_6H_{10}O_5$), und auch mit diesem spezifisch pflanzlichen Stoff im mikrochemischen Verhalten übereinstimmt (Blaufärbung bei Behandlung mit Jodjodkalium und Schwefelsäure, Violettfärbung bei Chlorzinkjodzusatz). Aus keiner Tierabteilung kennt man so reichliche Cellulosebildung.

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 Kiemenspalten abfließt, werden die gleichzeitig mit ihm aufgenommenen Nahrungsbestandteile von einem ringförmigen Flimmerband erfaßt und mittelst einer dorsalen, oft 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 Herzschlauch, eingeschlossen in einen Herzbeutel; er besitzt die sonst nirgends wieder vorkommende Eigentümlichkeit, daß die Richtung der Contraction 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 allgemein gültigen Merkmale der Klasse erschöpft; im übrigen unterscheiden sich die Endglieder der Reihe wesentlich voneinander, werden aber durch Mittelformen einander so sehr genähert, daß an einer nahen Verwandtschaft nicht gezweifelt werden kann. An dem einen Ende der Reihe stehen die *Appendicularien*, an dem andern die *Salpen* mit den ihnen nahe verwandten *Doliolen;* vermittelnde Formen sind *Ascidien* und *Pyrosomen*.

I. Ordnung. Appendicularien, Copelaten.

Die ein oder wenige Centimeter großen *Appendicularien* leben meist an der Oberfläche des Meeres, mit dem vorderen Ende eingelassen 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 *Kowalewskiiden* fehlende Herz, ober-

halb 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.

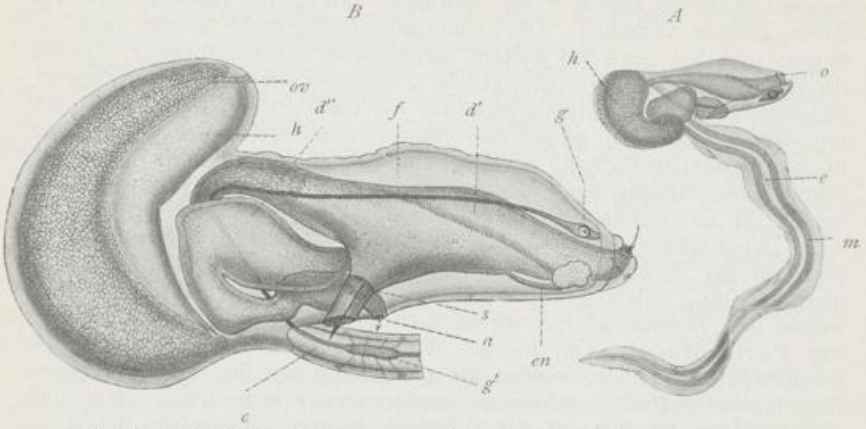


Fig. 267. *A Folia aethiopica*, ganzes Tier aus dem Gehäuse heraus genommen (nach Lohmann). *B Oicopleura cophocerca* Ggbr. (nach Fol). Der Rumpf mit der Basis des Schwanzes in seitlicher Ansicht besonders dargestellt und stärker vergrößert. *m* Mund, *o* (*ov*) Ovar, *h* Hoden, *d'* Kiemendarm, *d''* nutritorischer Darm mit Leberblindsack, *en* Endostyl, *f* Flimmerbögen, *s* Kiemenspalte, *a* After, *c* Chorda, *g* oberes Schlundganglion mit anliegendem Hörbläschen und Verbindungsnerven zu *g'* erstem Ganglion des Schwanzes. Die Pfeile bezeichnen die Richtung der Wassercirculation, durch die Mundöffnung hinein, zum Teil durch die Kiemenspalten, zum Teil durch den After heraus.

Die feste Achse des Schwanzes 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. Thethyodeen, 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 Cellulosehülle 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 Cellulosemantels findet man einen vollkommen an die Würmer erinnernden Hautmuskelschlauch von longitudinalen und circulär 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 die 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 Egestions- oder Kloakenöffnung nach außen ab.

Die durch den Schleim des Endostyls im Kiemendarm zurückgehaltenen Nahrungsbestandteile gelangen in den am Grund des Kiemensacks

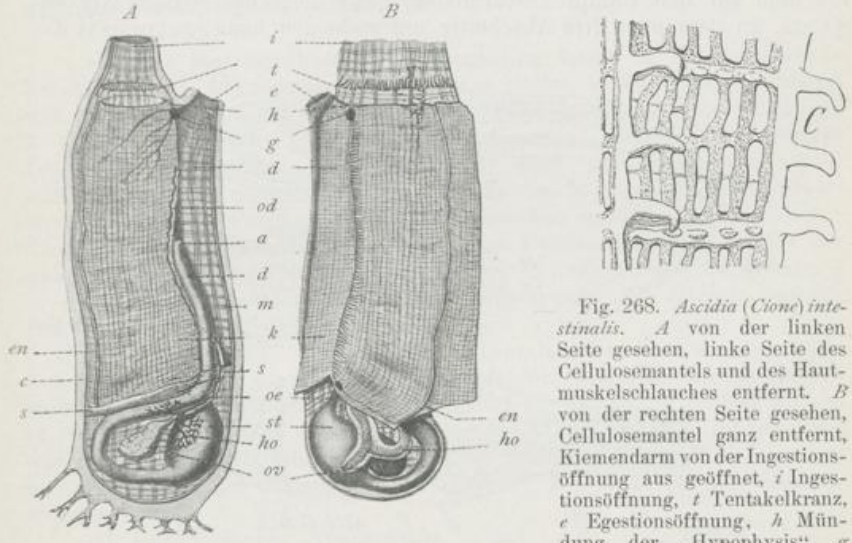


Fig. 268. *Ascidia* (*Cione*) *intestinalis*. *A* von der linken Seite gesehen, linke Seite des Cellulosemantels und des Hautmuskelschlauches entfernt. *B* von der rechten Seite gesehen, Cellulosemantel ganz entfernt, Kiemendarm von der Ingestionsöffnung aus geöffnet, *i* Ingestionsöffnung, *t* Tentakelkranz, *e* Egestionsöffnung, *h* Mündung der „Hypophysis", *g* Ganglion, *cl* Kloake (Perithoracalraum), *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, *h* Herz mit Pericard, *en* Endostyl, oben an dem Flimmerbogen endend, *c* Cellulosemantel, am unteren Ende mit Haftfäden, *C* ein Stück des Kiemennetzes, stärker vergrößert, um die Kiemenspalten zu zeigen.

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 besonderen Leibeshöhle (Epicardialraum der Autoren) eingeschlossen sein, welche durch eine zarte Scheidewand von dem Perithoracalraum getrennt wird, durch paarige Öffnungen aber mit dem Kiemendarm kommuniziert (Fig. 268 *A*, *s*).

In der Leibeshöhle, welche bei Ascidien mit verkürzter, gedrungener Körpergestalt 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 Darmabschnitt mittelst der bei *Appendicularien* genannten 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 Excretionsorgane, zahlreiche geschlossene, mit Excreten 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 röhrige Nervensystem, an dem man drei Abschnitte unterscheiden kann: zuvorderst das

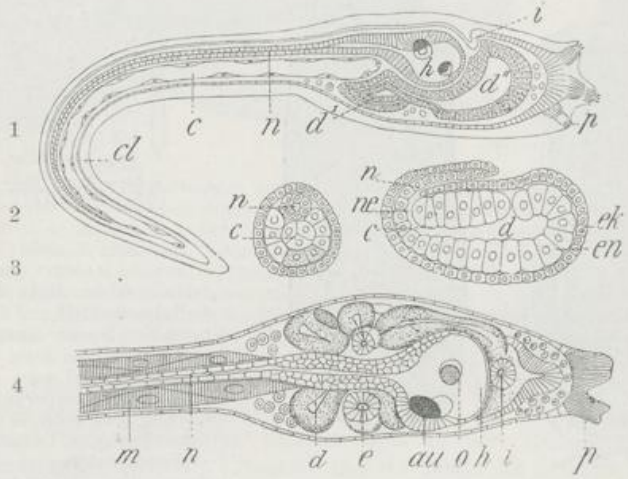


Fig. 269. Ascidienentwicklung (nach Kupffer und Kowalewski). 1 eben ausgeschlüpfte Larve, 2 Querschnitt durch den Schwanz einer etwas jüngeren Larve, 3 ein erheblich früheres Entwicklungsstadium: Bildung der Chorda und des Nervensystems, 4 vorderes Ende einer Larve kurz vor dem Festsetzen. (1 *Phallusia mentula*, 2—4 *Phallusia mammillata*.) *c* Chorda, *cl* Cellulosemantel, *n* Neuralrohr, *h* Anschwellung desselben: Hirn mit Auge (*au*) und Gehörorgan (*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.

bläschenförmige Hirn (Archencephalon), in dessen Wandungen ein primitives Auge und eine Art Gehörorgan eingebettet sind, weiterhin eine verjüngte Partie, (Metencephalon) schließlich ein in den Schwanz eintretendes Rückenmarksrohr. In der Achse des Schwanzes liegt ein festes Stützorgan, die Chorda dorsalis, welche sich eine kurze Strecke weit in den Rumpf zwischen Darm und Nervenrohr 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 Rückenmarksrohres 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 Cellulosemantels. 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 Wurzelausläufer, 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 Cellulosemantel eingebettet, ansehnliche Krusten auf Steinen, 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).

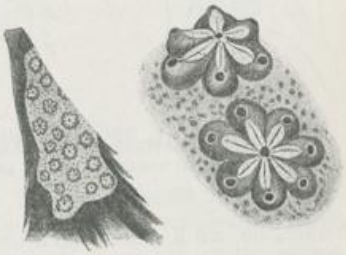


Fig. 270. *Botryllus violaceus* (nach Carpenter). Links eine kleine, aus 19 Individuengruppen bestehende Kolonie. Rechts zwei Individuengruppen, stärker vergrößert.

III. Unterordnung. *Pyrosomen* sind freischwimmende, pelagische *Synascidien.* Die walzenförmige Kolonie umschließt eine nach abwärts mündende Centralkloake; 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 beiden Enden geöffneten Tonne vergleichen, deren Wandung nach außen vom Cellulosemantel, nach innen vom Hautmuskelschlauch gebildet wird (Fig. 271). Die Muskeln sind sämtlich circulär und bilden 6—8 nicht immer vollkommen geschlossene Ringe, die wie Reifen den Innenraum umgürten. Indem ihre Contractionen das durch die Ingestionsöffnung einströmende Wasser durch die Egestionsöffnung austreiben, schwimmen die Tiere mit der Ingestionsöffnung durch Rückstoß 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 Kiemenbalken 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 in Zusammenhang mit einem hufeisenförmigen Ocellus.

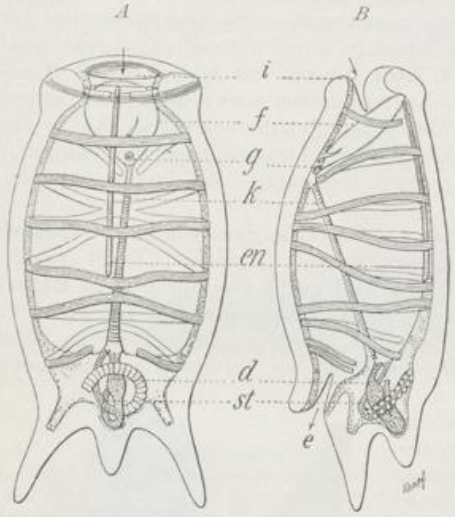


Fig. 271. *Salpa democratica* mit Knospenzapfen (*S. mucronata*), *A* in ventraler, *B* in seitlicher Ansicht.

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 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 werden geschlechtsreif; jedes Tier einer Kolonie produziert nur ein Ei, die Anlage der solitären Salpe.

Fig. 272. Fig. 273.

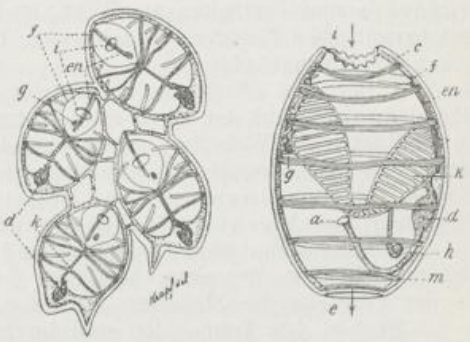


Fig. 272. *Salpa mucronata*, Teil einer jungen, noch nicht lange abgelösten Kette.

Fig. 273. *Doliolum denticulatum*. *i* Ingestionsöffnung, *f* Flimmerbögen, *g* Ganglion mit hufeisenförmigem Auge und davor gelegenem Tentakel und Hypophysengrube, *k* Kieme, *en* Endostyl, *d* Darm, *st* Stolo prolifer, *e* Egestionsöffnung, *a* After, *h* Hoden, *m* Muskelreifen, *c* Cellulosemantel. Die Pfeile deuten die Richtung der Wasserströmung beim Schwimmen an; die Richtung des schwimmenden Tieres ist entgegengesetzt.

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 Centralnervensystem.

2. Die Fortpflanzung ist vorwiegend geschlechtlich, doch kommt auch Pädogenesis 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 zumeist eine stets in Mollusken (1. Wohntier) schmarotzende Amme (Sporocystis); aus deren sich parthenogenetisch entwickelnden Eiern entsteht 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), *Distomum haematobium* 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*, *Bothriocephalus 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 **Chäto-**

gnathen 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 Excretionsgefäßen, deutlichen Seitenlinien, röhrigem Geschlechtsapparat.

21. Die wichtigsten Arten sind die im Dünndarm, resp. Dickdarm des Menschen lebenden *Ascaris lumbricoides* und *Oxyuris vermicularis*, das im Darm 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 schachti* 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 Strickleiternervensystem.

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 *Oligochaeten*, zahlreich und von besonderen Parapodien getragen bei den meist gonochoristischen *Polychaeten*.

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 Saugnäpfen 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 längs gestellte, 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 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 Schale, 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 Scheidewände 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 Cellulose bestehende Tunica; weiter ist konstant, daß der Vorderdarm zum Kiemensack geworden ist, daß derselbe den Endostyl enthält, daß sich ein ventrales Herz mit wechselnder Contractionsrichtung vorfindet.

36. Die Tunicaten sind durch zwei weitere 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 neurentericus mit dem Darm zusammenhängt, rein dorsal liegt und aus Hirn und Rückenmark besteht.

IV. Stamm.

Echinodermen, Stachelhäuter.

Radiale Symmetrie.

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 die vielen 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* und *Seesternen* nach abwärts gewandten, ventralen Pol durch die Mundöffnung, an dem andern Ende häufig durch den After charakterisiert.

Hautskelett.

Den Tieren verleiht die Beschaffenheit ihrer Haut ein charakteristisches Äußere. Unter dem meist 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 den *Holothurien*, schwindet aber auch dann nur selten ganz (*Pelagothurien*), gewöhnlich erhält es sich in Resten, den Kalkankern und Kalkrädchen. Eigentümliche Anhänge der Haut, welche jedoch nicht überall 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 interradiale „Oralia".

Ambulacralgefäße.

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 Leucocyten liefern. Vom Ringkanal strahlen ferner 5 Ambulacralgefäße aus, um links und rechts Seitenäste abzugeben, welche über die Körperoberfläche hervortreten und die Ambulacralfüßchen darstellen, die

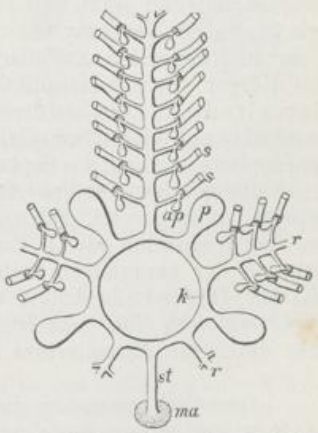


Fig. 274. Schema des Ambulacralgefäßsystems eines Seesterns, *ma* Madreporenplatte, *st* Steinkanal, *k* Ringkanal, *p* Polische Blasen, *r* Ambulacralgefäße, *s* Füßchen, *ap* Ambulacralampullen.

höchst merkwürdigen Fortbewegungsorgane der *Echinodermen*. Jedes Füßchen ist ein Schlauch mit musculösen Wandungen, welcher durch Einpumpen von Wasser prall gefüllt und in die Länge gedehnt, andererseits durch Contraction 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 dann 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 *Holothurien* sind mancherorts die Füßchen ohne Saugscheibe und zu Tentakeln oder Kiemen umgebildet. Gewöhnlich endigt jedes Ambulacralgefäß mit einem unpaaren Tentakel, welcher als Geruchsorgan functionieren soll.

Die Anordnung des Ambulacralgefäßsystems bestimmt die Anordnung der übrigen Organe. Neben dem Steinkanal kann ein früher mit Unrecht „Herz“ genanntes schlauchförmiges Organ verlaufen, welches jetzt als lymphoide Drüse oder auch als eine Anhäufung excretorisch 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 weitere am Darm hinziehende Gefäße gesellen. Umhüllt ist das Blutgefäßsystem von den perihaemalen Räumen, das „Herz“ vom Axialsinus, welcher bei Seeigeln dicht unter der Madreporenplatte in eine Ampulle übergeht, eine erweiterte Partie des Steinkanals (vergl. Fig. 276*a*). Auch das Nervensystem beginnt mit einem perioralen, häufig noch im Ectoderm lagernden Nervenring und setzt sich in 5 Ambulacralnerven fort. Außerdem kann ein „apicales“ Nervensystem vorhanden sein. Die 5 vom Centrum 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 interradial mündet dagegen der Steinkanal mit der Madreporenplatte und liegt das Septalorgan („Herz“). Ebenfalls interambulacral sind die nur bei wenigen Arten hermaphroditen Geschlechtsorgane angebracht, vorausgesetzt, daß nicht eine teilweise Rückbildung eingetreten ist; es sind 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 noch eine ganz hervorragende Rolle spielt, findet sich außerdem der durch ein Mesenterium an der Körperwand aufgehängte Darmkanal.

Ambulacrale und interambulacrale Organe.

Genetisch entstehen die 5 Geschlechtsdrüsen aus einer einheitlichen Anlage, welche zum Septalorgane in Beziehung steht; diese Anlage wandelt sich mit Ausnahme von *Crinoideen* und *Holothurien* in einen perianalen Ring (Rhachis) um, von dem die Geschlechtsdrüsen hervorsprossen. — 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 *Holothurien* 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 *Holothurien*, um die Geschlechtsprodukte in das Wasser zu entleeren, wo ihre Vereinigung (Befruchtung) erfolgt. Auch kommt es vor, daß manche Arten die junge Brut in besonderen Behältern der Körperoberfläche längere Zeit mit sich herumtragen.

Entwicklung.

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 Larven sind einerseits bedingt durch die Art der Ausbuchtungen der Wimperschnur, andererseits dadurch, daß dieselbe in zwei oder mehrere sich von neuem schließende Stücke zerlegt wird (Fig. 275 *V*).

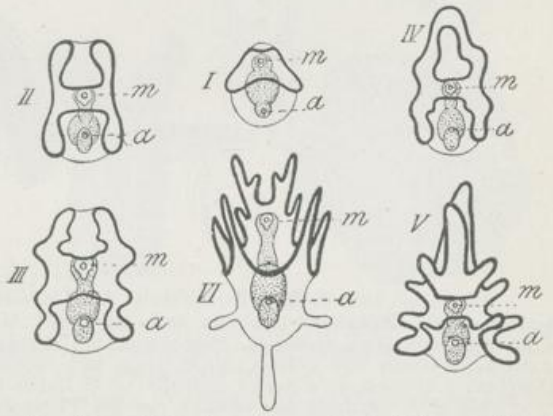
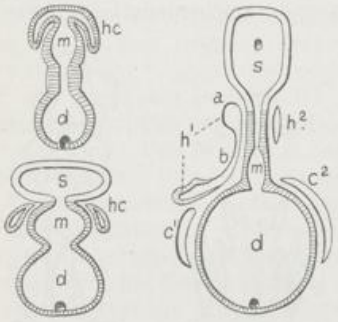


Fig. 275. Echinodermenlarven (nach Johannes Müller). *m* Mund, *a* After. *I* gemeinsame Ausgangsform aller Larven. *II*, *III* Entwicklungsstadien der Holothurien-Auricularia. *IV*, *V* Entwicklungsstadien der Asteriden-Bipinnaria. *VI* Pluteus eines Spatangiden. Die schwarze Linie bezeichnet den Verlauf der Wimperschnur.

Die Umwandlung der bilateralen Larve in das radial gebaute Echinoderm ist sehr kompliziert; sie wird frühzeitig vorbereitet durch Ausstülpungen des Darms, welche sich in sehr verschiedener Weise in den einzelnen Abteilungen abschnüren und die Anlagen der Leibeshöhle und des Ambulacralgefäßsystems liefern (Fig. 276). Das eine Extrem dieser verschiedenartigen Entwicklungweisen ist gegeben (*Cribrella*, ein Seestern), wenn der Urdarm 2 Paar Säckchen abschnürt, ein vorderes und ein hinteres Paar; vom vorderen Paar wird das rechtsseitige Säckchen rudimentär, das linksseitige dagegen liefert die Anlage des Ambulacralsystems, das Hydrocöl, indem es sich mittelst eines dorsalen Porus nach außen öffnet, wodurch der Steinkanal samt seiner Ampulle gebildet wird. Die

Säckchen des hinteren Paares sind die Anlagen des Cöloms. Das andere Extrem ist gegeben, wenn vom Grund des Urdarms eine einheitliche, sich in eine linke und rechte Blase sondernde „Vasoperitonealblase", (*Echinus*) oder gleich zu Anfang zwei Vasoperitonealblasen abgeschnürt werden, von denen eine jede sich in eine vordere (Hydrocöl-) und hintere (Cölom-) Anlage teilt. Diese vier Anlagen entwickeln sich dann in der oben beschriebenen Weise weiter. Das linke Hydrocöl 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 hertreiben, entstehen bei den *See-* und *Schlangensternen*, welche die Verhältnisse am klarsten erläutern, die Arme als Auswüchse, welche an Knospen erinnern (Fig. 277).

Fig. 276. Fig. 277.



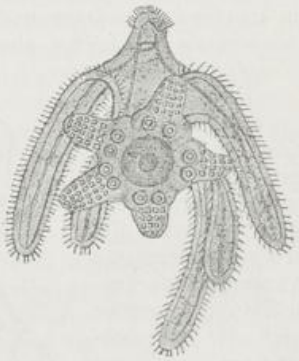


Fig. 276. Drei Stadien der Bildung der Leibeshöhle und des Wassergefäßsystems einer *Echinuslarve* (Schema nach Bury und Mac Bride). Bezeichnungen: *d* Enddarm mit After, *m* Magen, Stomodaeum mit Mund; *hc* einheitliche Anlage des Ambulacralsystems und Cöloms, h^1, h^2 linkes und rechtes (rudimentäres) Hydrocölsäckchen, *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).

— Systematik. Schon bei einer oberflächlichen Betrachtung kommt man dazu, die Echinodermen in 4 Klassen zu teilen, die *Asteroideen, Crinoideen (Pelmatozoen), Echinoideen* 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 ursprünglichen 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 centrale Körperscheibe und die von ihr in der Regel in Fünfzahl 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 sie 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 Centrum angebrachte Mundöffnung und die von dieser beginnenden, bis in die Armspitzen reichenden 5 Ambulacralfurchen; dorsal dagegen lagert nahezu im Centrum der After (sofern er nicht rückgebildet ist), excentrisch in einem der Interambulacra die Madreporenplatte (Fig. 280*a*). (Bei vielarmigen Seesternen können 2—16 Interradien mit Madreporenplatten ausgerüstet sein.)

Fig. 278. Fig. 279. Fig. 280.

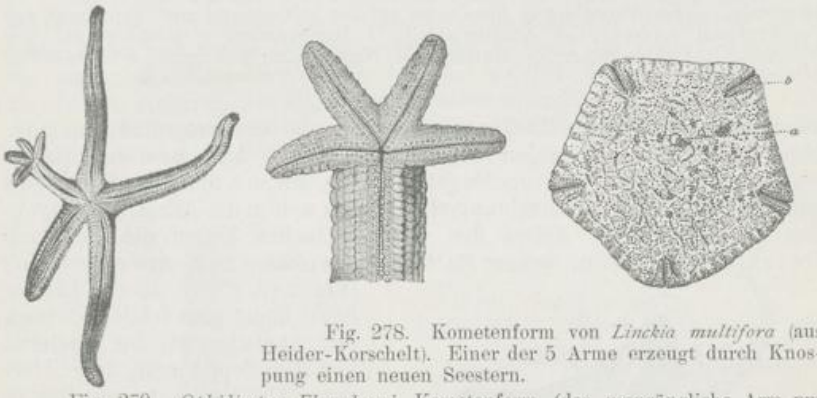


Fig. 278. Kometenform von *Linckia multifora* (aus Heider-Korschelt). Einer der 5 Arme erzeugt durch Knospung einen neuen Seestern.

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 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 zusammengefügtes 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

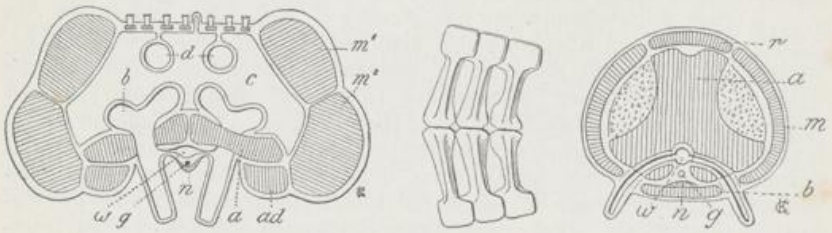


Fig. 281. Links Querschnitt durch den Arm von *Astropecten aurantiacus*, in der Mitte drei aus je zwei Ambulacralien bestehende Wirbel desselben Tieres, von oben gesehen, rechts Querschnitt durch den Arm von *Ophiothrix fragilis*. *m* (m^1 m^2) Marginalia, *a* Ambulacralia (bei *Astropecten* auf der linken Seite zum Teil durch den Füßchenkanal verdeckt), *ad* Adambulacralia, *b* Bauchplatten, *r* Rückenplatten der Ophiuren; *n* Ambulacralnerv, *g* Blutgefäß, *w* Wassergefäß; *b* Ampulle, *c* Leibeshöhle, *d* Darmblindsäcke.

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.

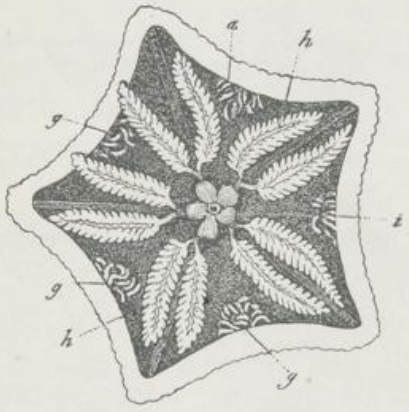


Fig. 282. *Asteriscus verruculatus*, vom Rücken aus geöffnet (nach Gegenbaur), *h* Leberblindschläuche, *i* rosettenförmiger Magen mit After, *g* Geschlechtsdrüsen.

Am Grund der Ambulacralfurche zwischen den Füßchen findet man die 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 über-

treten, 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.

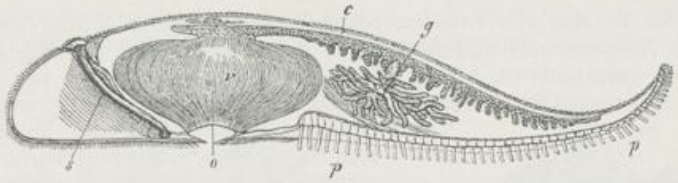


Fig. 283. Ein durch ein Ambulacrum und das entgegengesetzte Interambulacrum von *Solaster endeca* geführter Radialschnitt. *s* Steinkanal mit Madreporenplatte, daneben das Septalorgan („Herz"), *o* Mund, *v* Magen, *c* Leberschlauch, *g* Geschlechtsdrüsen, *p* Füßchen.

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.

Fig. 284. Fig. 285.

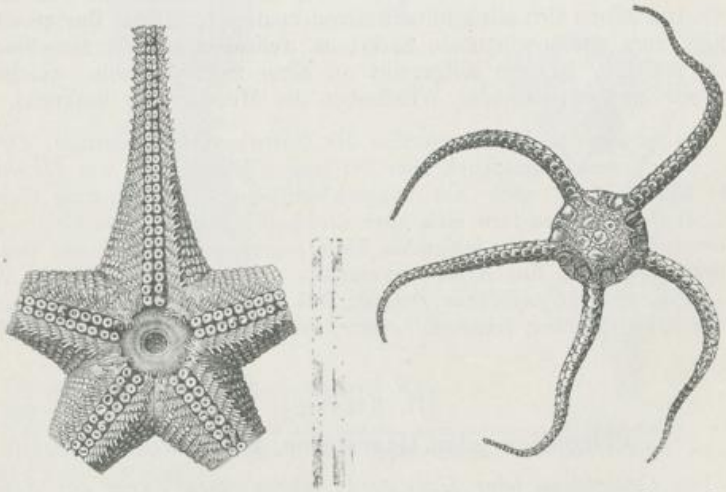


Fig. 284. *Pythonaster Murrayi* (nach Sladen), in ventraler Ansicht. *f* die von der Mundöffnung ausstrahlenden Ambulacralfurchen mit den Füßchenreihen. (Die Arme sind nur zum Teil dargestellt).

Fig. 285. *Ophioglypha bullata*, vom Rücken gesehen (nach Wyville Thomson).

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 pentago-

nalen Mundscheibe findet sich bei *Pentacerontiden*: *Culcita 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 verästeltelten 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* (aus Ludwig.)

Bei manchen Schlangensternen 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 Centralkanal 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 sog. *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).

Fig. 287.

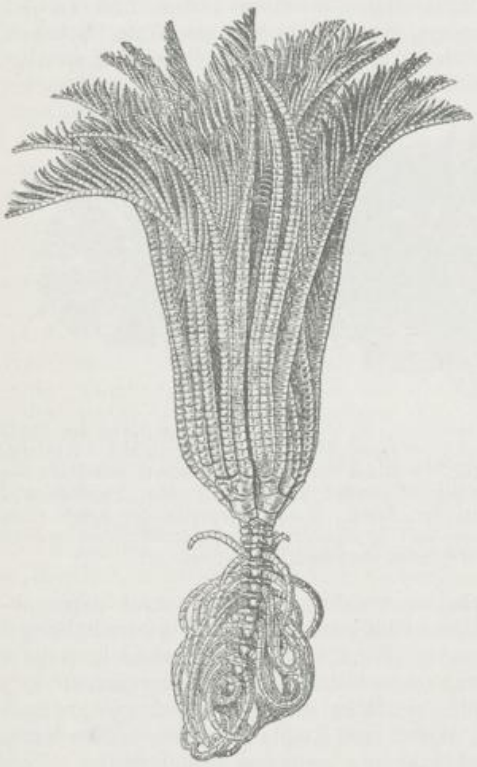


Fig. 288.



Fig. 289.

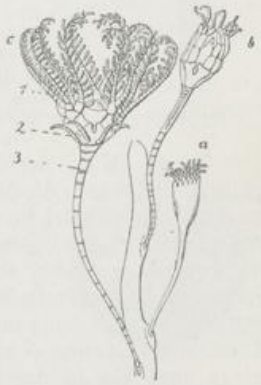


Fig. 287. *Pentacrinus maclearanus* (nach Wyville Thomson).
Fig. 288. Ausgebildetes Tier von *Antedon macronema* (nach Carpenter).
Fig. 289. *a*, *b*, *c* verschieden alte Pentacrinusstadien von *Antedon rosacea*. 1 Arme, 2 Cirren, 3 Stiel.

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, 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 zehn 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 Platzen frei werden.

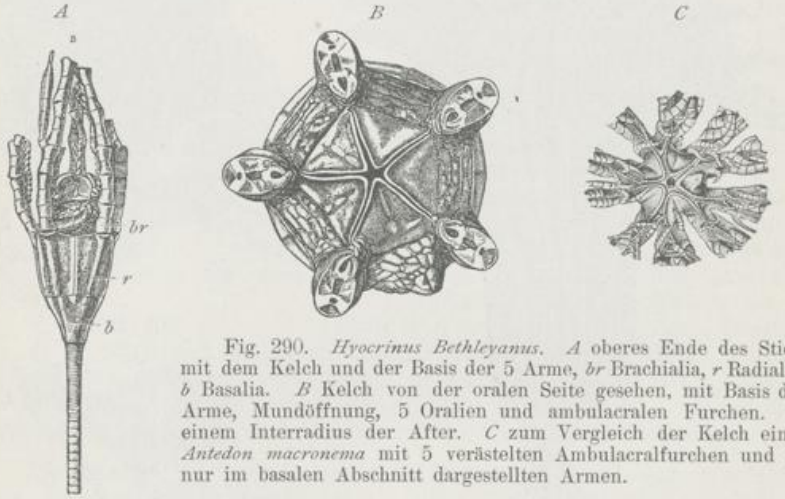


Fig. 290. *Hyocrinus Bethleyanus*. *A* oberes Ende des Stiels mit dem Kelch und der Basis der 5 Arme, *br* Brachialia, *r* Radialia, *b* Basalia. *B* Kelch von der oralen Seite gesehen, mit Basis der Arme, Mundöffnung, 5 Oralien und ambulacralen Furchen. In einem Interradius der After. *C* zum Vergleich der Kelch einer *Antedon macronema* mit 5 verästelten Ambulacralfurchen und 10 nur im basalen Abschnitt dargestellten Armen.

In der Mitte der Mundscheibe, welche den Kelch nach oben abschließt, findet sich die Mundöffnung häufig umstellt von 5 interradial angebrachten Skelettstücken, den Oralia (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 der centralen 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 10armigen 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 Ambulacralfurche und treten sogar auf die Pinnulae über. Unterschiede zu den Seesternen sind darin gegeben, daß die Saugfüßchen, welche bei der sitzenden Lebensweise wertlos sein würden, keine Ampullen besitzen und die Form zarter zum Tasten dienender 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 Röhrchen eingeleitet wird. Endlich ist auch das ambulacrale Nervensystem schwach entwickelt; es wird sogar von manchen Forschern ganz in Abrede gestellt. Dagegen ist das enterocöle Nervensystem auffallend stark; es bildet ein antiambulacrales Centralorgan, Faserstränge, die in der Achse der Radialia und Brachialia verlaufen und sich im Centrodorsale zu einem komplizierten Geflecht vereinigen. Im Centrodorsale beginnt auch ein rätselhaftes in der Kelchachse nach der Mundscheibe aufsteigendes drüsiges Organ, das „Dorsalorgan", welches früher mit dem „Herzen" der *Asteroideen* verglichen wurde; 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, dessen Hohlräume sich in den Stiel und die Cirren verlängern.

Die *Crinoideen* — vielfach im Gegensatz zu den Blastoideen und Cystideen 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.

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 kugeliger Körper wird von zahlreichen polygonalen Platten gebildet, welche häufig durch die Porenrauten ausgezeichnet sind. Stiel- und Armapparat sind rudimentär und können ganz fehlen. *Echinosphaerites aurantium* His (Fig. 291). Gewisse früher zu den *Cystoideen* gerechnete Formen, die *Pleurocystiden*, *Aristocystiden*, *Paläocystiden*, werden neuerdings unter dem Namen *Amphorideen* zusammengefaßt und als Urahnen der Echinodermen gedeutet. — 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).



Fig. 291. *Echinosphaerites aurantium* (aus Zittel).

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 getäfelten, 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 sind 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 2 Reihen in einem engeren Zusammenhang stehen. Fünf Doppelreihen heißen nach ihrer Lage in den Radien erster Ordnung die Ambulacren, die dazwischen gelegenen fünf übrigen die Interambulacren. Beiderlei Platten, die ambulacren, wie die interambulacren, 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 Interambulacren unterscheiden sich die Ambulacren 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 je nach der Zahl der Füßchen entweder



Fig. 292. *Pentremites florealis* (aus Zittel). *a* in seitlicher, *b* in oraler, *c* in aboraler Ansicht.

Fig. 293. Fig. 294.

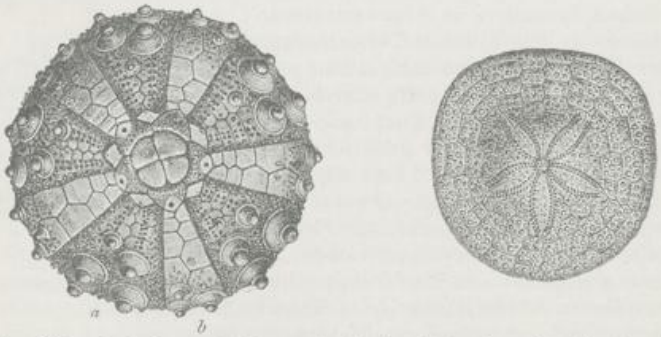


Fig. 293. *Coelopleurus floridanus* (nach Agassiz), seiner Stacheln beraubt, vom aboralen Pol betrachtet. *a* Ambulacra mit den Ocellarplatten, *b* Interambulacra mit den Genitalplatten endend, im Centrum das aus 4 Platten bestehende Periproct.

Fig. 294. *Clypeaster subdepressus* vom Rücken gesehen, um die petaloiden Enden der Ambulacra zu zeigen (nach Agassiz).

ein oder mehrere Paare von Ambulacralporen. Diese für die meisten *Seeigel* charakteristische paarige Gruppierung der Poren hängt damit zusammen, daß die Verbindungen durch doppelte Kanäle hergestellt werden (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 locomotorische 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 (Petala) 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.

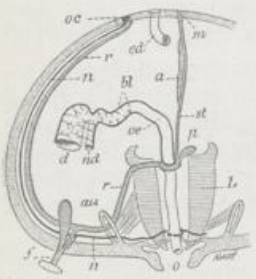


Fig. 296.

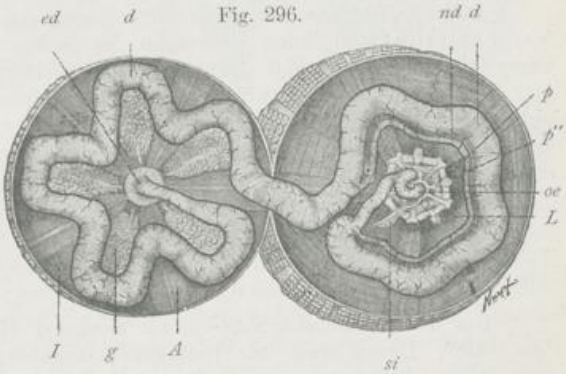


Fig. 295. Schema eines Längsschnittes durch einen Seeigel.

Fig. 296. Seeigel, im Äquator aufgeschnitten. *A* Ambulacrum, *I* Interambulacrum. *L* Laterne des 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* Wassergefäßring mit Ausstülpungen, *p''* Ausstülpungen der Laternenmembran (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 „Radialia“ der allgemeinen Echinodermen-Anatomie) heißen Ocellarplatten, weil sie oft kleine, früher als Augen gedeutete Pigmentflecke besitzen. Sie sind von den Enden des Ambulacralgefäßes und des Ambulacralnerven durchbohrt, welch 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).

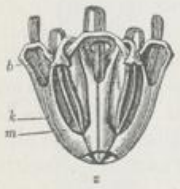


Fig. 297. Kauapparat (Laterne des Aristoteles) von *Strongylocentrotus lividus*. *b* Bügelstücke, *k* Kiefer, *z* Zähne, *m* Insertion der Muskeln (nach Schmarda).

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 Nerven, welche im Umkreis der Mundöffnung untereinander durch den Nervenring vereint 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 *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 *Clypeastriden*. 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 Ausstrahlungcentrum der functionierenden Füßchenreihen bleibt, so müssen 3 von diesen, die nach vorn gewandt sind, immer kleiner werden, die 2 nach rückwärts gewandten, welche das After-Interambulacrum begrenzen, müssen sich dagegen verlängern; diese dienen hauptsächlich zur Fortbewegung; man sagt daher, daß die irregulären Seeigel auf dem Bivium kriechen.

Fig. 298. Fig. 299.

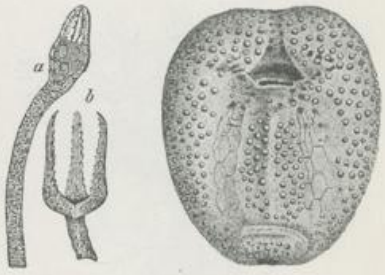


Fig. 298. Pedicellarien. *a* geschlossen, *b* geöffnet.

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 circulären 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 Körper-

wand wird zur Bauchfläche; er unterscheidet sich vom Rücken 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 locomotorischen 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.

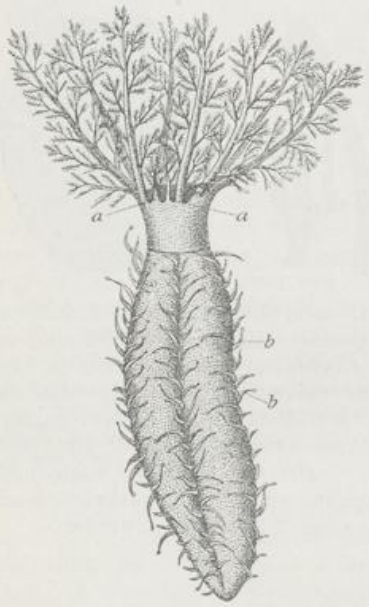


Fig. 300. *Cucumaria Planci* (aus Ludwig), von der Bauchseite gesehen, *b* Füßchen des Triviums, *a* verästelte Tentakeln.

Der Anfangsdarm wird meist von 5 radialen und 5 interradialen 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 sehr 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 *Holothurien*. 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 Wasserlungen 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 *Holothurien Entocolax* und *Enteroxenus*. Eine parasitische Muschel, *Entovalva mirabilis* Völtzk., lebt im Ösophagus einer *Synapta*.

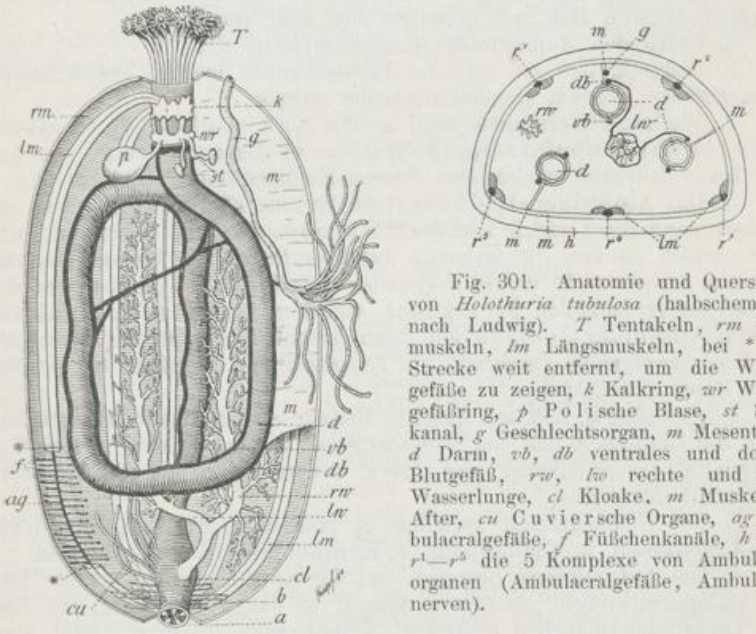


Fig. 301. Anatomie und Querschnitt von *Holothuria tubulosa* (halbschematisch nach Ludwig). *T* Tentakeln, *rm* Ringmuskeln, *lm* Längsmuskeln, bei * eine Strecke weit entfernt, um die Wassergefäße zu zeigen, *k* Kalkring, *wr* Wassergefäßring, *p* Polische Blase, *st* Steinkanal, *g* Geschlechtsorgan, *m* Mesenterien, *d* Darm, *vb*, *db* ventrales und dorsales Blutgefäß, *rw*, *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 *Holothurien*, 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 Tiefseeholothurien, die mit Hörbläschen 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 vom Wassergefäßsystem nur die Tentakeln bewahrt und sind meist hermaphrodit. Die *Molpadiden* besitzen die Wasserlungen (*Molpadia australis* Semp.), die *Synaptiden* (*Synapta digitata* J. Muell.) haben auch diese verloren; sie besitzen Hörbläschen. Pelagisch leben die *Pelagothuriden*, bei denen das vordere Ende zu einer in tentakelartige Fortsätze ausgezogenenen 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 bilateralsymmetrischen 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 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 Ambulacralfurche ist 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 Centrum des Periprocts und die Mundöffnung im Centrum 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 meist 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.

Kopf, Mantel, Fuß, Schale, Kieme.

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 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 Eingeweidesack und Fuß ausbreiten; die *Tintenfische* (Fig. 302) und *Schnecken* (Fig. 303) dagegen haben eine unpaare Falte, welche von einer nahezu central 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 Function 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 (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.

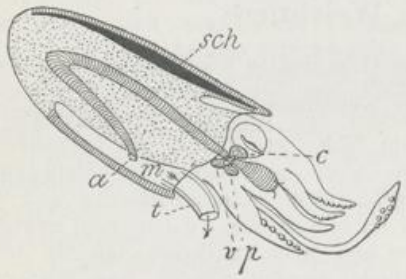


Fig. 302.

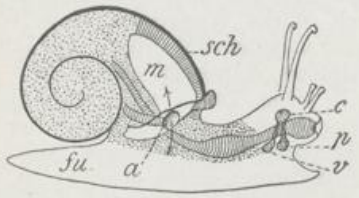


Fig. 303.

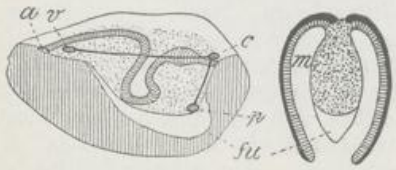


Fig. 304.

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. 343). Bei manchen wasseratmenden Mollusken fehlen die Ctenidien. Dann wird dem Atembedürfnis anderweitig genügt, entweder durch diffuse Hautatmung oder durch accessorische Kiemen, welche sich von den Ctenidien durch abweichende Structur 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 Cylinderepithel, das häufig Flimmern trägt und von riesigen einzelligen Schleimdrüsen (Fig. 28, S. 64) durchsetzt sein kann. Diese bedingen die weiche, schlüpfrige Beschaffenheit der Haut, die den Namen „Mollusca", Weichtiere, veranlaßt hat; sie sind am Mantelrand besonders reichlich.

Nervensystem. Sinnesorgane.

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 Cerebrovisceralcommissuren (in der Neuzeit meist Connective genannt) zusammen. Je nachdem diese Commissuren lang ausgezogen oder stark verkürzt sind, sind die Ganglienknötchen 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 Commissur 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 Commissur über dem After untereinander verbunden. Durch Konzentration

der Ganglienzellen nach dem einen Ende differenzieren sich die Pedalstränge zu den Pedalganglien und den Cerebropedalconnectiven. Die Pleurovisceralstränge liefern dagegen zunächst 3 Ganglienpaare, außer dem terminalen, unter dem Darm gelegenen Visceralganglion im engeren Sinne noch die in das Cerebrovisceral-Connectiv eingefügten Pleural- und Parietalganglien (Fig. 305 *A*). Das Pleuralganglion ist mit dem Pedalganglion durch ein Connectiv 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 heran (*B*), oder beide Ganglien verschmelzen mit dem Visceralganglion. Im letzteren Fall (*Pulmonaten*, *Cephalopoden*) ist das vergrößerte Visceralganglion mit dem Pedalganglion durch ein Connectiv (Pleuro-Pedalconnectiv) verbunden, das im ersteren Falle (*Lamellibranchier*, *Scaphopoden*) zu fehlen scheint, weil es mit dem Cerebro-Pedalconnectiv verschmolzen ist. — Obwohl das Hörbläschen seine Nerven vom Pedalganglion zu empfangen scheint, so ist das Centrum der Innervation doch im Cerebralganglion gegeben; seine Verbindung mit der Haut durch einen Kanal bei *Nuculiden* (Lamellibranchiern) erklärt sich aus seiner ectodermalen Entstehung. Der Kanal ist auch bei *Cephalopoden* vorhanden, aber blind geschlossen. — Die Augen, im Gegensatz zu accessorischen, 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.

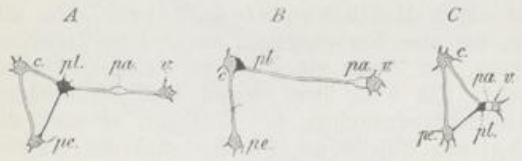


Fig. 305. Verschiedene Formen des Nervensystems bei Mollusken. *A* Mehrzahl der *Cephalophoren*, *B Lamellibranchier*, *C Cephalopoden* und *Pulmonaten*; *c* Hirnganglion, *pl* Pleural-, *pa* Parietal-, *v* Visceral-, *pe* Pedalganglion.

Blutgefäßsystem.

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 stets unpaar, die Vorkammer dagegen paarig, solange die Kiemen, von denen aus das Blut dem Herzen zuströmt, paarig sind, während bei unpaarer 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.

Niere, Leibeshöhle, Geschlechtsorgane.

Das Molluskenherz ist in einem geräumigen Herzbeutel eingeschlossen, welcher fast ausnahmslos durch einen flimmernden Kanal, die Nierenspritze, 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 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. Wichtig würde es für die Begründung dieser Ansicht sein, wenn es sich bestätigen sollte, was allerdings bestritten wird, daß sich bei *Paludina vivipara* die Leibeshöhle (Enterocöl) durch Divertikelbildung des Darmes anlegt. — 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 Glycogen aufstapelt, sondern auch ein Cellulose 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.

Fig. 306.

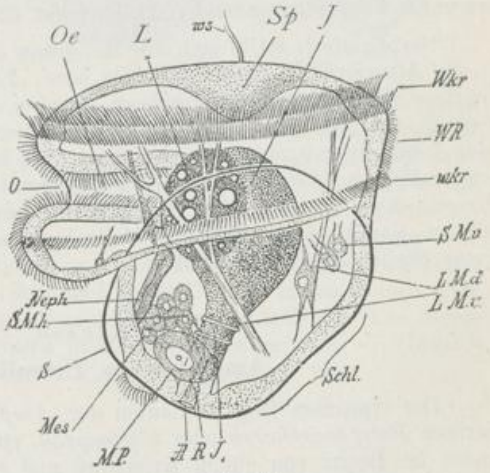


Fig. 306. Veligerlarve (Trochophora) von *Teredo navalis* (aus Hatschek) mit schon gebildeter zweiklappiger Schale (*S*). *Schl* Schloßrand der Schale, *SMv* vorderer, *SMh* hinterer Schließmuskel, *Mes* Mesoderm, *MP* Urzellen des Mesoderms, *L* Leber, *Wkr*, *WR*, *wkr* Wimperkranz, *Sp* Scheitelplatte mit Wimperschopf *ws*, *O* Mund, *A* After, *Oe* Ösophagus, *J* Magen, J^1 Darm, *R* Enddarm, *Neph* Niere, *LMd* und *LMv* Längsmuskeln.

Fig. 307.

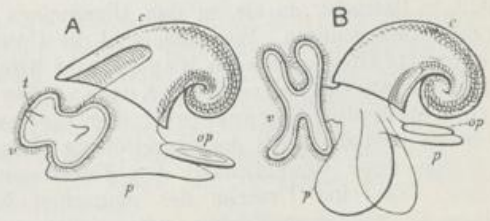


Fig. 307. Veligerstadien: *A* einer Schnecke, *B* eines *Pteropoden* (aus Gegenbaur). *o* Schale, *p* Fuß mit Operculum (*op*), *v* Velum, *t* Tentakeln.

Die Fortpflanzung der Mollusken ist eine ausschließlich geschlechtliche: weder Knospung, noch Teilung, noch Parthenogenesis sind je beobachtet worden. Die Eier werden gewöhnlich in größeren Mengen vereinigt, in Gallerten abgelegt und sind entweder selbst

Entwicklung.

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 functionierendes Protonephridium (Kopfniere); sie dient zur Verbreitung der *Mollusken* und ist für festsitzende oder wenig bewegliche Formen wie die *Muscheln* von großer Bedeutung. Wenn die Metamorphose fehlt (*Cephalopoden, Pulmonaten* etc.), ist das Veligerstadium häufig noch während der Embryonalentwicklung an einem rudimentären, ein präorales Feld umgrenzenden Zellenwulst zu erkennen.

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 *Chitonen* 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 von einem Kriechfuß und einer 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 dachziegelförmig sich deckenden Kalkplatten, die vermöge ihrer Beweglichkeit den Tieren gestatten, sich igelartig einzurollen. Sie sind Ursache des deutschen Namens *„Käferschnecken"*, indem sie über dem Rücken quere Schienen bilden und dadurch an die Gliederung der Insecten erinnern; sie lassen einen von Kalkstacheln bedeckten Randbezirk des Mantels frei, welcher über den jederseits in einer Reihe angeordneten Kiemen links und rechts ein vorspringendes Dach bildet. In die Schalenstücke dringen viele nervenreiche Gewebs-

stränge ein, welche an der Oberfläche mit merkwürdigen Sinnesorganen (Ästheten, 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 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 siculus* L. *Cryptochiton Stelleri* Midd. Schale vom Mantel überwachsen.

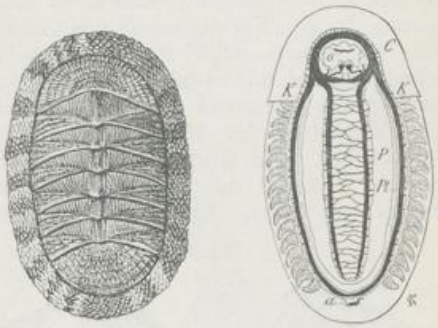


Fig. 308. *Chiton squamosus*, vom Rücken gesehen, links ganzes Tier, rechts ein Tier nach Entfernung der Schale und der Eingeweide. *C* Hirn, *P* Pedalstrang, *Pl* Pleurovisceralstrang des Nervensystems, *K* Kiemen, *o* Mund, *a* After (nach Haller).

Von den *Polyplacophoren* unterscheiden sich erheblich die nach der Beschaffenheit ihres Nervensystems ebenfalls zu den *Amphineuren* gehörigen *Aplacophoren* oder *Solenogastres;* sie leben im Meer, im Sand vergraben, sehen wie Würmer aus, haben keine Schale (bei Larven von *Dondersia* angelegt), sondern 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 bewegen 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 welche der Körper meist vollkommen geborgen werden kann.

Mantel und Schalen.

Die Schalen der Muscheln sind paarig, wie die der *Brachiopoden*, 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 an-

wächst, 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 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

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.

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 dorsal und 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 (*Dimyarier*), seltener ist der vordere rudimentär (*Heteromyarier*) oder ganz geschwunden (*Monomyarier*). Wenn die Adductoren erschlaffen, klaffen die Schalen unter dem Einfluß des elastischen Bandes, was demgemäß bei toten Tieren stets zutrifft.

Die typische Form des Muschelschlosses 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 „Cardinalzähnen" 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 Schlosses 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 gestellte Höckerchen *(taxodont)* 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 Structuren 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

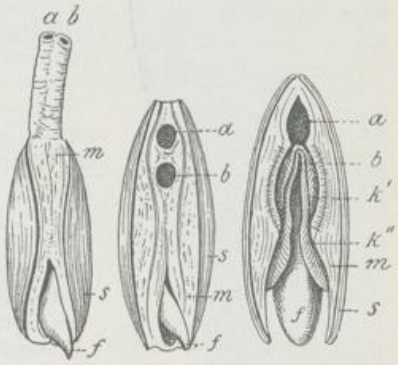


Fig. 313. Fig. 312. Fig. 311.

Fig. 311—313. *Siphonier* und *Asiphonier* von rückwärts gesehen. Fig. 311. *Anodonta cygnea*. Fig. 312. *Isocardia cor*. Fig. 313. *Lutraria elliptica*. *a* Aftersipho, *b* Branchialsipho, *k'* äußeres, *k"* inneres Kiemenblatt, *m* Mantel, *s* Schale, *f* Fuß.

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.

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 Perlmutterschicht unterschieden. Die Prismenschicht hat ihren Namen von kleinen, zur Oberfläche senkrecht gestellten Prismen, die wie die Pflastersteine dicht zusammengefügt sind; die Perlmutterschicht 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 Perlmutterschalen, 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 Perlmuttersubstanz und werden von zahlreichen Schichten derselben umhüllt und abgekapselt. Derartige abnorme Produktion von Perlmuttersubstanz 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*) verursacht werden.

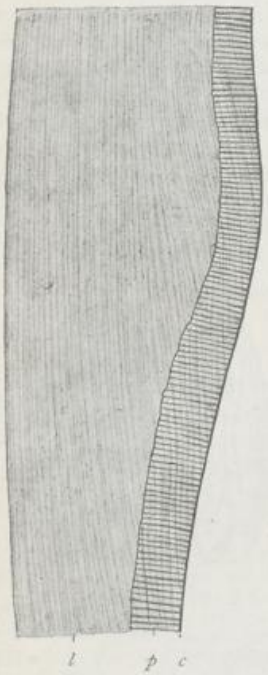


Fig. 314. Schliff durch die Schale von *Anodonta*. *l* Perlmutterschicht, *p* Prismenschicht, *c* Cuticula.

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 Aftersipho ableitet; letztere ist die Atemhöhle, sie erhält durch den Branchialsipho 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.

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 dicht 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 Blattkiemen 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 Blattkiemen 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.

Fuß, Byssusdrüse.

Der vollkommene Einschluß des Körpers in Mantellappen und Schalen hat bei den Muscheln zu einer gänzlichen Rückbildung des Kopfes und seiner Anhänge (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 (*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 Contraction der Fußmuskulatur sowie durch besondere, von der Schale entspringende Retractoren bewirkt. Kann der Fuß durch seine verschiedene Anfüllung mit Blut zur Fortbewegung dienen, so besitzt er bei vielen Muscheln außerdem noch die besondere Bedeutung eines Haftorgans; in ihm liegt dann eine ansehnliche Drüse, welche seidenartige Fäden, den Byssus, zu erzeugen vermag (Fig. 317); ein fingerförmiger Fortsatz des Fußes dient zum Anheften der Fäden, deren anderes Ende mit dem Fuß in Zusammenhang bleibt. Muscheln, welche eine Byssusdrüse besitzen, findet man mittelst eines dicken Bündels von Byssusfäden an Steinen, Pfählen etc. fest verankert.

Im Eingeweideknäuel liegt gewöhnlich am meisten dorsal das ansehnliche, vom Pericard umhüllte Herz: eine Kammer mit einer linken und rechten flügelförmigen 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 Ausführwegen 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

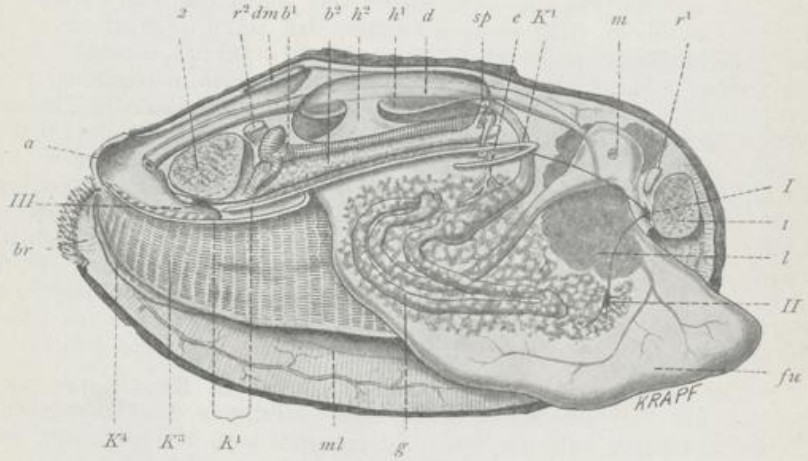


Fig. 315. Bau der *Teichmuschel*. Mantel und Kiemen der rechten Seite abgetragen, Pericard geöffnet, Leber der rechten Seite entfernt gedacht; Eingeweide und Nervensystem etwas schematisch eingezeichnet, *1* vorderer, *2* hinterer Adductor, *I* Cerebral-, *II* Pedal-, *III* Visceralganglion, *a* Aftersipho, *br* Branchialsipho, *dm* dorsaler Mantelschlitz, b^1 oberer, b^2 unterer Schenkel des Bojanusschen Organs, *e* Mündung desselben nach außen, daneben Mündung des Geschlechtsapparats, *sp* Nierenspritze (Kommunikation der Niere mit dem Pericard), *d* Darm, das Herz durchbohrend, h^1 Kammer, h^2 rechte Vorkammer des Herzens, *g* Geschlechtsdrüse, *l* linke Leber, *m* Mündung der rechten Leber in den Magen, *fu* Fuß, *ml* Mantellinie, r^1 vorderer, r^2 hinterer Retractor, K^1 Insertionen der beiden Lamellen des inneren rechten Kiemenblattes, K^3 innere linke, K^4 äußere linke Kieme.

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 Ausführweg ohne weitere Hilfsorgane. — Der Darm beginnt

mit einem kurzen Ösophagus, erweitert sich zu einem ansehnlichen Magen und behält dann nach abermaliger Verengerung bis zum After den gleichen Durchmesser bei; er bildet viele ineinander geschlungene Windungen. Der Endabschnitt tritt merkwürdigerweise von vorn und unten in den Herzbeutel ein, durchbohrt meistens die Herzkammer und mündet dorsal vom hinteren Adductor in die Kloake. Eine paarige voluminöse Leber entleert ihr Secret in den Magen, welcher meist noch einen Blindsack besitzt, in dem eine rätselhafte Ausscheidung, der Kristallstiel, gebildet wird.

Fig. 316.

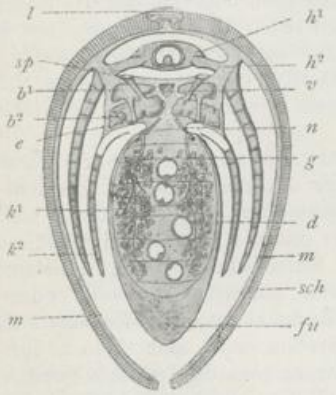


Fig. 317.

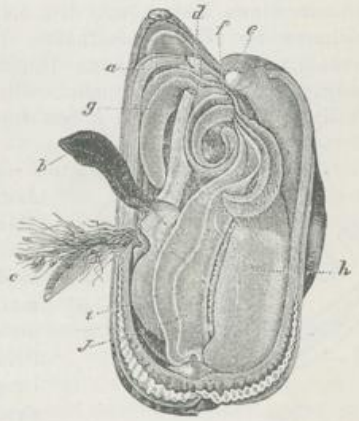


Fig. 316. Die Figur gibt in schematischer Weise 2 auf eine Ebene projicierte Querschnitte durch eine Muschel wieder, der erste Schnitt ist durch die Nierenspritze und den Ureter, der zweite durch die Mitte des Herzens geführt. *l* Schalenband, *sch* Schale, *m* Mantel, b^1 oberer, b^2 unterer Schenkel des Bojanusschen Organs, *sp* Nierenspritze, *c* Mündung der Niere nach außen, daneben die Geschlechtsöffnung, *g* Geschlechtsorgane, h^1 Herzkammer, den Enddarm umschließend, h^2 Vorkammer, *d* Darm, k^1 innere, k^2 äußere Kieme, *n* Cerebrovisceralcommissur, *v* Venensinus, *fu* Fuß.

Fig. 317. *Mytilus edulis* (aus Blanchard). *a* Mantelrand, *b* Spinnfinger des Fußes, *c* Byssus, *d*, *e* Retractoren des Fußes, *f* Mund, *g* Mundlappen, *h* Mantel, *i* innere, *j* äußere Kieme.

Nervensystem. Sinnesorgane.

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 Quercommissur, die dorsal die Mundhöhle umgreift, verbunden und auffallend klein, da 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 Hörbläschen, 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, so sind sie, wie bei den Pectenarten, 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 weiter zu leben.

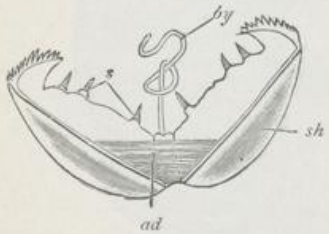


Fig. 318. Glochidium von *Anodonta* (aus Balfour). *by* Byssus, *s* Sinneshaare, *ad* Adductor, *sh* Schale.

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.

I. Ordnung. Protoconchen.

Der primitive Charakter der Protoconchen gibt sich vor allem im Bau der Kiemen zu erkennen, welche entweder Kammkiemen (*Protobranchier*) 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. *Dimyarier* 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 Aus-

nahme der *isodonten Spondyliden* (*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., Mießmuschel (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. *Dreyssena 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 — *Integripalliata* — in anderen Fällen gewaltig, so daß eine deutliche Mantelbucht vorhanden ist — *Sinupalliata*. 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 bayrischen 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. 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.

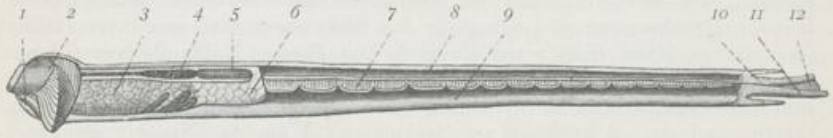


Fig. 319. *Teredo navalis* Schiffsbohrwurm (nach Grobben); Mantelraum bis auf die hintere, die Siphonen abgebende Partie geöffnet. *1* Fuß, *2* Schale, *3* Leber, *4—5* Kammer und Vorkammer des Herzens, *6* Geschlechtsorgane, *7* Kiemen, *8* Kloake, *9* Kiemenraum, *10* Analsipho, *11* Branchialsipho, *12* Paletten an der Basis der Siphonen.

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 accessorische 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 dactylus* L., mit ansehnlichen Resten der Muschelschale und großen accessorischen 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 accessorischen 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 *Gastrochäniden*, 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 durchlöcherte, an eine Gießkannenbrause erinnernde Platte geschlossen (Fig. 320). *Aspergillum vaginiferum* Lam.

Im Anschluß an die Muscheln seien hier noch die **Scaphopoden** erwähnt, auch *Solenoconchen* 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 Stoßzahn eines Elefanten erinnernde röhrige Schale, aus deren breiterer vorderer Mündung ein langer dreilappiger, im Sand bohrender Fuß heraustritt. *Dentalium elephantinum* L. (Fig. 321).

Fig. 320. Fig. 321.

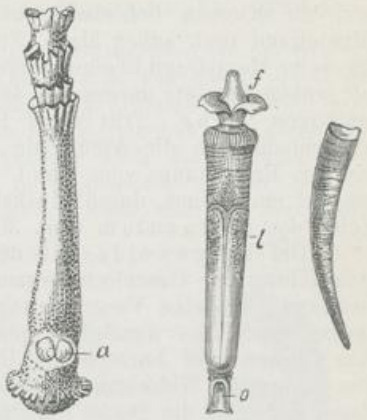


Fig. 320. Röhre von *Aspergillum vaginiferum*, *a* Schale (aus Leunis-Ludwig).

Fig. 321. *Dentalium elephantinum*, links Tier, rechts Schale. *f* Fuß, *l* Lebergegend, *o* hintere Öffnung des Mantelsacks.

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.

Kopf, Fuß, Mantel.

Der Fuß ist in der Regel auf der ventralen Seite zu einer Kriechsohle 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 hinaufrücken. 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 Contraction 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 klafft. 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 Sipho. Tritt unter Rückbildung der Kieme Luftatmung ein, so schließt sich die Atemhöhle zur Lunge, indem die Mantelfalte in einiger Entfernung vom Rand mit dem Rückenintegument verwächst, bis auf ein kleines, durch Muskeln verschließbares Loch auf der rechten Seite, das Spiraculum (Fig. 303).

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 Ursprungstelle 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 spiralig 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 Schneckenschale 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 Gestalt eines chinesischen Hütchens *(Patella)* (Fig. 322) oder einer nur an der Spitze ein wenig spiralig eingerollten, flachen Mütze *(Haliotis)* (Fig. 323). Ist der Eingeweideknäuel lang gestreckt, so wird auch die umhüllende Schale im allgemeinen eine lange, nach dem blinden Ende zu verjüngte Röhre sein. Dieselbe ist selten unregelmäßig gewunden, wie die an Röhrenwürmer erinnernden *Vermetiden* zeigen (Fig. 324); meist ist sie nach Art einer Uhrfeder in einer Ebene oder wendeltreppenartig aufsteigend eingerollt. Im letzteren Falle nimmt die Schale eine mehr oder minder ausgesprochene Kegelgestalt an (Fig. 325), und 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 mit übergehen und ihre

nicht selten prächtige Färbung bedingen. Ist der Mantelrand in eine lange Rinne, den Sipho, 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

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*, Schaleneingang durch das Operculum geschlossen (aus Clessin). Fig. 326. Schale eines *Murex*, geöffnet durch Abschleifen der einen Seite. *C* Columella, *S* Sipho (nach Schmarda).

geeignetes Drehen aus der Schale herauszunehmen; nur in der Gegend der Mündung ist 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 herausbekommen. Er zieht während des Lebens die Schnecke in das Haus zurück, zunächst den vorderen Abschnitt mit dem Kopf, dem dann weiter das hintere Ende, das Metapodium, folgt. Da dabei das Metapodium umgelegt wird, kommt die Sohle desselben einwärts, die Rückenseite nach der Mündung zu liegen. Auf dieser beim zurück-

gezogenen Tier allein noch nach außen schauenden Stelle erzeugen die *Prosobranchier* eine aus organischer Substanz oder aus Kalk bestehende Platte, welche bei eingeschlagenem Metapodium den Schaleneingang 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. 324), 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 rechts gewundene 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. Links gewundene Schalen (Fig. 327) sind bei wenigen Arten konstant vorhanden und finden sich als seltene Ausnahmen auch bei Arten, welche sonst rechts gewundene Schalen besitzen. — Auf einem Schliff unterscheidet man an der Schale meist 2 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. Links gewundene Schale von *Lanistes carinatus* (aus Leunis-Ludwig).

Asymmetrie der Eingeweide.

Bei der inneren Anatomie der Schnecken muß man beachten, 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 Pallialcomplex) 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 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 Cerebrovisceralcommissur.

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. Obwohl die Radula die Zunge bedeckt, wird sie doch nicht vom Zungenepithel gebildet, sondern vom Epithel des Radulasacks (*rs*), einer ventralen, hinter der Zunge liegenden Ausstülpung des Schlundkopfes; von hier aus wächst sie 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 von-

Fig. 328.

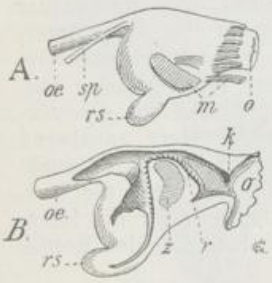


Fig. 329.

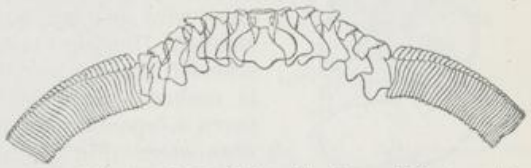


Fig. 328 *A* und *B*. Schlundkopf von *Helix pomatia*. *A* in seitlicher Ansicht. *B* der Länge nach aufgeschnitten. *oe* Ösophagus, *sp* Speichelgang, *rs* Radulasack, *r* Radula, *z* Zungenknorpel, *k* Kiefer, *m* Muskeln, *o* Mundöffnung.

Fig. 329. Eine Querreihe der Radula von *Trochus cinerarius* (nach Schmarda).

einander 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 Eingeweidesacks 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 %) enthaltendes Secret produzieren.

Nervensystem.

Das Nervensystem der *Cephalophoren* unterscheidet sich gewöhnlich dadurch von dem der übrigen Mollusken, daß sich in der Visceralcommissur gewisse, sonst mit Visceral- oder Cerebralganglien verschmolzene Nervenknötchen, die Pleural- und Parietalganglien, gesondert erhalten. Sind die einzelnen Commissuren 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 Cerebrovisceralcommissuren 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. supraintestinale genannt)

nach links, das linke unter dem Darm hindurch (G. subintestinale) nach rechts; die gesamte Cerebrovisceralcommissur 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, daß die Orthoneurie dieser Tiere sich secundär aus der Chiastoneurie entwickelt hat. — Mit der starken Entwicklung des Schlundkopfes hängt die Anwesenheit besonderer Buccalganglien zusammen.

Kieme, Niere, Herz.

Kiemen, 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 Kiemen, 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 Correlation beider Organe wird bei den Schnecken noch nach einer anderen Hinsicht bedeutungsvoll. Man unterscheidet *Opisthobranchier* und *Prosobranchier*, je nachdem die Kiemen 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

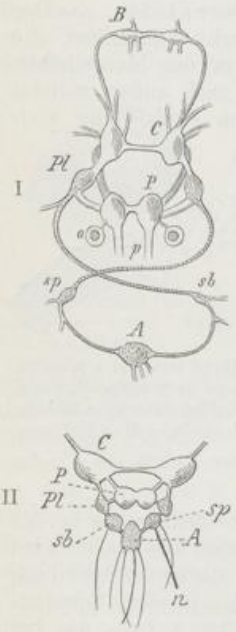


Fig. 330. I Chiastoneures Nervensystem von *Paludina* (nach Ihering aus Gegenbaur). II Orthoneures Nervensystem von *Limnaeus* (nach Lacaze-Duthiers. *C* Cerebralganglien, *P* Pedalganglien, *Pl* Pleuralganglien, *sb* Subintestinalganglien, *sp* Supraintestinalganglien (Parietalganglien), *A* Visceralganglien, *B* Buccalganglien, *o* Gehörbläschen, *n* Geruchsnerv.

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* entwickelt, 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 Kalkconcretionen 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*), anderer- Geschlechtsorgane.

Fig. 331.

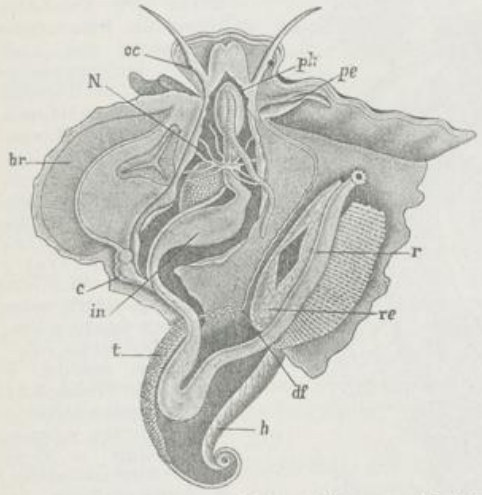


Fig. 332.



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 herausgezogener 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.

seits den höchsten Grad von Hermaphroditismus derart, daß männliche und weibliche Organe fast der ganzen Länge nach zu zwitterigen 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).

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 Peripherie die Wandungen des Kanals durch ansehnliche eingelagerte Drüsen verdickt sind. 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 einer Spermatophore. 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

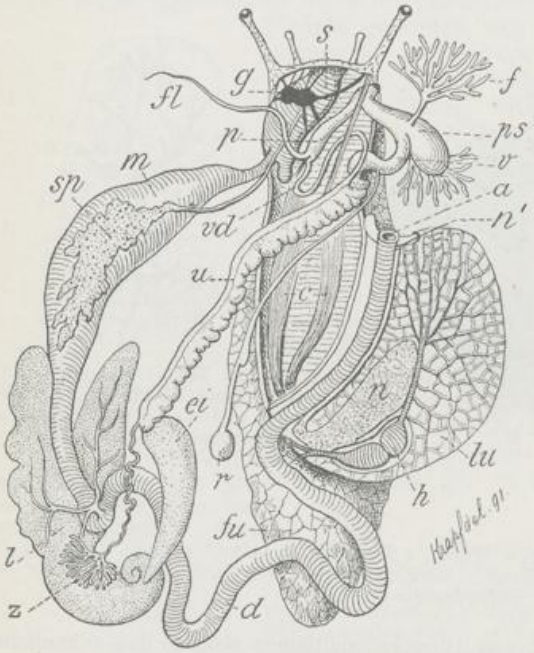


Fig. 333. Anatomie von *Helix pomatia*, die Decke der Atemhöhle ist auf der linken Seite abgetrennt und nach rechts hinübergeschlagen, darauf das Pericard und der Eingeweidesack geöffnet und die Eingeweide auseinandergelegt. Darm: *s* Schlundkopf, *m* Magen, *sp* Speicheldrüse, *l* Leber, *d* Dünndarm, *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 mit *n'* Nierenmündung, *lu* Lungengeflecht, *h* Herzvorkammer, rückwärts davon die Kammer, *g* Cerebralganglien; *c* Columellarmuskeln, *fu* Fuß.

Innern ein aus kohlensaurem 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 mehrere Tage lang dauernde gekreuzte Begattung statt. Bei vielen *Pulmonaten* macht jedoch Protandrie, öfters auch Protogynie wechselseitige Befruchtung unmöglich.

Bei den Landschnecken werden die Eier als große, hartschalige Körper in feuchte Erde vergraben; bei Wasserbewohnern finden sich dagegen Laiche, meist 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.

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. Entwicklung.

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 Orthoneurie 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 oder doch 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 Visceralcommissur 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 accessorische 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 zwitterig sind. Da primitive *Opisthobranchier* (*Actaeon*) chiastoneur sind, ist es wahrscheinlich, daß die Orthoneurie und die übrigen Anklänge an bilaterale Symmetrie aus Chiastoneurie und Asymmetrie entstanden sind.

I. Unterordnung. *Abranchier*. Mantel, Schale und Kammkiemen fehlen; *Elysia viridis* Montg.

II. Unterordnung. *Nudibranchier*. Mantel und Schalen fehlen, die Kammkiemen sind durch accessorische 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 accessorischen 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

Fig. 334. Fig. 335.

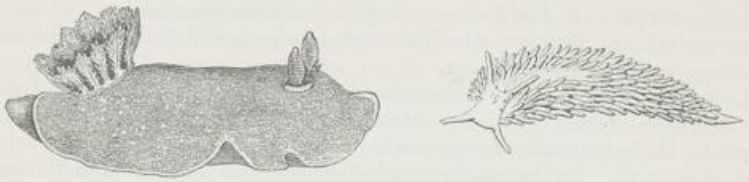


Fig. 334. *Doris Johnstoni* mit ausgestrecktem, perianalem Kiemenbüschel und 2 Tentakeln am vorderen Ende (aus Carpenter).
Fig. 335. *Aeolidia papillosa* (aus Leunis-Ludwig).

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 Verteidigungswaffen 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 *Pseudovermis*.

III. Unterordnung. *Tectibranchier*. Kammkieme, Mantel und Schale sind vorhanden; der Fuß zieht sich oft links und rechts in Fortsätze aus (Parapodiallappen). *Pleurobranchus Meckeli* Cuv.; *Aplysia depilans* L.; *Actaeon tornatilis* L.

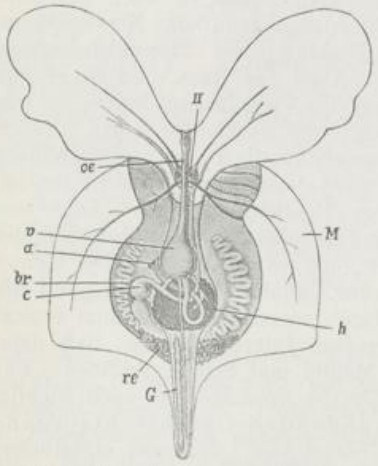


Fig. 336. *Hyalaea complanata*, von oben gesehen. *II* Pedalganglion mit Hörbläschen, *oe* Ösophagus, *v* Magen, *a* After, *h* Leber, *br* Kieme, *c* Herz, *re* Niere, *G* Geschlechtsapparat, *M* Mantel (nach Gegenbaur).

II. Ordnung. Pteropoden, Flügelschnecken.

Den *tectibranchiaten Opisthobranchiern* schließen sich aufs engste die *Flügelschnecken* oder *Pteropoden* an; es sind an die pelagische Lebensweise angepaßte, daher meist krystallklare *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 flimmernden Anhang rückgebildet ist. Von allen übrigen Schnecken unterscheiden sich die Pteropoden durch den Mangel des Kopfes, meist auch der Fühler und Augen, ferner dadurch, daß Mantelhöhle und Kiemen wie bei den

Cephalopoden nach rückwärts vom dorsalen Mittelpunkt oder, wie man sich auch ausdrückt, „ventral" angebracht sind.

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* Gegnb. (Fig. 336). Eine krystallklare Schale von knorpeliger Konsistenz findet sich bei den *Cymbuliden; Cymbulia Peroni* Cuv. — *Gymnosom*, schalenlos ist *Pneumodermon violaceum* d'Orb., mit Tentakeln 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 die Mantelhöhle mündet, die Visceralcommissur 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 Sipho ausgezogen ist oder nicht, sind die Schalen siphonostom oder holostom. Gewisse Prosobranchier schließen sich den *Amphineuren*, diesen Urmollusken, dadurch an, daß sie doppelte Vorkammern des Herzens haben; in diesen Fällen sind gewöhnlich 2 Kammkiemen, eine linke und eine rechte, manchmal auch symmetrische Nieren vorhanden. 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 andern 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 oder allein vorhanden zu sein.

I. Unterordnung. *Cyclobranchier*. Ctenidium durch eine ringförmige accessorische Mantelkieme ersetzt. 2 Nieren (linke rudimentär). 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).

III. Unterordnung. *Azygobranchier.* Die linke Kieme (die nach links verschobene rechte) ist allein vorhanden. Ein Teil der Tiere — *Diotocardier* — hat noch zwei Vorkammern: die marinen *Trochiden* oder Kreiselschnecken, *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 Zahnstructur der Radula gestütztes System entworfen und die Gruppen der *Toxoglossen, Rhachiglossen, Tänioglossen, Hamiglossen, 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 Secret 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 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 Vorderkopfes 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.

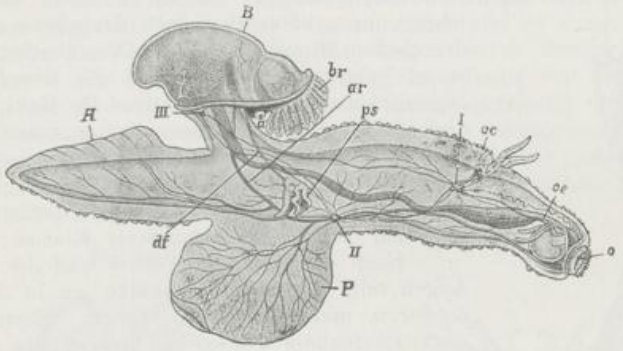


Fig. 338. *Carinaria mediterranea* (nach Gegenbaur). Schale entfernt. *A* Metapodium, *B* Eingeweideknäuel, *P* Propodium mit Saugnapf, *o* Mund, *oe* Ösophagus, *a* After, *oc* Auge mit Tentakeln, *I* Cerebral-, *II* Pedal-, *III* Visceralganglion, *ps* Penis, *df* Vas deferens, *ar* Aorta, *br* Kiemen (darüber das Herz).

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 *Carinariden* 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 Atmungsorgane 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 opisthopneumonen *Testacelliden* (*Daudebardia rufa* Hartm.), bei denen die Lungenhöhle an das hintere Ende des Körpers verlagert ist. Ab und zu findet sich eine Andeutung von Chiastoneurie (*Chilina*). Die Lunge, das Hauptmerkmal der Gruppe, ist ein nach Rückbildung der Kieme aus der Mantelhöhle entstandener respiratorischer 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 manchmal 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 (*Pulmobranchia, Planorbis, Siphonaria*) Veranlassung zur Entstehung secundärer Kiemen geworden.



Fig. 339. *Limax cinereus*, *s* Spiraculum (aus Leunis-Ludwig).

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.

I. *Stylommatophoren*. Die *Heliciden* haben eine vortrefflich entwickelte Schale, welche sie während des Winterschlafes mit dem Epiphragma schließen: *Helix pomatia* L., Weinbergschnecke. In den Tropen zahlreiche Arten der Gattung *Achatina*. Die *Limaciden* sind schalenlos oder haben nur eine rudimentäre vom Mantel umwachsene oft nur als Kalkkrümeln bestehende Schale. *Limax cinereus* Lister, Wegschnecke (Fig. 339). *Arion empiricorum* Fer., II. *Basommatophoren*. Hierher gehören die Sumpfschnecken: *Limnaciden*: *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 Riesenpolypen, der Gattung *Architeuthis* angehörig, gestrandet. Der Körper eines

Exemplars war 6 m lang, seine Arme hatten den Durchmesser eines Männerarmes 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 Saugnäpfe nur an dem spatelartig verbreiterten Ende und können in besondere Taschen vollkommen zurückgezogen werden. Ihren Platz nehmen die accessorischen Arme, wenn wir jederseits die Hauptarme von der dorsalen nach der ventralen Seite zählen, zwischen dem 3. und 4. Arme ein.

Fig. 340.

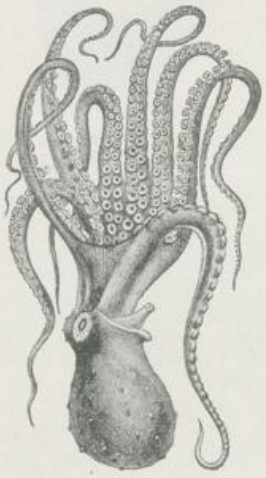


Fig. 341.



Fig. 340. *Octopus Tonganus* (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.

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 eine pigmentierte, silberglänzende Haut, welche als Argentea oder Chorioidea bezeichnet wird und von knorpeligen, die Sclera ersetzenden Stücken durchwachsen ist. Zwei auffällige Eigentümlichkeiten unterscheiden 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 vielen Arten 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 Glaskörper, Linse, Iris, Cornea etc. noch fehlen (Fig. 343).

Fig. 342.

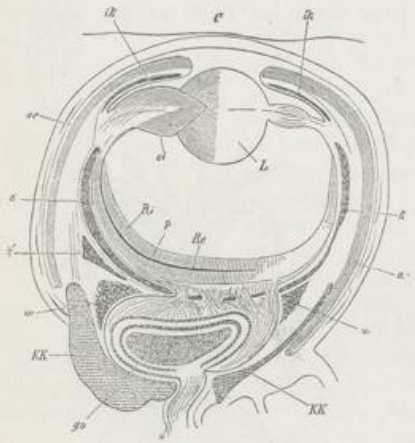


Fig. 343.

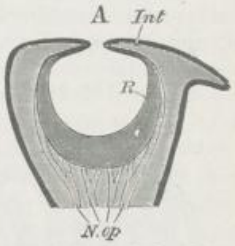


Fig. 343. Schematischer Längsschnitt des Nautilusauges (aus Balfour). *A* Eingang in den Augenbecher, *R* Retina, *Int* irisartige Hautfalte, *N. op.* Nervus opticus.

Fig. 342. Schematischer Längsschnitt durch das Cephalopodenauge (aus Gegenbaur). *C* Cornea, *ik* Iris, *ae* Argentea (Chorioidea), *L* Linse, *ci* Ciliarfortsatz, *k* eingesprengte Teile des Kopfknorpels, *KK* Kopfknorpel, *Ri* Stäbchenschicht der Retina, *Re* Zellenschicht der Retina, *p* Pigmentschicht, *go* Ganglion opticum, *o* Opticus, *w* weißer Körper.

Rumpf, Mantel, Mantelhöhle und Trichter.

Am Rumpfe der Cephalopoden kann man eine ventrale und eine dorsale Seite, welche links und rechts abgerundet ineinander übergehen, unterscheiden. Die ventrale Seite, welche zum Teil auch dem Rücken 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 Contraction 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 zusammengefügten 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 (Epipodialfortsätzen) hervorgegangen sind; auch werden die Arme, da sie von einem gesonderten Abschnitt des Pedalganglion aus innerviert werden, als Differenzierungen des mit dem Kopf verschmolzenen Fußes gedeutet.

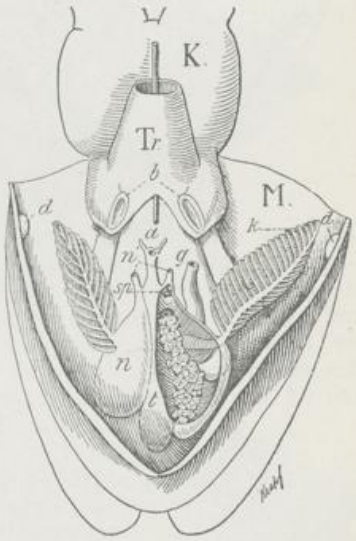


Fig. 344. *Sepia officinalis*, Mantelhöhle durch einen Medianschnitt geöffnet, um die Kiemen (*k*), Niere (*n*), After (*a*), Mündung des Geschlechtsapparates (*g*) zu zeigen, *d* die Vorsprünge, welche in die Vertiefungen *b* eingeknöpft werden. Trichter (*Tr*) sondiert. Der linke Nierensack geöffnet, 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.

Farbenwechsel.

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 Contraction 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 beobachtet.

Schale.

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 *Planorben*. Legt man dagegen die einzelnen Windungen durch einen 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 Schalencentrum zugewandt ist (exogastrische Lage): die vorhergehenden Kammern sind verlassen und von Luft erfüllt. Durch sie hindurch erstreckt sich ein vom Tier ausgehender uud in der Anfangskammer endender Gewebsstrang, der Sipho, welcher es nötig macht, daß jede Scheidewand von

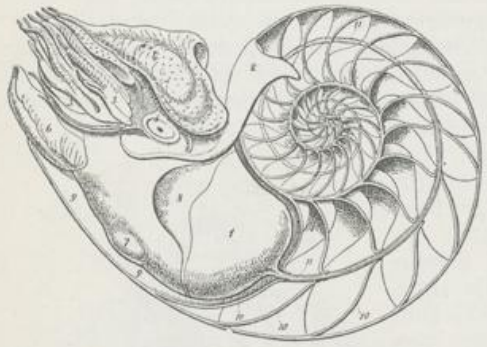


Fig. 345. *Nautilus Pompilius*, Weibchen mit Schale, letztere der Länge nach aufgeschnitten, *1* Mantel, *2* Rückenlappen, *3* Kopflappen mit Tentakeln, *4* Kopfkappe, *5* Auge mit Pupille, *6* Trichter, *7* Lage der Nidamentaldrüse, *8* Schalenmuskel, *9* Wohnkammer, *10* Scheidewände zwischen den unbewohnten Kammern, *11* Sipho (aus Leunis-Ludwig).

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 sog. 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 Rückenhaut nötig ist, um es zu Gesicht zu bekommen (Fig. 302). Wie echte Schalen entstehen diese 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 verbreitet sind. Ein Aequivalent 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, und dicht daneben 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 accessorischen Drüsenträubchen, die

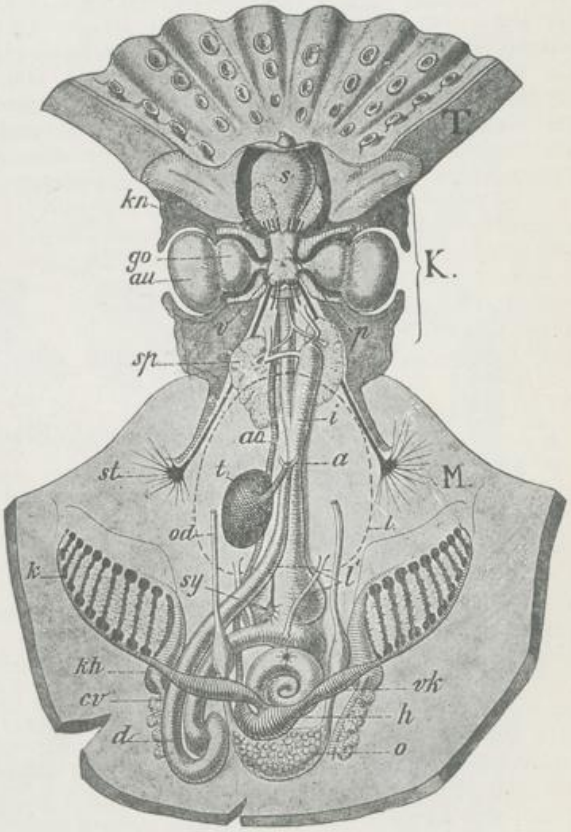


Fig. 347. Anatomie von *Octopus vulgaris*. *T* Basis des Tentakelkranzes, durch einen ventralen Einschnitt auseinander gebreitet. *K* Kopf, *M* Mantel (Rumpfregion), ventral durch einen Längsschnitt gespalten, Eingeweidesack geöffnet, Leber und Niere entfernt, *s* Schlundkopf, mit anliegenden oberen Speicheldrüsen, *i* Kropf (Anhang des Ösophagus), *sp* untere Speicheldrüsen, *sy* Magen, mit sympathischem Ganglion, * Spiralblindsack, *l* Leber und *l'* Gallengänge (die Lage der Leber ist nur durch eine punktierte Linie angedeutet), *d* Darm, *a* After, *t* Tintenbeutel (in der 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* Kopfknorpel.

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 die schwärzliche Masse produzierenden Drüse und einem Reservoir, welches in einen Ausführgang übergeht. Wenn der Tintenfisch verfolgt wird, so sprizt er das Secret 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.

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 Commissuren 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 Nervenknoten 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 Magen und sein Blindsack zusammentreffen. Cerebral-, Pedal-, Visceral- und Augenganglien sind vom Kopfknorpel umhüllt, der einen Ring mit flügelartigen Anhängen darstellt. In der ventralen Spange des Knorpelrings liegen die ansehnlichen kompliziert gebauten Statocysten.

Fig. 348.

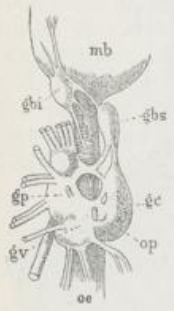


Fig. 349.



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, *gbi* buccale inferus, *op* Opticus.

Als Geruchsorgane werden 2 Einsenkungen gedeutet, die hinter den Augen münden; bei *Nautilus* findet man außer den Osphradien der Mantelhöhle noch 2 Paar flimmernde Augententakeln.

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 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 Blutgefäß zugeführt, welches Vena cava heißt und sich in einen linken und rechten, die korrespondierenden Kiemenherzen versorgenden Ast gabelt. Diese von vorn kommenden Venen, sowie einige von rückwärts ebenfalls zu den Kiemenherzen verlaufende Gefäße 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

Niere.

sie mit den Venenanhängen bedeckt, Aussackungen des Venenlumens, welche in den Nierensack hineinragen, deren Oberfläche von einem Epithel excretorischer Zellen überzogen ist. Nahe seiner Ausmündung kommuniziert jeder Nierensack durch die Nierenspritze mit dem meist ansehnlichen Cölom (Pericard, Geschlechtskapsel etc.).

Bei den *Octopoden* ist das Cölum bis auf die Geschlechtskapsel und enge, von der Nierenspritze zur Geschlechtskapsel und zum Kiemenherzen ziehende Kanäle reduziert. Sonst ist ein ausgedehntes, bei *Nautilus* mit 2 Poren in die Mantelhöhle mündendes, zusammenhängendes Hohlraumsystem 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 oder ein besonderer die Geschlechtszellen erzeugender Cölomsack mündet (Fig. 350).

Die stets getrenntgeschlechtlichen Cephalopoden haben unpaare, im Eingeweidesack weit rückwärts gelagerte Geschlechtsdrüsen. Die Ausführwege sind bei weiblichen *Octopoden* (selten auch beim Männchen), einigen *Decapoden* (*Ogopsiden*) und bei Männchen und Weibchen von *Nautilus* paarig. Während aber bei *Nautilus* nur der rechtseitige Kanal functioniert, 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 accessorischen Drüsen und die meist gewaltig großen Nidamentaldrüsen. Komplizierter ist das Vas deferens (Fig. 350); es zeigt Anschwellungen, welche als Samenblase, Prostata und Needhamsche Tasche unterschieden werden. In letzterer werden die Spermatophoren oder Needhamschen Schläuche aufbewahrt, welche einen so verwickelten Bau haben und im Wasser infolge von Quellung so merkwürdige Bewegungen ausführen, daß sie eine Zeitlang für parasitische Würmer gehalten wurden (Fig. 351).

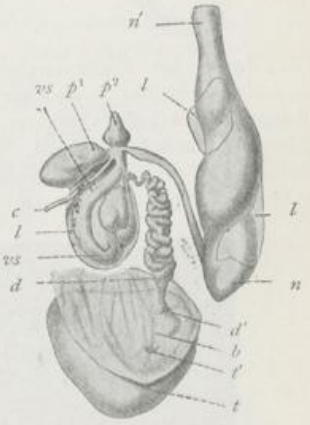


Fig. 350. Männliche Geschlechtsorgane von *Sepia officinalis* (nach Grobben). *t* Hodenkapsel, *t'* deren Mündung in das Cölom, *d* Vas deferens, *d'* dessen Mündung in das Cölom, *b* Cölomsack, nach links und oben in das Pericard übergehend, *l* Räume, die die Geschlechtswege umhüllen und in den Mantelraum, ferner durch den Kanal *c* in das Vas deferens münden, *vs* Samenblase, p^1 p^2 Prostata, *n* Needhamsche Tasche, *n'* deren Mündung.

Die Übertragung der Spermatophoren auf das Weibchen wird durch einen zu diesem Zweck mehr oder minder umgestalteten „hectocotylisierten" 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.

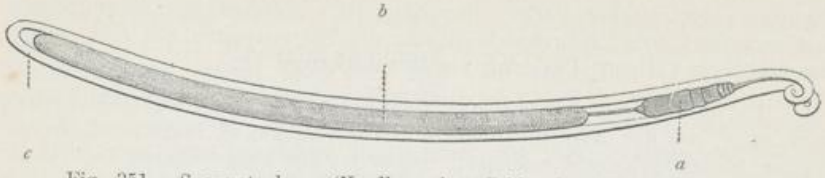


Fig. 351. Spermatophore (Needhamscher Schlauch) eines Cephalopoden (aus Hatschek). *a* Austreibeapparat, *b* Spermatozoenkapsel, *c* äußere Hülle.

Entwicklung.

Die Eier der Cephalopoden werden einzeln an Wasserpflanzen befestigt oder in großen Qualstern abgesetzt; sie sind sehr dotterreich und erleiden infolgedessen eine partielle, discoidale Furchung (Fig. 104).

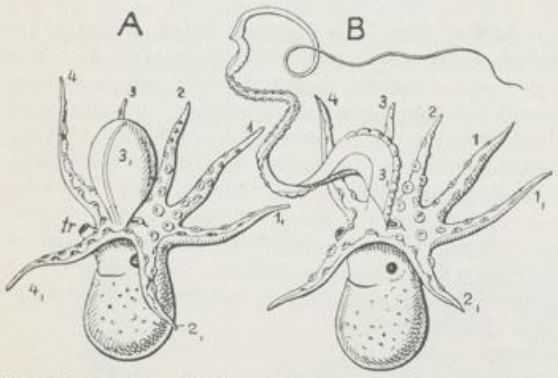


Fig. 352. Männchen von *Argonauta Argo*. *tr* Trichter, *1—4* die Arme der rechten Seite, 1_1—4_1 die Arme der linken Seite, 2_1 der hectocotylisierte Arm, links noch in der Hülle eingeschlossen, rechts aus ihr ausgestülpt (aus Hatschek).

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 Dotter ab, welcher, eingeschlossen in eine Zellenhülle, als Dottersack nahe der Mundöffnung mit dem Kopf in Verbindung bleibt (Fig. 354).

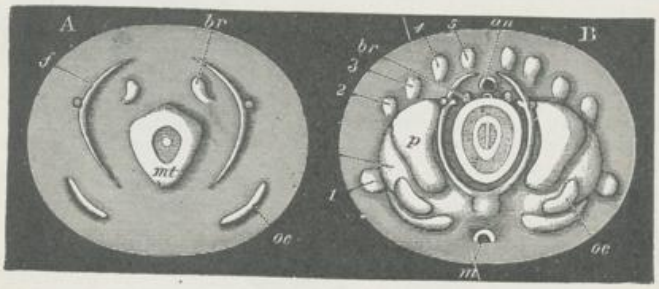


Fig. 353 A und B. Zwei verschieden alte Keimscheiben von *Sepia officinalis* (aus Balfour nach Kölliker). *mt* Mantel mit Schalendrüse, *br* die Kiemenanlagen, *f* die paarigen Anlagen des Trichters, *oc* Auge, *p* Kopflappen, *an* After, *m* Mund, *1, 2, 3, 4, 5* die Anlagen der fünf Arme der einen Seite.

Die Cephalopoden sind ausschließlich Meertiere; 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 malaiischen Inseln sehr häufig vom Meer ausgespült, während das lebende Tier schwer 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 *Ammoniden* in dem mesozoischen Zeitalter ihre Blüte hatten; da von letzteren keine lebenden Repräsentanten mehr existieren, kann man nur aus der Structur 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 *Idiosepsius*, 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 *Ogopsiden*. Zu letzteren gehören die Riesentintenfische der Gattung *Architeuthis*, zu ersteren die schlanken Calamai der Ita-

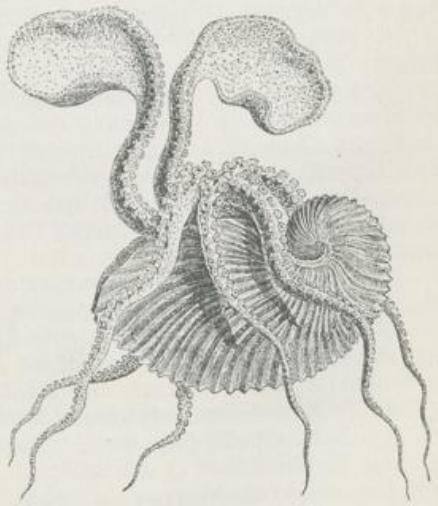


Fig. 355. Weibchen von *Argonauta orgo* (nach Rymer Jones). Schalenarme von der Schale abgehoben.

liener, *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, Schalenrudiment äußerst klein, bei *Cirroteuthiden* 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 selbst als Lunge functioniert, 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 ist unter Rückbildung der Kieme zur Lunge geworden.

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 in 1. Opisthobranchier, 2. Pteropoden, 3. Prosobranchier, 4. Heteropoden, 5. Pulmonaten.

28. Die *Opisthobranchier* sind hermaphrodit, orthoneur (vergl. S. 343), 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 ein weit nach vorn gelagertes Kiemenbüschel (ausnahmsweise zwei), infolgedessen eine vor der Herzkammer gelagerte Vorkammer, sie sind chiastoneur (vergl. S. 343) 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 functionierende 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 discodiale 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 Tentakeln zahlreiche Kopflappen.

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 *Insecten* 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 Strickleiternervensystem, 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.

Unterschiede von Anneliden.

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 Function 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 Enstehung 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.

a) Panzerung.

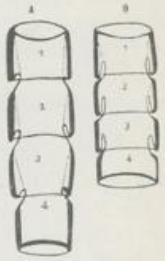


Fig. 356. Schema der Arthropodenringelung. *1—4* vier Ringe mit ihren Gelenkhäuten. *A* im ausgedehnten, *B* im kontrahierten Zustand. Die punktierten Linien bezeichnen die Muskeln (nach Graber).

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 heraustritt, ist er gepanzert; der Hinterleib ist weichhäutig und demgemäß auch ohne jede Spur von Ringelung (Fig. 403). — 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

b) Häutung.

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. 106). Die Sinneszelle hat nach Art einer bipolaren Ganglienzelle 2 Fortsätze, einen peripheren, der in die Achse des Haares eintritt, und einen centralen, der als Nervenfaser zu dem Centralnervensystem 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. Körperregionen.

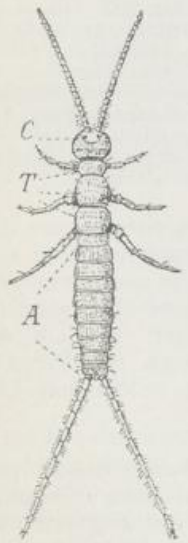


Fig. 357. *Campodea staphylinus*. *C* Kopf, *T* Thorax, *A* Abdomen, (aus Huxley).

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 Centralisation 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.

Extremitäten.

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“, „Gliedertiere“, getreten ist.

Fig. 358.

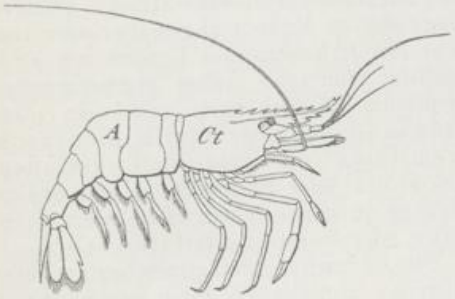


Fig. 359.

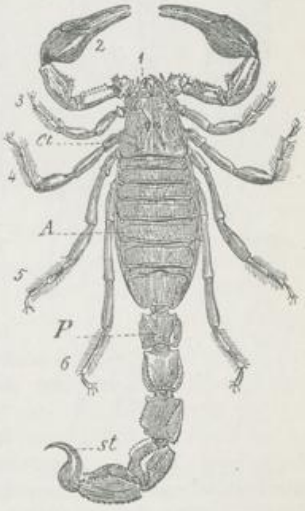


Fig. 360.

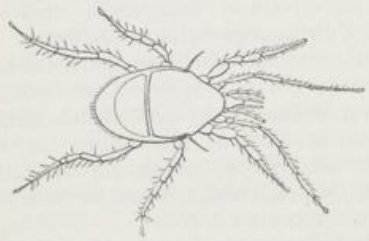


Fig. 358. *Palaemon serratus* (aus Leunis-Ludwig). *Ct* Cephalothorax. *A* Abdomen.

Fig. 359. *Androctonus australis* (aus Blanchard). *Ct* Cephalothorax, *A* Abdomen, *P* Postabdomen, *st* Giftstachel; *1* Kieferfühler, *2* Kiefertaster, *3—6* vier Beinpaare.

Fig. 360. *Gamasus coleoptratorum* (aus Taschenberg).

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 *Insects* enthält z. B. mindestens 4 Segmente, der Cephalothorax unseres *Flußkrebses* 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.

Function der Extremitäten.

Die Extremitäten dienen bei den Arthropoden sehr mannigfachen Functionen (Fig. 361). Ihre primäre Aufgabe ist die Ortsbewegung; locomotorische Gliedmaßen, Pereiopoden oder „Füße" sind lang gestreckt und aus einer großen Zahl gut entwickelter Glieder gebildet, die entweder zu Rudern abgeplattet oder zum Zwecke des Kriechens mit Krallen am Ende ausgerüstet sind (*8*). Außer locomotorischen Extremitäten gibt es noch tastende oder Antennen (*1*), kauende oder Kiefer (*2—4*). Extremitäten von variablen Functionen, Pedes spurii oder Pleopoden (*9*), und endlich Übergänge zwischen Beinen und Kiefern, Kieferfüße oder Pedes maxillares (*5—7*).

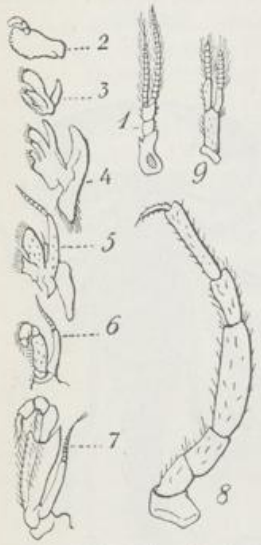


Fig. 361. Die wichtigsten Extremitätenformen des *Flußkrebses*. *1* erste Antenne mit dem Eingang in das Hörbläschen, *2* Mandibel, *3* und *4* erste und zweite Maxille, *5—7* Pedes maxillaris, *8* Schreitbein, *9* Pes spurius.

Die Antennen sind, abgesehen von ihrer Tastfunction, 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 lang gestreckt 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 Medianlinie 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 ausgebildet 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 functionieren, 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 Kopf rechnen 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 Augenstiel 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 secundär auf die Stirn der *Arthropoden* verlagert wurden. Demgemäß sei auch das Innervationscentrum erst secundär vom Bauchmark auf das Hirn übertragen worden. Letztere Anschauung kann namentlich für die zweite Antenne der *Crustaceen* begründet werden.

Nervensystem.

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 Strickleiternervensystem besteht, wie in der allgemeinen Zoologie (S. 104) gezeigt wurde, aus dorsalem Hirn und ventralem Bauchmark, welche durch die links und rechts den Schlund umfassenden Commissuren miteinander verbunden sind. Das Bauchmark sollte nun ebensoviele durch Längscommissuren 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, da es vermöge seiner dorsalen Lage von dem Bauchmark durch den Schlund getrennt bleibt (Fig. 401).

Sinnesorgane.

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 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 betref-

fenden Stelle hat die Chitinschicht ihre dunkle Farbe verloren, ist glashell durchsichtig geworden und meist zu einer biconvexen 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*). Hinter der Linse liegt

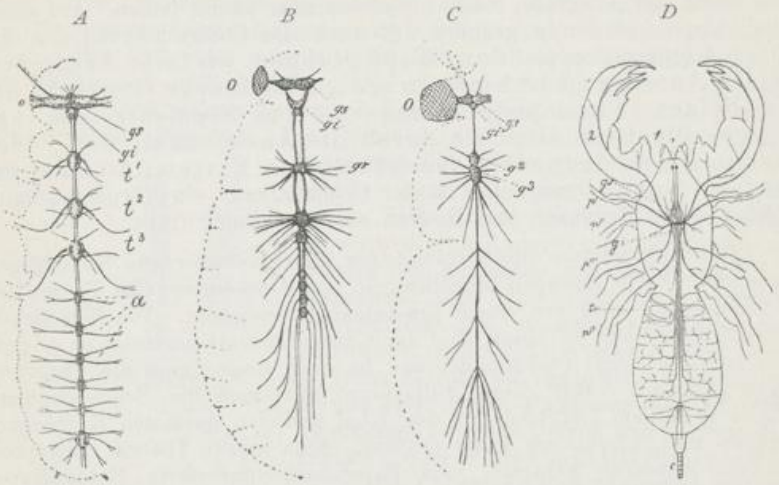


Fig. 362. Verschiedene Grade der Konzentration des Bauchmarks von Arthropoden (aus Gegenbaur). *A* einer *Termite* (nach Lespès), *B* eines *Wasserkäfers* (nach Blanchard, *C* einer *Fliege* (nach Blanchard), *D* einer *Scorpionspinne* (nach Blanchard), *gs* oberes, *gi* unteres Schlundganglion, *gr*, g^2, g^3 Ganglien des Bauchstranges, t^1—t^3 Brustsegmente, *a* Abdomen, *o* Augen, *tr* Tracheenlungen, p^I—p^{IV} Beine, *1* Kieferfühler, *2* Kiefertaster.

eine Schicht durchsichtiger Zellen, der Glaskörper (*2*), und weiterhin die aus zahlreichen Sehzellen und Rhabdomen bestehende Retina (*5*). Glaskörper und Retina sind Differenzierungen des Epithels, in welchem sie eine scharf umschriebene, von Pigment umhüllte, kugelige Verdickung bilden (Fig. 82). Das Stemma muß wie das Wirbeltierauge ein umgekehrtes Bild entwerfen.

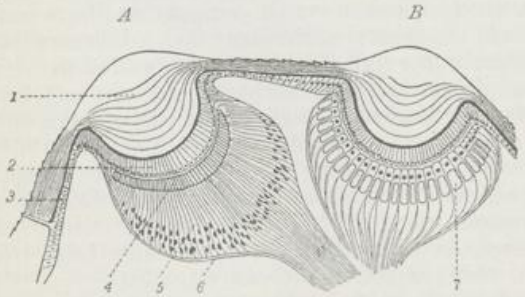


Fig. 363. Durchschnitt durch ein vorderes (*A*) und hinteres (*B*) Stemma von *Epeira diadema* (schematisiert), das hintere zeigt die inverse Lage der Retina (nach Grenacher). *1* Linse, *2* Glaskörper, *3* Epidermis, darüber Chitinschicht, *4* Rhabdome, *5* Retinazellen, *6* Hülle des Auges, *7* Rhabdome des inversen Auges.

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 oder Facettierung besitzt. Jede Facette entspricht einer kleinen, plan- oder biconvexen Chitinlinse; die Gesamtheit aller Linsen, deren Zahl je nach den Arten zwischen mehreren Tausenden 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,

Fig. 364.

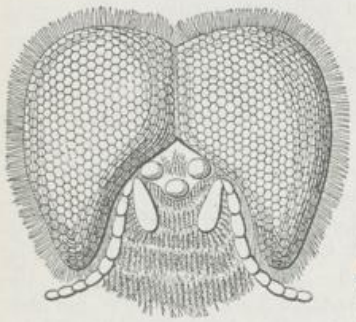


Fig. 365.

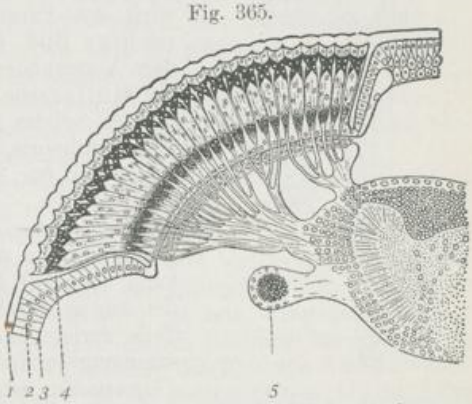


Fig. 364. Kopf der *Biene* (Drohne), von oben gesehen (nach Swammerdam aus Hatschek), links und rechts die großen Facettenaugen, dazwischen 3 Stemmata und die Fühler.

Fig. 365. Querschnitt durch das Facettenauge und das Stemma eines *Ohrwurms* (nach Carrière aus Hatschek). *1* Chitincuticula, die im Bereiche des Auges die Cornea (die Summe sämtlicher Linsen) erzeugt, *2* Epidermis, welche sich an der Grenze des Auges in die einzelnen Augenkeile verwandelt, *3* Basalmembran, *4* einspringende Chitinlamelle, *5* rudimentäres Larvenauge.

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, centrale 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 Stemma; wir unterscheiden an ihm 1. Linse (Facette, Teil der Cornea) mit zugehörigen Epithelzellen (*l*), 2. Glaskörper (*kz*), 3. Retinula (*rz*). Der Glaskörper besteht fast überall aus vier Zellen, welche bei den sogenannten euconen Augen in ihrer Mitte einen völlig durchsichtigen Körper, den Kristallkegel (*k*) aus-

geschieden haben. Ebenso ist die Zahl der Retinulazellen meist auf 7 normiert; ihre 7 Rhabdome (*r*) liegen gleichfalls mitteninne, wo die Zellen zusammenstoßen, und sind sogar häufig untereinander verwachsen. Jeder Augenkeil ist schließlich noch eingehüllt in eine von besonderen Zellen gebildete Pigmentscheide, durch welche er optisch isoliert wird; letztere geht von zwei Stellen aus und erzeugt zwei durch das ganze Auge sich erstreckende Pigmentanhäufungen, die man Iris und Chorioidea nennt (Fig. 365). Einmal ist der Hintergrund des Augenkeils dicht pigmentiert (Chorioidea), zweitens dringen Pigmentzellen an der hinteren Grenze des Krystallkegels zwischen ihn und die Retinula ein (Iris), lassen aber eine Öffnung zum Durchtritt der Lichtstrahlen frei. 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. Man nennt 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.

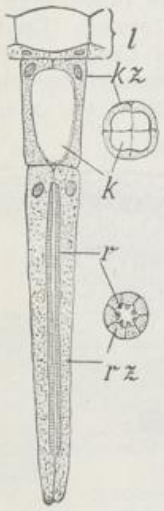


Fig. 366. Schematische Darstellung des einzelnen Keils eines Facettenauges. *l* Linse mit Hypodermis, *k* Krystallkörper mit Glaskörperzellen *kz* (daneben auf dem Querschnitt gesehen); *rz* Retinulazellen mit Rhabdomen, *r* (daneben Querschnitt).

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. Leider wissen wir noch immer nicht genügend von diesen Sinnesorganen, selbst bei Arthropoden, die unzweifelhaft gut riechen, hören und vielleicht auch schmecken. 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.

Darm.

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 $^1/_3$ 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.

Blutgefäßsystem.

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 Circulationsorgane 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 *Copepoden*), als auch bei kleinen *Arachnoideen* (vielen *Milben*) und *Insekten* (manchen *Aphiden*), während verwandte Arten noch das Herz besitzen.

Von den großen Körperarterien kann das Blut entweder direkt in die Leibeshöhle 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 functionierende 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, welche wir genauer erst bei den einzelnen Abteilungen besprechen werden. Hier genüge die Bemerkung, daß, je mehr sich die Atmung an bestimmten Orten und in bestimmten Organen lokalisiert, um so besser Arterien, Venen und Capillaren entwickelt sind, daß dagegen 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 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*).

Excretionsorgane und Geschlechtsorgane.

Als Nieren functionieren 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), wahrscheinlich auch die Coxal-

drüsen der *Xiphosuren* und *Arachnoideen*. Bei *Insekten* und *Myriapoden* vermitteln Organe besonderer Art, die Vasa Malpighi, die Excretion. 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 Function 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. 105 S. 134). 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 ungefurchte 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.

Fortpflanzung. 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 Parthenogenesis ein, wenn es gilt, die Art rasch in großen Mengen über ein Nährgebiet zu verbreiten. Bei den *Bienen* bestimmt Parthenogenesis das Geschlecht, indem unbefruchtete Eier nur Männchen liefern. Da neben der Parthenogenesis fast stets die Fortpflanzung durch Befruchtung fortbesteht, so stellt sich nicht 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 hervorragendsten 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, Spinnen* 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 diesem Wege 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 ganz von den Tracheaten 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.

Panzer.

Ihren lateinischen Namen „*Crustaceen*“ haben die Krebstiere dem Umstand zu verdanken, daß ihre Chitinpanzerung gewöhnlich durch Einlagerung von kohlensaurem Kalk eine bedeutende Festigkeit erhalten hat; die Chitinschicht hat dadurch die ihr von Natur zukommende Elastizität eingebüßt, ist spröde geworden und splittert leicht; sie wird wiederum weich, wenn bei Zusatz von Essigsäure oder Salzsäure der kohlensaure Kalk unter Aufbrausen gelöst wird. — In vielen Fällen bildet das Integument Hautfalten, welche von der Kopfregion beginnend sich nach rückwärts ausbreiten, entweder als ein unpaarer Schild oder in Form linker und rechter, ab und zu auch den Kopf umschließender Schalen.

Kiemen und Blutgefäßsystem.

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 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 functionieren, 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 Circulationsorgane 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 Circulationsorgane verloren gegangen.

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 (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.

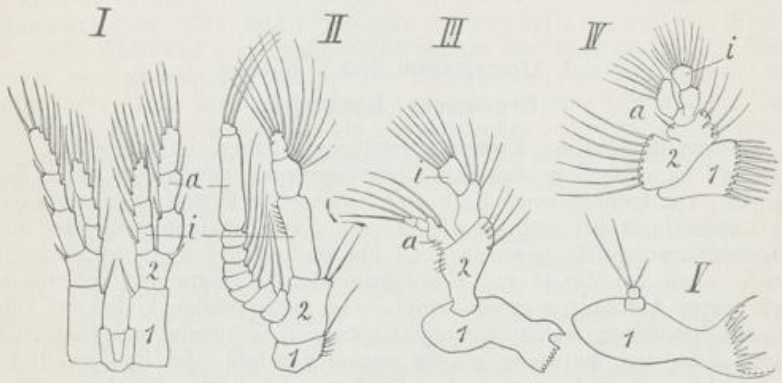


Fig. 367. Copepodenextremitäten. *I—IV* von *Diaptomus Castor*. *I* ein Paar Spaltfüße, *II* zweite rechte Antenne, *III* rechte Mandibel, *IV* rechte Maxille, *V* rechte Mandibel von *Cyclops coronatus*. *1* und *2* erstes und zweites Glied der Basis, *a* Außenast, *i* Innenast.

Der Spaltfuß findet sich nur so lange, als die Extremität zum Schwimmen verwandt 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. Man kann daher mit vollem Recht den Satz aufstellen, daß die Urform der Crustaceenextremität der Spaltfuß ist. Nur die 1. Antenne macht eine Ausnahme, sie kann zwar 1—3 secundäre geringelte Anhänge (Geißeln) tragen, sie selbst aber ist 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 Schlundcommissur aus innerviert werden; denn die zweiten Antennen mancher *Entomostraken* dienen keineswegs zum Tasten, sondern sind mächtige Ruderorgane, Ruderantennen, geworden. Als Kiefer functionieren 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.

Innere Anatomie.

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, sondern eine Vergrößerung der Darmoberfläche und demgemäß auch an der Resorption beteiligt. Das über dem Darm gelegene Herz ist besonders bei den primitiveren Formen eine lange, durch Thorax und Abdomen ziehende Röhre, viel häufiger 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 sehr wahrscheinlich, daß sie modifizierte Segmentalorgane sind; freilich findet man Maxillardrüse und Antennendrüse nur bei Crustaceenlarven gleichzeitig; sonst scheinen sie für einander zu vicariieren.



Fig. 368. Antennendrüse von *Mysis* (nach Grobben). *s* Anfangsblase, *blr* Blutlacunen darum, *rc* 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 zu; dasselbe ist

selten ein Bläschen, häufiger ein von Chitin ausgekleidetes Grübchen in der Basis der ersten Antenne. Am Grunde des Grübchens befindet sich die Crista acustica, eine Reihe beweglicher Chitinhaare, die mit ihren Spitzen in einen Haufen von Hörsteinchen hineinragen, während an ihre basalen Enden der Hörnerv tritt. Stärkere Haare decken den Eingang des Grübchens zu.

Bei den periodischen Häutungen wird natürlich auch die Chitinauskleidung des Hörorgans nebst seinen Schutzhaaren, Hörhaaren und Hörsteinen erneuert. Man kann jetzt durch ein einfaches Experiment feststellen, daß die Hörsteine kleine Partikeln sind, die von außen in das Hörgrübchen gesammelt werden. Denn wenn man einen frisch gehäuteten Krebs in einem vollkommen reinen Glaskasten züchtet, so bleibt das Tier ohne Otolithen, zeigt aber, wenn man gekörnelte Substanzen von einer leicht erkennbaren Beschaffenheit, wie Harnsäurekrystalle, 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 keine Statolithen besitzen.

Fig. 369.

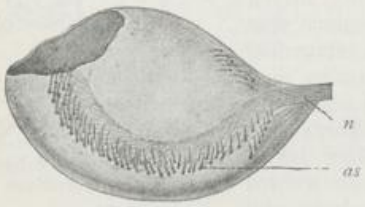


Fig. 369. Hörgrübchen des *Flußkrebses*, aus der Antenne herauspräpariert. *as* Hörleiste, *n* Hörnerv.

Fig. 370.



Fig. 370. Zoëa, *o* Facettenauge, *h* Herz, a^2—a^6 die Segmente des Abdomens, *1* und *2* die Antennen, *I, II, III* die Kieferfüße, *IV—VIII* die hervorsprossenden Thoracalfüße.

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* 8 mal 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 kugeliger oder lang gestreckter Körper pflegt mit starren, spitzen Ausläufern bedeckt zu sein, welche in ihrer Form an die Pseudopodien von *Rhizopoden* erinnern (Fig. 35 III, IV). Sie werden gewöhnlich in größerer Menge in Samenpatronen oder Spermatophoren abgesetzt.

Entwicklungsgeschichte.

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. 28, 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 locomotorische 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 Schwimmfüße 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 systematischem 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. 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 Segmente 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 im ganzen auf 20 fixiert, von denen 7 auf das Abdomen kommen, während in der Verwendung der 13 vorderen Segmente, welche Kopf und Thorax ausmachen, 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 niedere Krebse durch die Niere; als Niere der *Entomostraken* functioniert die Maxillardrüse (Schalendrüse), als Niere der meisten *Malacostraken* die Antennendrüse.

Zum Schluß noch einige Bemerkungen zu den Namen „*Entomostraca*“, „*Gliederschaler*“, und „*Malacostraca*“, „*Weichschaler*“. 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 „Weichschaler“, daß umgekehrt die „Weichschaler“ 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, beidesmal im Gegensatz zu den *Ostracodermen*,

in die Zoologie eingeführt. Aristoteles nannte den Flußkrebs 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 bekannten *Cirripedien* 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 Schaltiere, 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

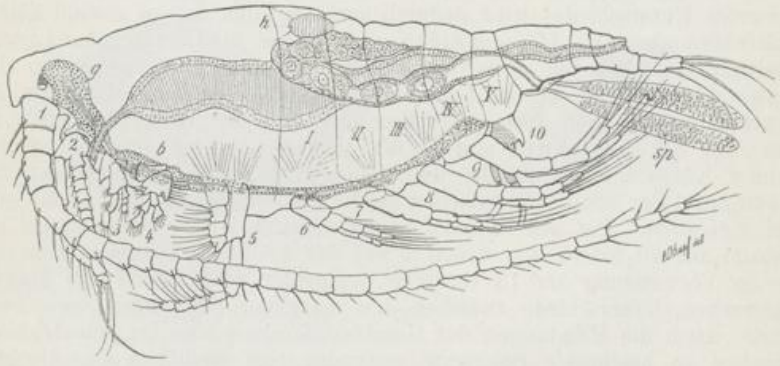


Fig. 371. *Diaptomus Castor*, Weibchen. *g* oberes Schlundganglion mit Naupliusauge, *b* Bauchmark, *h* Herz, darunter Darm und Ovar, nicht bezeichnet, *sp* Spermatophoren an der Mündung des Eileiters befestigt, *1* erste Antenne, *2* zweite Antenne, *3* Mandibel, *4* Maxille, *5* Pedes maxillares, *6—10* Schwimmfüße.

wie bei den *Cyclopiden* des Süßwassers das erste Thoraxsegment mit dem Kopf und einige Abdominalsegmente untereinander verschmolzen sind (Fig. 6 S. 28). 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 auseinandergerückten Äste eines Fußpaares gedeutet wurden, jetzt als die Reste von 2 Extremitätenpaaren.

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 functioniert 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 functionieren, bei anderen frei lebenden Gattungen ein kleines, gedrungenes, 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 Receptaculum 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 (vgl. 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 bisher geschilderten Copepoden, die *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 (*Cetochilus australis* und *septentrionalis* u. a. färben durch dichtgedrängte Schwärme das Meer weithin rot). Die Süßwasserarten bilden zum Teil Wintereier, zum Teil schützen sie sich oder ihre Eier durch feste Hüllen. 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). Einen 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. 272, vergl. auch Fig. 7 und 8), von so merkwürdigem

Äußern, daß sie lange Zeit für Würmer gehalten worden sind. Ihre Mandibeln sind zu Stechborsten umgewandelt und in einen von Ober- und Unterlippe gebildeten Stechrüssel eingeschlossen. Mit diesem Saugorgan bohren sich die Tiere in die Haut oder die Kiemen von Fischen ein. Sie besitzen einen unförmlichen Körper, an welchem man vielfach nichts mehr von Gliederung und nur Spuren von Extremitäten finden kann. Man würde die Tiere zunächst nicht einmal für *Arthropoden* halten dürfen, wenn nicht 3 Merkmale die systematische Stellung klar bewiesen. 1. Die meisten Tiere 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 frei beweglichen *Copepoden* in den plumpen Körper eines Parasiten übergeführt wird. 3. Am überzeugendsten ist die Entwicklungsgeschichte; die meisten parasitischen 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 *Lernäopodiden*: *Achtheres percarum* Nordm. (Fig. 7).

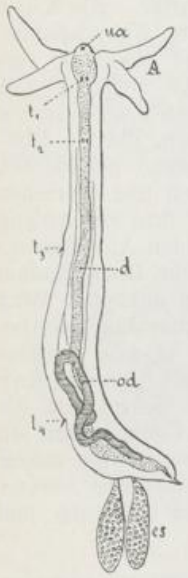


Fig. 372. *Lernaeocera esocina*, Weibchen (aus Lang nach Claus). *ua* Stirnauge, t_1—t_4 rudimentäre Thoraxextremitäten, *d* Darm, *od* Oviduct, *es* Eiersäckchen, *A* armartige Fortsätze am vorderen Körperende.

III. Unterordnung. *Branchiuren*, mit der kleinen Familie der *Arguliden* oder *Karpfenläuse* (Fig. 373), Krebse von etwa 1 cm Länge, die sich mit Hilfe von Saugnäpfen 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 und Maxillen einbohren. Sie sind vermöge der vier Paar wohl entwickelter Ruderfüße vorzügliche Schwimmer. Der Körper hat die Gestalt eines

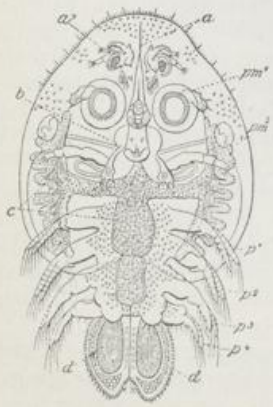


Fig. 373. *Argulus foliaceus* (aus Leunis-Ludwig). *a* Stachel, a^1 Antenne, pm^1, pm^2 erster und zweiter Pes maxillaris, *b* Mund, *c* Darm mit Leber, *d* Abdomen, p^1—p^4 Spaltfüße des Thorax.

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 Leberblindschläuchen und ein im Bauchabschnitt gelegenes Herz besitzen. *Argulus foliaceus* L.

II. Ordnung. Branchiopoden, Kiemenfüßler.

Obwohl die *Branchiopoden* eine im höchsten Grade einheitliche Gruppe bilden, ist es nicht möglich, auch nur einen auf die Ordnung beschränkten, systematisch brauchbaren Charakter ausfindig 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 gewöhnlichen Spalt- oder Gehfüßen, 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 und können andererseits auch am Ende der Reihe wieder verschwinden. 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.

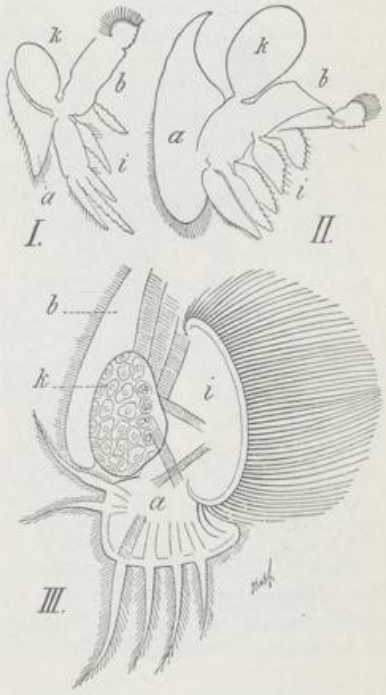


Fig. 374. Branchiopodenfüße. *I* und *II* zweites und sechstes Bein von *Branchipus Grubei* (nach Gerstäcker). *III* viertes Bein von *Daphnia sima* (nach Claus). *b* Basis, *a* Außenast, *i* Innenast, *k* Kiemensäckchen.

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 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.

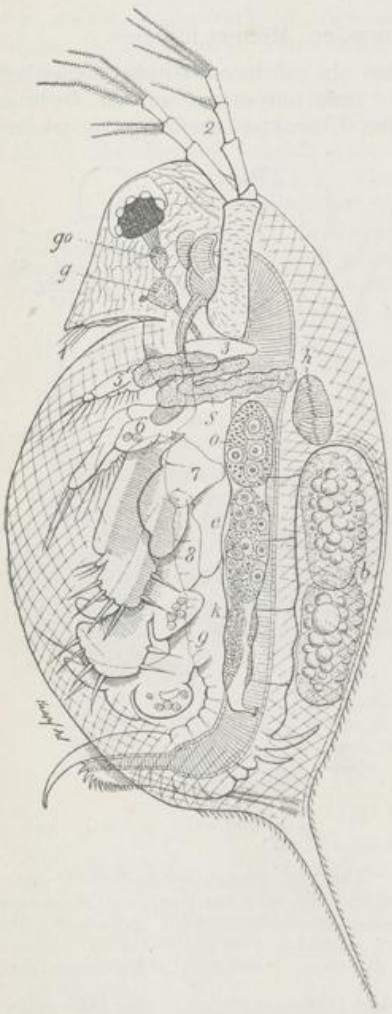


Fig. 375. *Daphnia pulex*. *go* Ganglion opticum, darüber Opticus und zusammengesetztes Auge, *g* oberes Schlundganglion mit Naupliusauge, *s* Schalendrüse, *h* Herz, *o* Ovar, *e* Eianlagen, *k* Keimstätte. Die Eianlagen lösen sich aus der Keimstätte ab, bilden bei *e* Gruppen von 4 Zellen; aus diesen entsteht 1 Ei (*o*) mit 3 abortiven Eiern; das wachsende Ei mit seinen 3 abortiven Eizellen (Dotterzellen) rückt (wiederum bei *c*) 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), *4—9* die 5 Beinpaare; Darm mit Leberhörnchen durch Ringelung deutlich gemacht.

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 dünnschalig 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.

I. Unterordnung. Die *Phyllopoden*, *Blattfüßler*, sind segmentreiche, meist mehrere Centimeter große Tiere mit langgestrecktem Herz und deutlichen Kiemenblattfüßen, welche zu einer halb schwimmenden, halb kriechenden Bewegung dienen, während die zweite Antenne zur Fortbewegung nicht benutzt wird. 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 Manteldupliktur 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 abgeplattetenKörper zum größten Teil von oben zudeckt; *Apus cancriformis* J. C. Schäff., 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 Hermanni* Brongn.

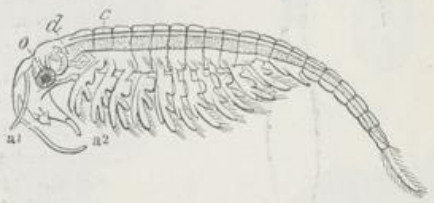


Fig. 376. *Branchipus stagnalis* (nach Leunis-Ludwig). a^1 erste, a^2 zweite Antenne, *o* Facettenauge, *d* Darm, *c* Herz.

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, in einen Stachel auslaufende Knickung in der medianen Rückenlinie in eine linke und rechte Schalenklappe abgeteilt, welche vom Kopf durch eine Kerbe abgegrenzt werden; 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 Anlage 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. Eingetrockneter 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.

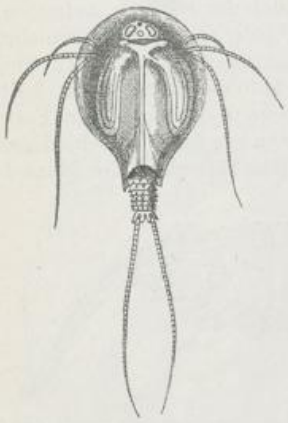


Fig. 377. *Apus cancriformis* (nach Leunis-Ludwig); der größte Teil der Segmente von einer unpaaren Rückenfalte zugedeckt.

Cladoceren mit gut entwickelter Schale sind die *Daphniden: Daphnia pulex* 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 mu-

schelähnlich; 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 Schalenschluß wird durch quer verlaufende 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 Structur und sind auch von Gattung zu Gattung sehr verschieden gestaltet; variabel ist auch der innere Bau der Tiere.

Fig. 378. Fig. 379. Fig. 380.

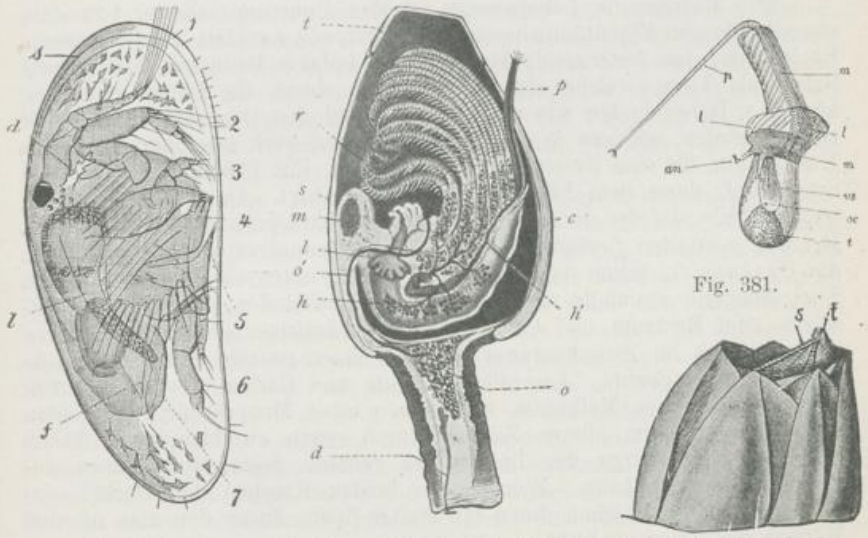


Fig. 381.

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* Cementdrüse mündet an der Basis der I. Antenne (nach Claus).

Fig. 380. Männchen von *Alcippe 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*).

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. Cirripedien, Rankenfüßler.

Von allen Crustaceen weichen die *Cirripedien* dadurch ab, daß sie die freie Ortsbewegung aufgegeben haben und nach Art der Brachio-

poden 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 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 ersten Antennen bedingen die erste Befestigung, die eine dauernde wird, indem eine 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 Cirripedien erklärt werden müssen. Es ist klar, daß festsitzende Tiere ein viel höheres Bedürfnis nach Schutz haben als Tiere, welche sich den Feinden durch die Flucht entziehen können. Daher finden wir nicht nur wie bei den Ostracoden linke und rechte Schalen, sondern in der Regel in diesen noch besonders erhärtete Kalkplatten, die man Scuta und Terga nennt (Fig. 113, 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, kahnartiges 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 von einer gemeinsamen Kalkbasis, wie Zinnen einer Mauerkrone, 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 klafft 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 *Cirripedien* 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 Basal-

platte. 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 Cirripedien 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 mikroskopisch kleine Tiere mit äußerst vereinfachter Organisation, welche in der Mantelhöhle der Cirripedien nahe der Geschlechtsöffnung leben. Der gänzlich ungegliederte Körper ist in einen Sack, die weichhäutig gewordene Schale, eingeschlossen und mit den Antennen fest verankert; aus der Öffnung des Schalensacks tritt der lange Penis hervor. Da die äußere Erscheinung der Cirripedien 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.

I. Unterordnung. *Lepadiden.* Cirripedien mit Stiel; Schale hauptsächlich von Scuta, Terga und Carina gebildet, zu denen bei den Gattungen *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., ein weichhäutiger Cirriped, der auf Haien schmarotzt und zu den *Rhizocephalen* überleitet.

II. Unterordnung. *Balaniden.* Cirripedien 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 die 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 Cirripedien 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 Schalenspalte ist eine kleine Öffnung geworden, die man leicht irrtümlich 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 ausschlüpfenden 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. 382, 383).

Fig. 382.

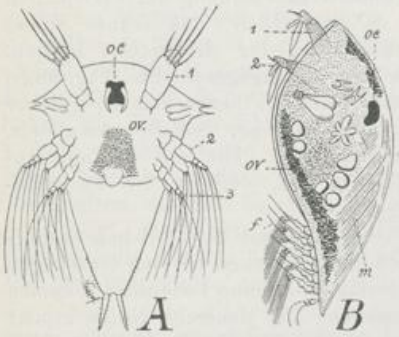


Fig. 383.

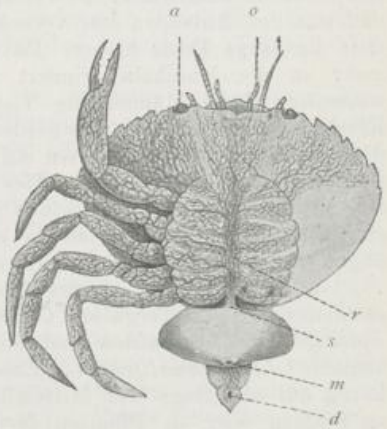


Fig. 382. Nauplius und Cyprisstadium von *Sacculina carcini*. *1* erste Antenne, *2* zweite Antenne, *3* Mandibel, *oc* Naupliusauge, *ov* Ovarialanlage, *m* Muskeln, *f* Rankenfüße (Fig. 382 und 383 nach Delage).

Fig. 383. *Sacculina carcini*, befestigt an *Carcinus maenas*, dessen Abdomen zurückgeschlagen ist. *m* Schalenöffnung, *s* Stiel, *r* Wurzelgeflecht, welches die Eingeweide des Wirts umspinnt, die Kiemenregion freilassend; *a* Antenne, *o* Auge, *d* After der Krabbe.

Von den typischen *Cirripedien* weichen erheblich kleine, im Mantel und den Schalen von Cirripedien und Muscheln parasitierende Formen ab, welche man in den weiteren Ordnungen der *Abdominalia* (*Alcippe lampas* Hanc.) und *Apodes* (*Protolepas bivincta* 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 zwei gewöhnlich 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 letzen Jahren wurden Exemplare von *Triarthrus Becki* im Ober-Silur (Utica-Schiefer von Nordamerika) gefunden, an denen auch die Extremitäten gut erhalten sind (Fig. 385). Dieselben sind stark behaarte Spaltfüße an sämtlichen Rumpfsegmenten. Am Kopf sitzen 5 Extremitäten; 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* ungemein primitive Formen, primitiver als irgend welche 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).

Fig. 384.

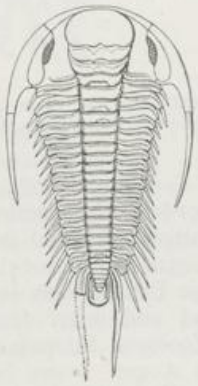


Fig. 385.

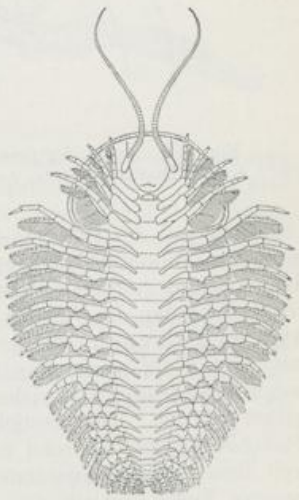


Fig. 384. *Paradoxides bohemicus* (aus Zittel).

Fig. 385. *Triarthrus Becki* Green, von der Bauchseite aus gesehen, restauriert (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.

II. Unterklasse.

Malacostraken.

Wie wir gesehen haben, stimmen alle *Malacostraken* darin überein, daß sie als ausgebildete Tiere (mit Ausnahme der *Asseln*) 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 stets 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.

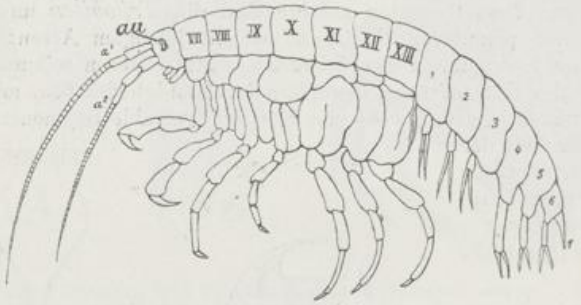


Fig. 386. *Amphithoë* (aus Gerstäcker). a^1 erste, a^2 zweite Antenne, *VII—XIII* die 7 freien Thoraxsegmente, *1—7* die Abdominalsegmente, *au* Auge.

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 Gelenk beweglich mit dem Kopf verbunden sind und daher früher allgemein und auch neuerdings wieder von vielen Zoologen für präantennale Extremitäten gehalten wurden. 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 lamellösen 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 lang gestreckten 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

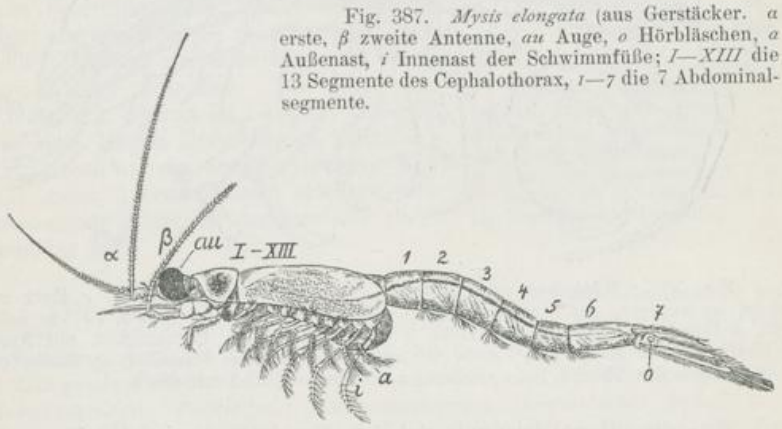


Fig. 387. *Mysis elongata* (aus Gerstäcker. *α* erste, *β* zweite Antenne, *au* Auge, *o* Hörbläschen, *a* Außenast, *i* Innenast der Schwimmfüße; *I—XIII* die 13 Segmente des Cephalothorax, *1—7* die 7 Abdominalsegmente.

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 Kopf völlig getrennt bleiben, *schizopoden*ähnlich im Bau des Schwanzfächers, der gestielten Augen, der spaltfüßigen Thoracalbeine, in der Verteilung der Segmente (5+8+7), aber abweichend von allen *Malacostraken* durch die Lage der weiblichen und männlichen Geschlechtsöffnungen am 13. und 14. Segment (?) und die rudimentäre Beschaffenheit der Innenäste an den Pleopoden. Epipodiallamellen erinnern an die *Amphipoden*, das antennale Hörbläschen an die *Decapoden*.

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 zusammengerückt 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 5—6 Paar Pedes spurii des Abdomens Spaltfüße. Stets extremitätenlos ist am ganzen Körper nur das letzte Abdominalsegment, welches übrigens bei den *Amphipoden* nicht allgemein als ein Segment anerkannt, sondern vielfach nur als ein Anhang des VI. Segments (Afterklappe) angesehen wird.

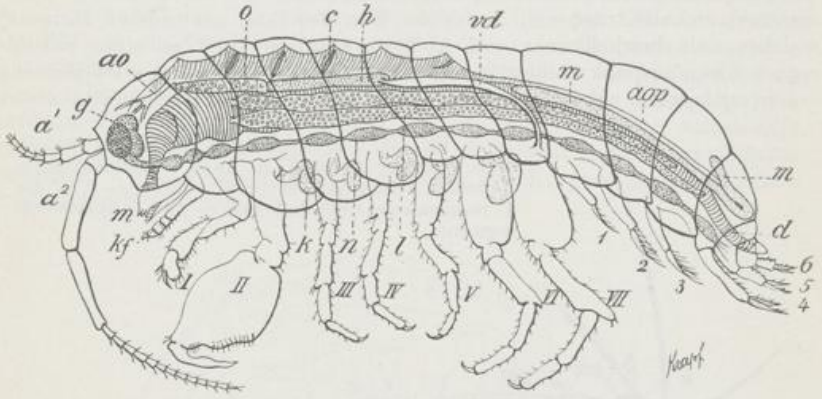


Fig. 388. Männchen von *Orchestia cavimana* (nach Nebeski). *c* Herz mit Ostien, *ao* vordere, *aop* hintere Aorta, *o* rudimentäres Ovar, *h* Hoden, *vd* Vas deferens, *d* Darm, *m* Malpighisches Gefäß, *l* Leberschläuche, *g* Hirnganglion mit Auge, *n* Bauchmark, *k* Kiemen, a^1 erste, a^2 zweite Antenne, *m* Mandibel, *kf* Kieferfuß, *I—VII* Beine des Thorax, *1—3* vordere, *4—6* hintere Abdominalfüße.

Was die innere Anatomie anlangt (Fig. 388), so ist das Nervensystem interessant, weil es in auffallend klarer Weise den Bau eines Strickleiternervensystems veranschaulicht. Der Darm ist ein gerade gestrecktes Rohr mit einer als Kaumagen dienenden Anschwellung am Ende des Ösophagus. In den Darm münden zweierlei Drüsen, einige Leberschläuche dicht hinter dem Kaumagen, in den Endabschnitt 2 excretorische Kanäle, die man, wie bei den Insecten, Vasa Malpighii nennt. Atmungs- und Circulationsorgane 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 Epimeralplatten verbreitert; einige von ihnen tragen nach innen zarthäutige 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 Brutplatten (*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 rudernd, 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.

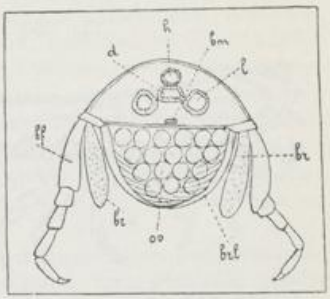


Fig. 389. Schematischer Querschnitt durch den Thorax eines Amphipoden, *Corophium longicorne* (aus Lang nach Delage). *d* Darm, *h* Herz, *bm* Bauchmark, *l* Leber, *br* Kieme, *brl* Brutlamelle, *ov* Eier im Brutraum, *bf* Brutfüße.

Die 3 Unterordnungen zeigen eine fortschreitende Tendenz zu parasitischer Lebensweise. I. Die *Crevettinen* sind vollkommen freilebende, schlanke, 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 ausgefressen und zu einem Tönnchen abgerundeten Cellulosemantel 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 Hydroidpolypen schmarotzen die lang gestrecken *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 rudernd. 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, wie bei allen Malacostraken, das letzte Abdominalsegment extremitätenlos;

am vorletzten befindet sich eine Extremität, die je nach ihrer Verwendung verschieden aussieht; bei schreitenden Asseln (Fig. 390) ist dieser 5. Pleopode ein griffelförmiger Spaltfuß, bei schwimmenden Asseln dagegen sind Innen- und Außenast zu Ruderplatten geworden (Fig. 391), welche gemeinsam mit dem letzten Abdominalsegment einen

Fig. 390.

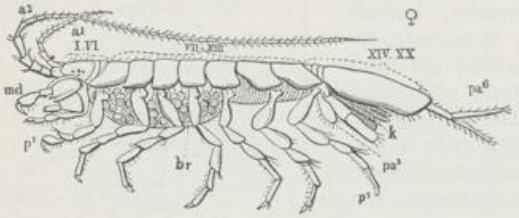


Fig. 391.

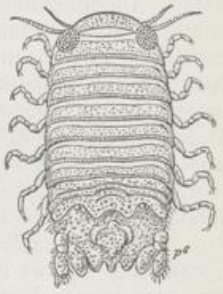


Fig. 390. *Asellus aquaticus* (aus Leunis-Ludwig). a^1 erste, a^2 zweite Antenne, *md* Mandibel, p^1—p^7 Beine des Thorax, pa^1—pa^6 Pedes spurii des Abdomens, zum Teil zu Kiemen (*k*) modifiziert, *br* Brutraum, *I—VI* die 6 verschmolzenen Kopfsegmente, *VII—XIII* die 7 Thoraxsegmente, *XIV—XX* die zum Teil verschmolzenen Abdominalsegmente.

Fig. 391. *Cymothocea emarginata*, vom Rücken gesehen (nach Gerstäcker). p^6 die letzten (fünften) Pedes spurii, welche Schwimmplatten darstellen.

breiten, zum Rudern geeigneten Fächer abgeben. Die vier 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.

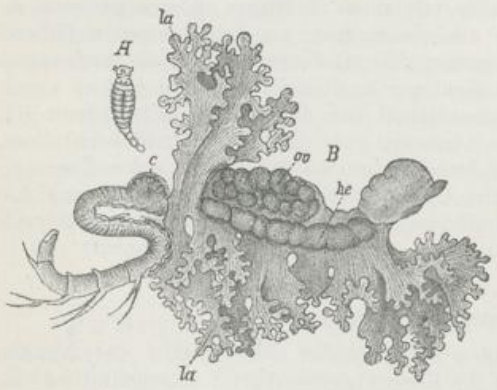


Fig. 392. *Entoniscus porcellanea* (aus Gerstäcker nach Müller). *A* Männchen, *B* Weibchen; *la* Brutlamellen, *c* Herz, *ov* Ovar, *he* Leber.

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 Insecten 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. *Cryptoniscus* ist ein unförmlicher Schlauch, der sich am Stiel von *Sacculina* ansaugt und, nachdem er das Abfallen dieses Parasiten veranlaßt hat, dessen Stiel und Wurzelgeflecht zur eigenen Ernährung weiter benutzt. Am merkwürdigsten sind die *Entonisciden* (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 hermaphrodit, haben aber außerdem supplementäre Zwergmännchen (Fig. 392 *A*).

Mit griffelförmigen fünften Pleopoden sind ausgerüstet die Landasseln, *Onisciden: Oniscus murarius* Cuv., Mauerassel, 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* (*Cymothocea 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.

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 locomotorische Function 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 Chitin-

falte 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* tragen einige derselben Brutplatten. Von den Spaltfüßen des Abdomens sind die des 6. Paares stets 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 hertreibende 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 Abdominalextremitäten. Merkwürdigerweise enthalten die Innenäste häufig (*Mysideen*) ein fast vollkommen geschlossenes Hörbläschen 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 (*Euphausien*) oder der Bauchfüße (*Siriella*).

Am verbreitetsten ist die Familie der *Mysideen*, in Nord- und Ostsee, sowie auch in anderen Meeren durch die wenige Centimeter 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 *Schizopoden*, 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 Thoraxsegmente 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 lang gestreckter Schlauch mit vielen Ostien bis in das Abdomen hinein erstreckt.

Die Familie der *Squilliden* (Heuschreckenkrebse) 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 *Flußkrebs*, 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 acht Paar Spaltfüßen der Schizopoden sind die 2—3 vordersten Paare zu Pedes maxillares geworden. So bleiben in der Regel fünf Paar locomotorische 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 *Flußkrebs*, das erste Beinpaar seine locomotorische Function, 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* u. *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 *d*). 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 *g*) 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 functionierende Anhänge. Daher sind beim Weibchen die ersten Pleopoden rudimentär oder gänzlich rückgebildet, umgekehrt fehlen wenigstens bei den *Krabben* die Pleopoden 3—6 dem Männchen.

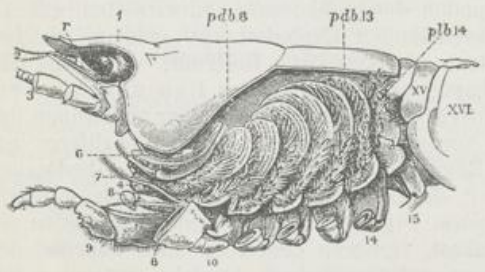


Fig. 394. Kiemen des *Flußkrebses*, durch Abschneiden des Kiemendeckels freigelegt. *1* Augenstiel mit Auge, *2* und *3* Antennen, *4—6* Kiefern, *7—9* Kieferfüße, *10—14* die basalen Enden der Thoraxbeine mit den Kiemenanhängen (*pdb*), *pdb*^{8}, *pdb*^{13}, *pdb*^{14} die Anhänge der gleich numerierten Extremitäten, *XV*, *XVI* erstes und zweites Abdominalsegment, *15* erster Pes spurius, *r* Rostrum.

Kiemen, Lunge.

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

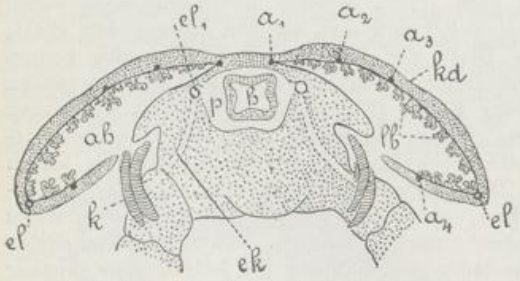


Fig. 395. Lunge von *Birgus latro*, auf einem schematischen Querschnitt durch das Tier auf der Höhe des Herzens dargestellt (aus Lang nach Semper). *kd* Kiemendeckel mit zuführenden Gefäßen (a^1—a^4) und Lungenbüscheln (*lb*) auf seiner Innenseite umgibt die Atemhöhle (*ah*); *el* Blutgefäße, die zum 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.

gewahrt 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 Extremitätenbasis 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 functionsfähig 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).

Fig. 396. Fig. 397. Fig. 398.

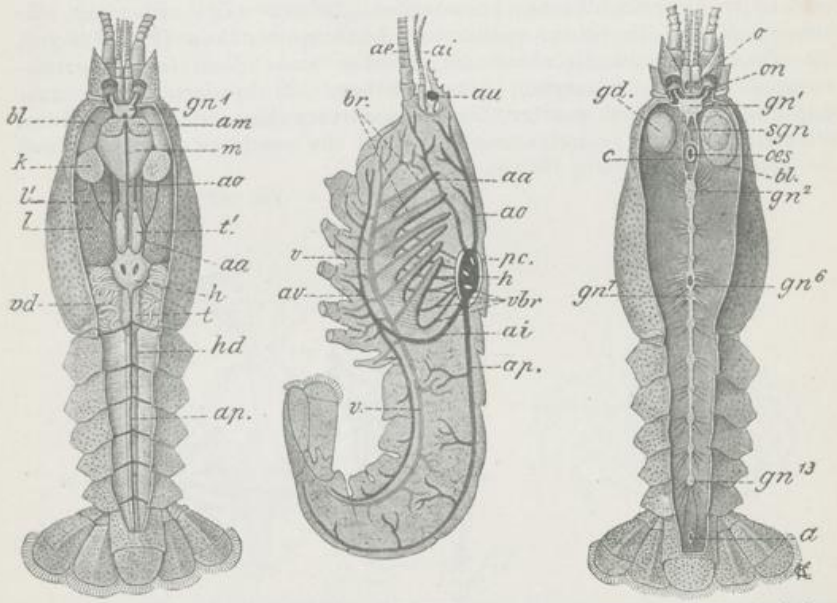


Fig. 396—398. Anatomie des Flußkrebses. Fig. 396. Rückendecke des Cephalothorax und Abdomens entfernt, um die Lage der Eingeweide zu zeigen. Fig. 397. Schema der Blutcirculation. Fig. 398. Alle Eingeweide mit Ausnahme der grünen Drüse und des Nervensystems entfernt. Rechts auch die Harnblase erhalten. 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, *l'* Ausführgang derselben, *am* Muskeln des Magens, *hd* Hinterdarm, *a* After, *t* unpaarer, *t'* paariger Teil des Hodens, *vd* Vas deferens, *o* Gehörbläschen, *on* Nervus opticus, gn^1 oberes Schlundganglion, gn^2—gn^{13} Ganglien des Bauchmarks, *sgn* sympathische Nerven, *c* Schlundcommissuren, *k* Kaumuskeln.

Ein sicher konstatiertes Beispiel ist *Birgus latro*, dessen Atemhöhle durch eine Einschnürung in 2 Etagen geteilt ist, eine obere, welche als Lunge functioniert, eine untere, welche die Reste von Kiemen beherbergt.

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.

Darm. Der Darm der Decapoden (Fig. 396) ist gerade gestreckt und besitzt eine ansehnliche Erweiterung in dem Kaumagen (*cs*), 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 „Butterkrebs" sich seine Schale neu bildet. Hinter dem Kaumagen münden die beiden, aus fein verästelten Drüsenschläuchen bestehenden „Lebern" (*Lr*). Ebenfalls sehr ansehnlich sind die beiden spangrünen Antennendrüsen (Fig. 398 *gd*), die mit einer großen Harnblase (*h*) versehen sind. Vom Geschlechtsapparat ist als interessant hervorzuheben, daß die dorsal dicht unter dem Herzen gelegenen paarigen Geschlechtsdrüsen (Fig. 399, 400) in ihrem hinteren Abschnitt verschmelzen, während die vorderen Abschnitte und die Ausführwege paarig bleiben.

Niere, Geschlechtsorgane.

Fig. 399. Fig. 400. Fig. 401.

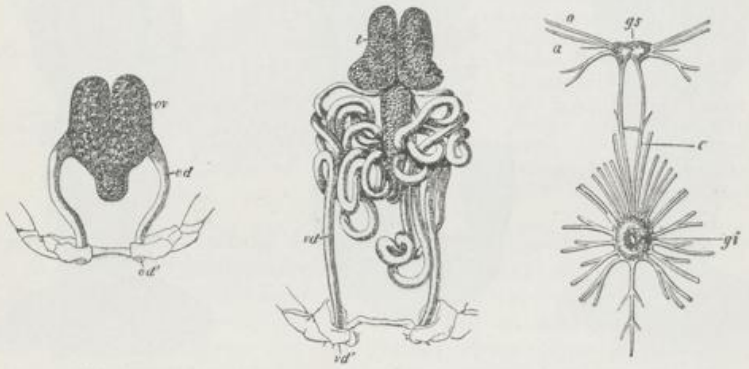


Fig. 399. Weibliche Geschlechtsorgane des *Flußkrebses*. *ov* Ovar, *od* Oviduct, *od'* Mündung desselben an der Basis der 11. Extremität (aus Huxley).

Fig. 400. Männlicher Geschlechtsapparat des *Flußkrebses*. *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* Schlundcommissuren, *gi* Bauchmark, zu einer einzigen Ganglienmasse verschmolzen.

Nervensystem. 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 meistens wie bei unserem Fluskrebs das Bauchmark des Nervensystems eine gegliederte Ganglienkette 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 Schlundcommissuren zusammenhängt.

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*) 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 Flußkrebs und einige andere Decapoden haben die Metamorphose verloren; sie haben aber im

Fig. 402.

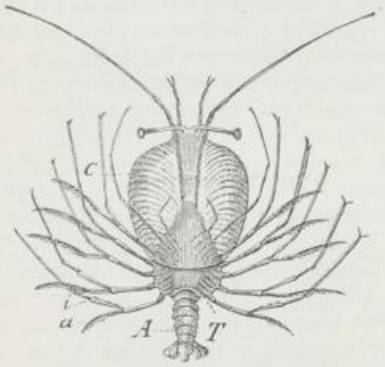


Fig. 403.

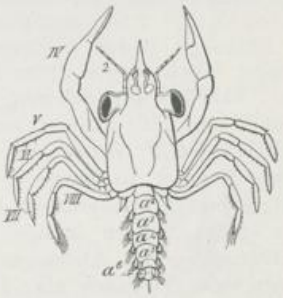


Fig. 402. Phyllosomalarve (Mysisstadium) von *Palinurus* (nach Gerstäcker). *i* Kopf, *T* Thorax, *A* Abdomen, *a* Außenast, *i* Innenast der Thoracalgliedmaßen.

Fig. 403. Megalopalarve von *Portunus*. *2* zweite Antenne, *IV—VIII* die Thoracalextremitäten, a^2—a^6 die Segmente des Abdomens (a^6 bezeichnet, anstatt des sechsten, das siebente Abdominalsegment) (aus Lang nach Claus).

Embryonalleben ein lang anhaltendes Stadium, auf dem nur 3 Extremitätenpaare vorhanden sind, das Naupliusstadium. Der unserem Flußkrebs nahe verwandte Hummer verläßt das Ei auf dem Mysisstadium. Unterschiede in der Entwicklung können sogar bei derselben Art vorkommen: die Garneele *Palaemonetes varians* verläßt im Meer als Zoëa, im Süßwasser auf vorgerücktem Mysisstadium das Ei.

I. Unterordnung. *Macruren*. 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 Schwimmfußäste versehen; der letzte Kieferfuß langgestreckt und beinartig. Auch gleichen die *Natantien* den *Schizopoden* in der starken Entwicklung eines schuppenartigen Anhanges der II. Antenne. 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 caramote* 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*), Flußkrebs; 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 norwegicus* 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. *Scyllarus arctus* F., Bärenkrebs. 3. *Paguriden*, Einsiedlerkrebse, zeigen infolge ihrer Lebensweise die ersten Anfänge von Verkümmerung des Abdomens (Fig. 404), werden daher mit den *Galatheiden* 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 Aktinien mit sich herum, so der *E. prideauxi* Leach., die *Adamsia palliata* Boh. (vergl. S. 147). Beginn und Verkümmerung des Abdomens zeigt auch der in Erdlöchern nistende, die Kiemenhöhle als Lunge benutzende *Birgus latro* Herbst, der Kokosnußräuber; er soll nachts Kokosnußpalmen erklettern und von ihren Früchten leben.

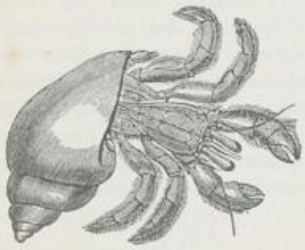


Fig. 404. *Pagurus barbatus* mit seinem Schneckenhaus (nach Schmarda).

II. Unterordnung. *Brachyuren, Krabben.* Abdomen rudimentär und gegen den breiten hartgepanzerten Cephalothorax eingeschlagen; Seitenteile der Schwanzflosse rudimentär oder vollkommen fehlend; Antennen klein, Hörgrübchen geschlossen, 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. *Oxystomen*. 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 Mangrovesümpfe; 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.

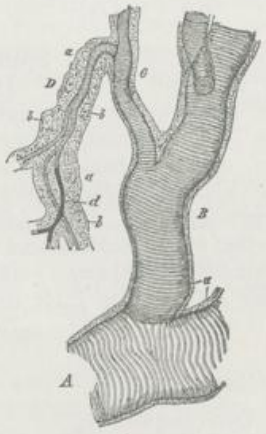


Fig. 405. Tracheenbüschel einer *Raupe* (aus Gegenbaur). *A* Hauptstamm, *B*, *C*, *D* Verästelungen; *a* Epithel mit Kernen (*ε*), *d* Luftinhalt der Tracheen.

Fig. 406.

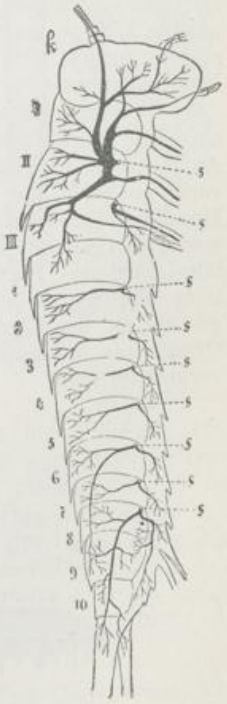


Fig. 406. Tracheensystem der rechten Seite von *Machilis maritima* (aus Lang nach Oudemans). *s* Stigmen und Tracheenbüschel, *k* Kopf, *I—III* Thoraxsegmente, *1—10* Abdominalsegmente.

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 Einstülpungen der Haut und haben daher auch die Structur 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 eine Antenne. 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 functionieren (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 Vorläufer

der *Tracheaten* bezeichnen kann, die sich von den *Anneliden* sehr frühzeitig abgezweigt haben. An die *Anneliden* werden wir erinnert durch die Anwesenheit typischer, bei Arthropoden in so charakteristischer Weise sonst nicht 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 undeutlich gegliedert und noch nicht scharf gegen den Körper abgesetzt sind. Fast sämtliche Rumpfsegmente sind mit Beinen ausgerüstet, der einheitlich erscheinende Kopf mit 3 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 Secret wird weit herausgespritzt und dient zum Einfangen von Insekten (Fig. 408 *sd*).

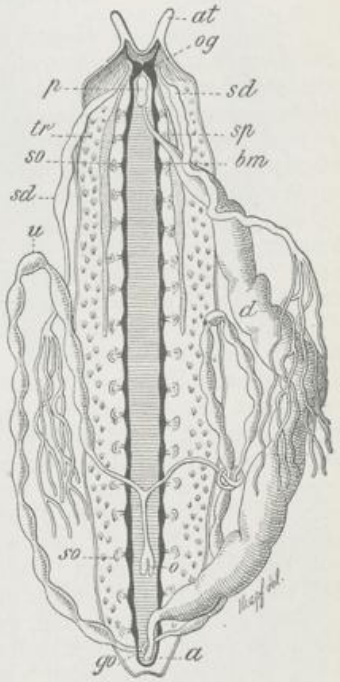


Fig. 408. Anatomie eines weiblichen, vom Rücken geöffneten *Peripatus* (kombiniert aus Zeichnungen von Balfour und Moseley). *at* Antennen, *og* Hirn, *bm* Bauchmark, *ph* Pharynx, *d* Darm, *sp* Speicheldrüsen, *sd* Schleimdrüsen, *o* Ovar, *u* Uterus, *go* Geschlechtsöffnung, *a* After, *tr* Tracheenbüschel, *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 Strickleiternervensystems vorbereitend; sie hängen hinter dem After untereinander zusammen.

Zur Vervollständigung der Schilderung sei noch hervorgehoben, daß das gerade gestreckte Darmrohr (*ph* u. *d*) nur mit Speicheldrüsen (*sp*) versehen 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. Alle übrigen Körpersegmente, höchstens 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. Die Beine bestehen aus 6—7 Gliedern, 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 Strickleiternervensystem 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. Jedes Rumpfsegment — oder, wie bei den Scolopendren, wenigstens jedes zweite Segment — hat ein Paar Tracheenbüschel; nur die Kopfsegmente haben keine eigenen Stigmen und werden von dem angrenzenden Rumpf aus mit Luftröhren versorgt. Das Herz erstreckt sich durch den größten Teil des Körpers und gleicht im Bau und in der Anwesenheit von Flügelmuskeln dem Insektenherzen, gibt aber zahlreiche Arterien ab. Der Darm, meist ein gerade gestrecktes Rohr, besteht aus Anfangs-, Mittel- und Enddarm, in letzteren münden 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 oder Extremitäten rechtfertigen die Diplopoden noch am meisten den Namen der gesamten Klasse (Fig. 409). Jedes Segment besteht aus einer Rücken- und einer Bauchschiene. Gewöhnlich sind die Rückenschienen, deren Seitenteile als Pleuren abgegliedert sein können, hoch gewölbt und so gebogen, daß sie fast allein schon zu einem Ring zusammenschließen und nur wenig Raum für die kleinen, 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).

Ein noch auffallenderes Merkmal der Diplopoden ist die Doppelnatur ihrer Segmente, welche, durch Verschmelzung zweier Segmentanlagen entstanden, je zwei Herzkammern, zwei Paar Tracheenbüschel, zwei Paar Bauchganglien und vor allem zwei Paar Extremitäten haben. Nur die 4—5 ersten Rumpfsegmente 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.

Fig. 409. Fig. 410.

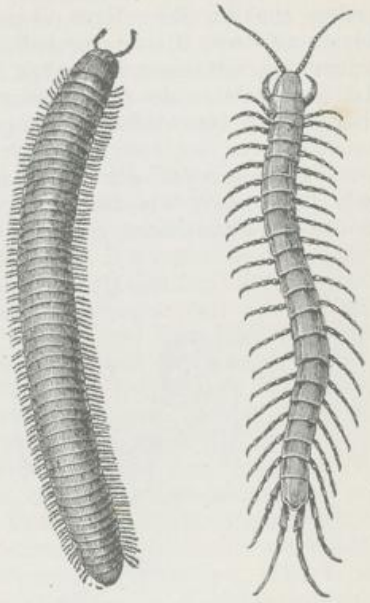


Fig. 409. *Julus maximus.*
Fig. 410. *Scolopendra morsitans* (Beide Zeichnungen nach Schmarda).

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 zweiten Segment mündende Ausführgänge entsenden. Dem Männchen dient das Beinpaar des 7. Segments zur Begattung. Die aus dem Ei ausschlüpfenden 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 gedrungenem Körper, der, wie bei den Kugelasseln, ventral eingerollt werden kann. *Glomeris pustulata* Latr. 3. *Polydesmiden*, *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. — Im Gegensatz zu den *Diplopoden* liegen die Geschlechtsorgane weit vorn, die unpaare Geschlechtsmündung, wie bei den Insekten, vor dem After.

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

Fig. 411.



Fig. 411. Mundbewaffnung eines *Julus* (nach Latzel). *2* Mandibeln von *J. molybdinus*, *3* Gnathochilarium (verschmolzene Maxillen) von *J. luridus*.

Fig. 412.

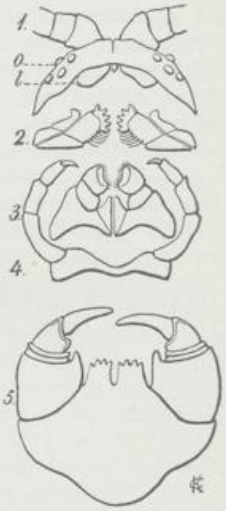


Fig. 412. Kopfgliedmaßen und Kieferfüße von *Scolopendra morsitans*. *1* Antennen, *2* Mandibeln, *3* Maxillen (Gnathochilarium), *4* erste Kieferfüße (zweite Maxille), *5* zweite Kieferfüße, *o* Ocellen, *l* Oberlippe.

lebende, 25 cm lange *Scolopendra gigantea* L. wird selbst von den Menschen wegen ihrer Giftigkeit gefürchtet. *Sc. morsitans* Gerv. (Fig. 412) in Brasilien. 3. *Scutigeriden*, 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 *Pauropoden* 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 zusammengenommen. 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 Functionen und die Staatenbildung. Für die Descendenztheorie 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.

Körpergliederung.

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 fünf 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 allen Insekten (vergl. Körpergliederung der *Hymenopteren*) in ihrer Segmentzahl gleich. — Die Brust ist deutlich in drei Ringe gegliedert:

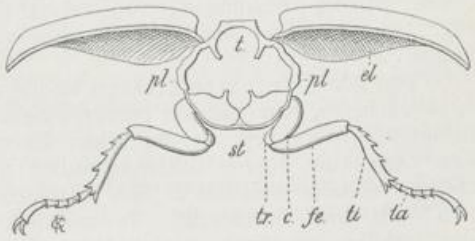


Fig. 413. Mesothorax eines *Hirschkäfers*, mit Elytren und Beinen. *t* Notum, *pl* Pleuren, *st* Sternum, *el* Elytren, *c* Coxa, *Tr* Trochanter, *fe* Femur, *ti* Tibia, *ta* Tarsus.

Pro-, Meso- und Metathorax, von denen ein jeder (Fig. 413) aus dreierlei unbeweglich verbundenen 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, auch 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, aus 3 aufeinanderfolgenden Ganglien besteht (Proto-, Deuto-, Tritocerebrum).

Extremitäten.

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*) eine Reihe kleiner Glieder zusammen, von denen das letzte die beiden Klauen trägt; je nach ihrer Zahl spricht man von einem 3-, 4-, 5gliedrigen 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.).

Mundgliedmaßen.

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 sie von links und rechts 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 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 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 ihrerseits 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. 440). Am Stipes sitzt ferner der 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 der periphere Abschnitt fehlt.

Den kauenden Mundgliedmaßen stehen am nächsten, mit ihnen durch vielerlei Übergänge verbunden, die leckenden Mundgliedmaßen der *Bienen* und *Hummeln* (Fig. 415). Oberlippe (*lr*) 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 functionell 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 Para-

glossen (*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 Rinnen-

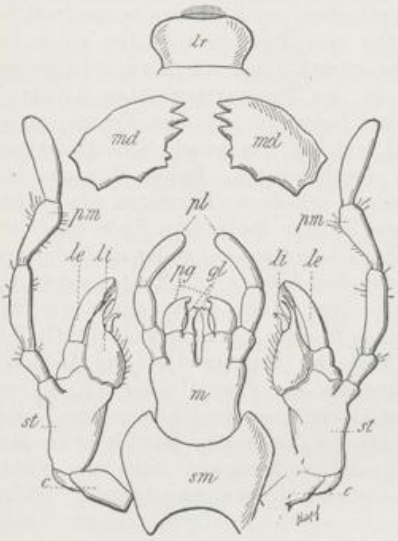


Fig. 414. Kauende Mundgliedmaßen der Schabe (*Periplaneta orientalis*).

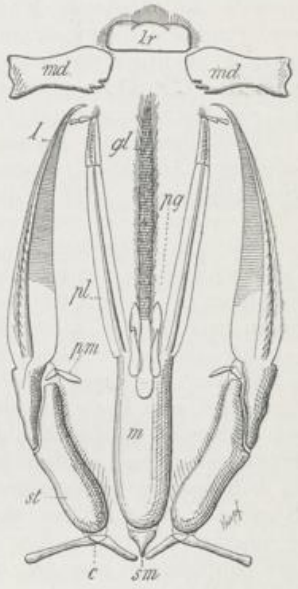


Fig. 415. Leckende Mundgliedmaßen der Hummel (*Bombus terrestris*).

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.

ränder sind zusammengebogen und einander genähert bis auf einen schmalen dorsalen Spalt, dessen Verschluß durch Einfügung der Oberlippe (*lr*) bewirkt wird. Im Innern des durch Ober- und Unterlippe gebildeten Rohres liegen 4 Stiletts, 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 Stilett 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 Stiletts auf 4 und 3 oder gänzlicher Mangel 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 aufeinandergefügten Rändern, den linken und rechten Außenladen der Maxillen. Die Maxillartaster sind nur bei *Motten* gut entwickelt, zeigen im übrigen alle Stufen der Rückbildung bis zu völligem Schwund. Oberlippe (*lr*) 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,

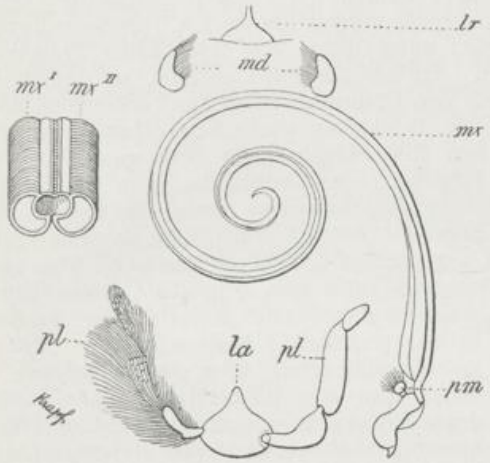


Fig. 416. Mundgliedmaßen eines *Schmetterlings* (nach Savigny). Anstatt der rechten Maxille ein Stück des Rüssels dargestellt, um zu zeigen, wie die linke (mx^{I}) und rechte Maxille (mx^{II}) sich zu einem Rohr vereinen; am rechten Palpus ist die Behaarung weggelassen.

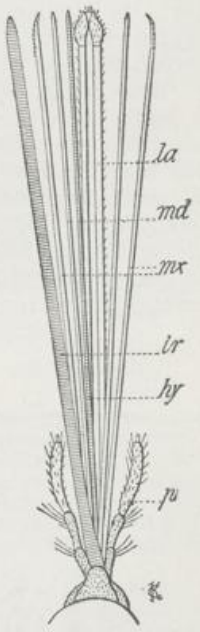


Fig. 417.

Fig. 417. Mundgliedmaßen einer Mücke *Culex pipiens*); die Rinne der Unterlippe durch Zurückklappen der Oberlippe geöffnet, und die Stechborsten herausgenommen (nach Muhr).

daß bei den Raupen umgekehrt die Mandibeln kräftige Beißzangen sind, die Maxillen kleine Höcker darstellen und die Unterlippe nur in den mit den Spinndrüsen verbundenen Teilen besser ausgebildet ist: ein schöner Beweis, wie die Lebensweise des Tieres den Bau der Organe bestimmt.

Abdominale Gliedmaßen.

Im Gegensatz zu den beiden vorderen Körperabschnitten ist das 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.

Flügel.

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.

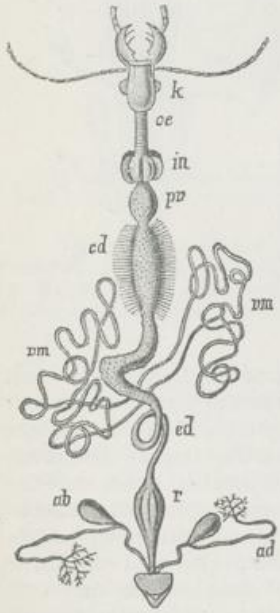


Fig. 418. Darm von *Carabus auratus* (aus Lang nach Dufour). *k* Kopf mit Mandibeln, Antennen und Augen, *oe* Ösophagus, *in* Ingluvies (Kropf), *pv* Proventriculus (Kaumagen), *cd* Chylusdarm mit Blindsäcken, *ed* Enddarm, *r* Rectum, *vm* Vasa Malpighii, *ad* Analdrüsen, *ab* Sekretblasen.

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 Aus-

stülpung, die sich bei Schmetterlingen 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 Function nach Excretionsorgane, gehören schon dem Enddarm an, der gewöhnlich in einen Dünndarm (*cd*) und einen zweiteiligen Dickdarm (*r*) (Colon + Rectum) differenziert ist. Als Rectaldrüsen werden Ausweitungen des Dickdarms bezeichnet. Echte Drüsen münden nur am Anfang und Ende des Darms, in die Mundhöhle 1—4 Paar Speicheldrüsen (*sp*), am After die zur Verteidigung dienenden, übelriechende Secrete liefernden Analdrüsen (*ad*). 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

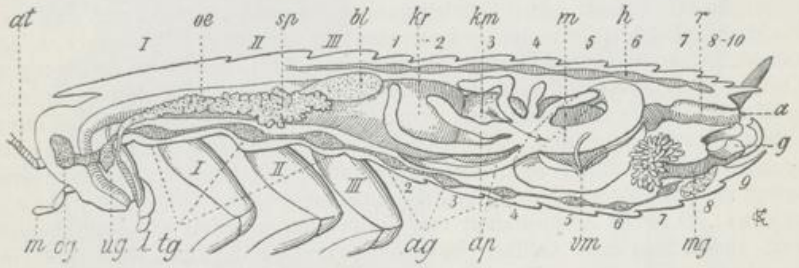


Fig. 419. Eingeweide einer männlichen Küchenschabe (*Periplaneta orientalis*) durch seitliche Öffnung der Leibeshöhle präpariert (unter Zugrundelegung einer Zeichnung von Huxley). *I—III* Thoraxsegmente, *1—10* Abdominalsegmente, *at* Antenne, *m* Palpus maxillaris, *l* P. labialis, *I—III* Beine, *og* oberes, *ug* unteres Schlundganglion, *tg* Brustganglien, *ag* Bauchganglien, *oe* Ösophagus, *sp* Speicheldrüse mit Speichelblase (*bl*), *kr* Kropf, *km* Kaumagen, *m* Magen (der Pfeil deutet die Verbindung von *km* und *m* an), *ap* Magenblindschläuche, *h* Herz, *r* Rectum, *a* After, *g* Geschlechtsöffnung, *vm* Vasa Malpighii, *mg* männliche Geschlechtsorgane.

Functionen dienen: die meisten sind Fettzellen und speichern Nährmaterialien auf; andere dienen der Excretion; dritte, wie die excretorischen Zellen in der Nähe des Herzens angehäuft, functionieren als lymphoide Organe, welche in das Blut gelangende Fremdkörper, z. B. eingespritzte Tusche, aufnehmen. Aus dem Fettkörper gehen 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.

Nervensystem. Sinnesorgane.

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 Correlation 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 diesen Seitenaugen finden sich häufig, und dann gewöhnlich in Dreizahl, namentlich bei gut fliegenden Insekten, kleine Ocellen von einfachem Bau, die Stirn- oder Medianaugen. Von den ausgebildeten Tieren können sich die Larven (z. B. bei *Käfern* und *Schmetterlingen*) dadurch unterscheiden, daß die Medianaugen fehlen, die Seitenaugen dagegen von Ocellen vertreten werden. 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 weit verbreitete und vielfach hoch entwickelte 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 einstreichende Atemluft. Die Stigmen sind zu diesem Zweck mit schwingenden Membranen ausgestattet, auch sind sie zum Abhalten von Schädlichkeiten mit komplizierten Verschlußvorrichtungen 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 mittelst Hauptröhren ermöglicht es, daß die Stigmen in vielen Körpersegmenten (bei *Dipteren* bis auf 1 Paar) rückgebildet werden. Am konstantesten finden sich die Stigmen am Abdomen in der Übergangshaut der Sterniten und Tergiten; 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.

Eine interessante Anpassung des Tracheensystems an den Wasseraufenthalt findet sich bei den Larven vieler *Archipteren* (*Libellen* und *Eintagsfliegen*, Fig. 420) und *Neuropteren*, selbst einiger *Lepidopteren*

(*Paraponyx*) und *Coleopteren* (*Gyriniden*), sie erhalten sich nicht selten auch bei den Imagines. Die Stigmen sind hier meist geschlossen: die Sauerstoffaufnahme erfolgt durch die Haut oder durch die sogenannten Tracheenkiemen, büschelförmige oder blattartige, von Tracheenverästelungen reichlich durchsetzte Anhänge der Körperoberfläche oder des Enddarms. Im Tracheensystem ist in solchen Fällen eine Sonderung eingetreten in einen durch Diffusion aus dem Wasser Sauerstoff aufnehmenden und ebendahin Kohlensäure abgebenden Abschnitt (Tracheengeäder der Haut und der Kiemen) und einen an die Gewebe und Organe herantretenden Abschnitt, welcher umgekehrt Kohlensäure gegen Sauerstoff eintauscht.

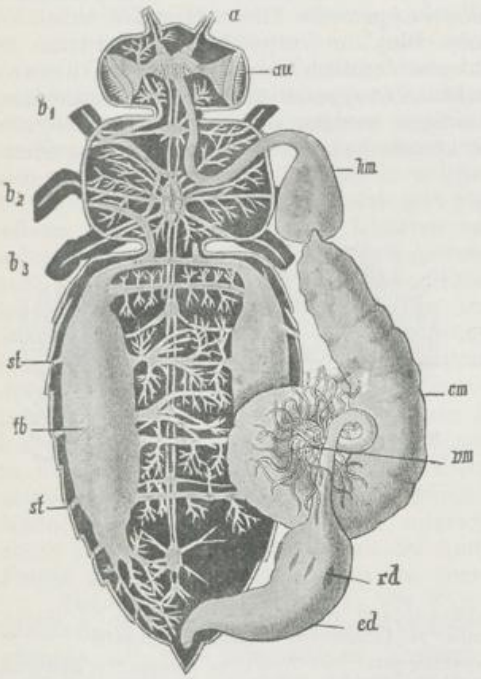


Fig. 421. Anatomie der *Honigbiene* (aus Lang nach Leuckart); *au* Facettenaugen, *a* Antennen, b_1—b_3 Beine, *tb* Tracheenblase mit ihren Hauptverästelungen, *st* Stigma, *hm* Honigmagen, *cm* Chylusmagen, *vm* Vasa Malpighii, *rd* Rectaldrüsen, *ed* Enddarm; außerdem ist in der Zeichnung das Nervensystem zu sehen.

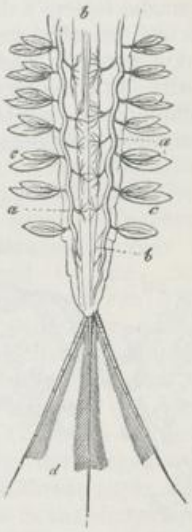


Fig. 420. Hinterleib der Larve von *Cloëon dipteron* mit Tracheenkiemen (*c*), *a* Tracheenlängsstämme, *b* Darm, *d* Schwanzborsten oder Cerci (aus Gegenbaur).

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 Contraction einen Druck auf die Eingeweide ausüben und zugleich den Pericardialsinus erweitern. Eine gewisse Regelmäßigkeit der Circulation wird durch die Anordnung der Eingeweide, des Fettkörpers und der Muskeln bedingt, besonders in den Extremitäten. Accessorische 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. *Meloideen* („spanische Fliegen") und *Coccinellen* durch die Gelenkhäute der Beine Blut zur Verteidigung ausspritzen.

Geschlechtsorgane.

Die Insekten sind getrennt geschlechtlich; 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 zusammen-

Fig. 422.

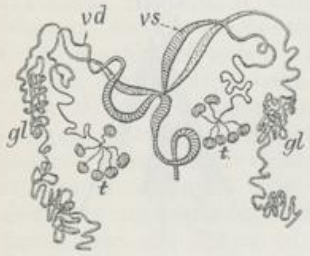


Fig. 423.



Fig. 422. Männlicher Geschlechtsapparat von *Melolontha vulgaris*. *t* Hoden, *vd* Vas deferens, *vs* 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).

geknäuelt 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* 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 accessorischen 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 copulatrix. 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 nun schon im Ovar mit einem festschaligen Chorion umgeben worden sind, muß das Eindringen der Spermatozoen durch einen Micropylapparat ermöglicht werden, feine, das Chorion an einem Ende durchbohrende Kanälchen von komplizierter Structur.

Die Eiablage erfolgt bei sehr vielen Insekten (*Thysanuren*, *Orthopteren*, *Libellen*, *Hemipteren*, *Hymenopteren* etc.) mittelst der Legeröhre (Ovipositor oder Terebra), eines am hinteren Ende frei hervortretenden oder in das Abdomen zurückziehbaren Organs (Fig. 433), welches mindestens aus 4, bei *Orthopteren* sogar aus 6 Stücken („Gonapophysen") besteht. Je 2 säbelförmige Anhänge des 8. und 9. Abdominalsegments legen sich zu einer Scheide zusammen, in welcher die 2 übrigen ebenfalls dem 9. Segment angehörigen Stücke auf- und abgleiten können. Bei *Hymenopteren* (Fig. 443) sind diese letzteren zu einer Rinne verwachsen, in welcher die beiden Stücke des 8. Segments als Stechborsten oder Sägen auf- und abgleiten, während die Stücke 5 und 6, die „Stachelscheiden", etwas abseits liegen. Bei vielen *Hymenopteren* (Bienen, Wespen) wird der Apparat 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 vorstülpbarer langer Penis, dessen Chitinstücke in manchen Fällen auf die gleichen Elemente wie der Legebohrer, in anderen Fällen auf umgewandelte Segmente zurückführbar sind. 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).

Parthenogenese. Pädogenese.

Bei vielen Insekten haben die Eier die Fähigkeit, sich ohne Befruchtung in normaler Weise zu entwickeln. *Blattläuse* und *Rindenläuse* pflanzen sich viele Generationen hindurch parthenogenetisch fort; auch bei anderen *Insekten*, besonders *Hymenopteren*, *Schmetterlingen* und *Netzflüglern* ist Parthenogenesis weitverbreitet. Viel seltener als die gewöhnliche Parthenogenesis ist die *Pädogenesis*, die parthenogenetische Fortpflanzung von Larven; man kennt sie nur von gewissen *Dipteren*, wie z. B. von der Gattung *Miastor*. In den weiblichen Miastorlarven (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.

Embryonalentwicklung.

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. 105). Im weiteren Verlauf derselben kommt es zur Bildung von zwei Embryonalanhängen, des Dottersacks und des Amnion. Ersterer ist im Gegensatz zu der gleichnamigen, der Bauchseite ange-

hörigen Bildung der Wirbeltiere rückenständig; letzteres dagegen ist bauchständig; es ist eine dünne Zellenschicht, 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.

Metamorphose.



Fig. 424. Larve einer Gallmücke (*Cecidomyide*) mit pädogenetisch erzeugten Tochterlarven (aus Hatschek nach Pagenstecher).

Mit dem Sprengen des Amnion und der Eischale beginnt die postembryonale Entwicklung, die in den einzelnen Ordnungen so verschieden ist, daß man ametabole, hemimetabole und holometabole Insekten, d. h. Insekten mit direkter Entwicklung, ohne Metamorphose, solche mit unvollkommener Metamorphose (M. incompleta) und solche mit vollkommener Metamorphose (M. completa) unterscheidet. Bei der direkten Entwicklung ist das junge ausschlüpfende Insekt dem geschlechtsreifen Tier im wesentlichen gleich, so daß es nur noch unter periodischen Häutungen zu wachsen und seine Geschlechtsorgane zur Reife zu bringen nötig hat. Da kein Insekt beim Verlassen des Eies Flügel hat, ist eine solche Entwicklungsweise nur bei den flügellosen Formen möglich, z. B. bei den *Apterygoten* und *Apteren*.

Alle geflügelten Insekten besitzen dagegen eine mehr oder minder ausgesprochene Metamorphose, deren Ursache in letzter Instanz in der Notwendigkeit, Flügel zu entwickeln, gegeben ist. Dieser Satz läßt sich aufrecht erhalten, obwohl es ungeflügelte Insekten mit vollkommener Metamorphose gibt. Denn diese (*Flöhe*, ungeflügelte *Schmetterlinge* und *Ameisen*) stammen unzweifelhaft von geflügelten Formen ab und haben die Metamorphose als eine fest eingewurzelte und daher auch nach dem Flügelverlust fortbestehende Entwicklungsweise ererbt.

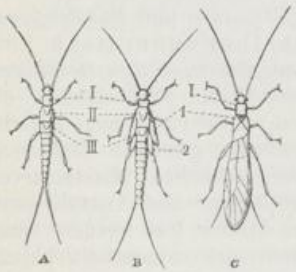


Fig. 425. Unvollkommene Metamorphose von *Perla nigra* (aus Huxley). *A* Flügellose Larve, *B* Larve mit Flügelscheide, (*1* u. *2*). *C* ausgebildetes Tier, *I—III* Thoraxsegmente.

Bei der Metamorphosis incompleta wird der Unterschied zwischen dem frisch ausgeschlüpften Tier, der Larve, und dem geschlechtsreifen Insekt, der Imago, allmählich ausgeglichen (Fig. 425). Oft treten schon bei der zweiten Häutung die Flügelanlagen als kleine Falten im Chitinkleid des Meso- und Metathorax auf: sie wachsen mit jeder Häutung, bis sie mit der letzten die Größe, Form und Beweglichkeit der functionsfähigen 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 des Larvenlebens, 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

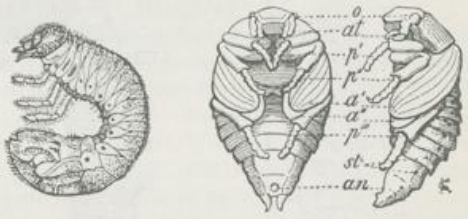


Fig. 426. Larve (Engerling) und Puppe (in ventraler und seitlicher Ansicht) vom *Maikäfer*; *o* Augen, *at* Antennen, *p'*—*p'''* Beine, *a'*, *a''* Vorder- und Hinterflügel, *st* Stigmen, *an* After.

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 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

Puppe.

von einer weiteren Hülle, der letzten Larvenhaut, umschlossen wird (*Muscarien*).

Larve. Noch größer als bei den Puppen ist die Mannigfaltigkeit der Gestalt auf den früheren Larvenstadien. Hier steht 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 Kopf und Thorax schwinden kann.

Fig. 427. Fig. 428. Fig. 429.

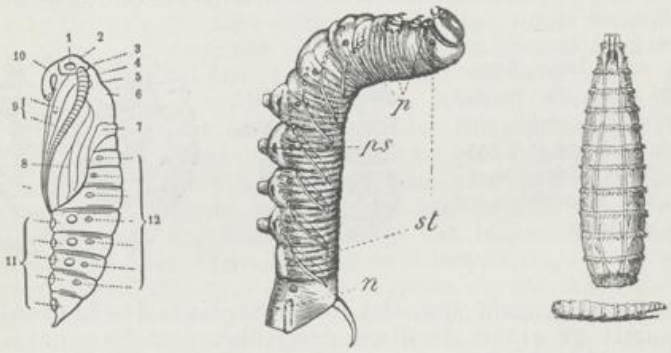


Fig. 427. Puppe von *Sphinx ligustri* (nach Leunis-Ludwig). *1* Auge, *2* Kopf, *3* Fühler, *4—6* Thoraxsegmente, *7* hintere, *8* vordere Flügel, *9* Beine, *10* Rüssel, *11* Abdominalsegmente, *12* Stigmen.

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).

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.

Imaginalscheiben. 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, als ob ferner 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 Anlagen zu allen diesen Teilen (den Flügeln, Mundwerkzeugen etc.) schon lange vor der Verpuppung, vielfach schon bei der ersten Larvenhäutung gebildet wurden. 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*).

Staatenbildung.

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", „Drohnen") 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 zumeist 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 („Drohnenmütterchen"). 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 auch Weibchen aus unbefruchteten Eiern entstehen können.

Die Staaten der *Termiten* und *Ameisen* werden durch Aufnahme anderweitiger Tiere, sogenannter „Gäste" oder „Symphylen" aus den verschiedensten Ordnungen der Insekten, vornehmlich von *Käfern*, kompli-

ziert; 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. 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 umso mehr Ursache hat, als auch sonst die Organisation sehr primitiv ist; echte Facettenaugen fehlen und sind durch einzelne oder gehäufte Stemmata ersetzt; die Tracheen — bei den meisten *Collembolen* rückgebildet — bestehen aus 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 am 1. Abdominalsegment sogar ein rudimentäres Beinpaar. Anhänge am hinteren Körperende, Cerci, werden ebenfalls als abdominale Gliedmaßen gedeutet. Die Mundgliedmaßen sind kauend, 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 gedrungen, mit langen Borsten, 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 functionsfähige Geschlechtsorgane; sie schwärmen nach beendeter Metamorphose aus. Nach einiger Zeit werden die Flügel nahe der Basis abgeknickt und 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 Larve 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.

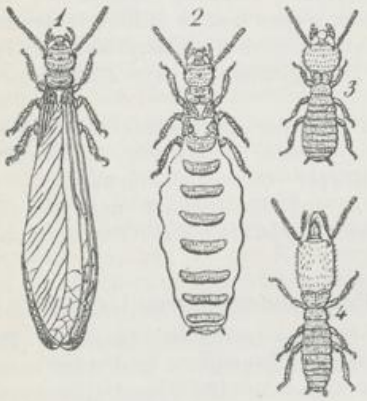


Fig. 430. *Termes lucifugus*. *1* geflügeltes Geschlechtstier, *2* Weibchen nach Verlust der Flügel mit Resten derselben, *3* Arbeiter, *4* Soldat (aus Leunis-Ludwig).

Den Termiten nahe verwandt sind die vielfach flügellosen *Psociden*, Staub- und Bücherläuse. *Troctes divinatorius* Müll., ein weißliches, im Staub überall häufiges, flügelloses Tier von circa 1 mm Länge. Wahrscheinlich reihen sich auch die *Mallophagen* an, flügellose, wie Läuse auf der Haut von Säugetieren und Vögeln lebende Tiere, die vielfach auch zu den Läusen gestellt werden, sich aber durch kauende Mundgliedmaßen von ihnen unterscheiden. *Trichodectes canis* Deg., Hundelaus; *Philopterus 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 unterschieden, 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 (Uferaas). 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 *Chloeopsis diptera*. *Libellula depressa* L., *Aeschna grandis* L., *Calopterix virgo* L. Männchen und Weibchen aller Libellen sind sowohl an den eigentümlichen Begattungswerkzeugen, sowie an ihren verschiedenen Färbungen leicht zu unterscheiden.

Fig. 431.



Fig. 432.



Fig. 431. Larve von *Aeschna grandis* (nach Rösel v. Rosenhof). *m* Maske, a^1 vordere, a^2 hintere Flügelscheiden, *st* Stigmen.

Fig. 432. *Ephemera vulgata* (aus Schmarda). Schwanzborsten (die paarigen Borsten sind die Cerci) nicht bis zum Ende ausgezeichnet.

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. 418). 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, 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 „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 *Phyllien* (*Phyllium Scythe, Ph. siccifolium* L.) Blätter nach.

IV. Unterordnung. *Saltatorien.* Hintere Extremitäten meist lange, kräftige Springbeine. — In der Gruppe herrscht ein auffallendes Mißverhältnis in der Länge der zwei ersten und des dritten Beinpaares (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 geschnellt. 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.

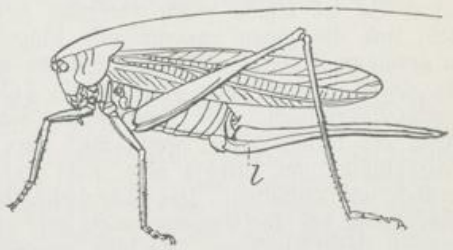


Fig. 433. *Locusta caudata* (nach Brunner v. Wattenwyl). *l* Legebohrer.

Fig. 434. Fig. 435.

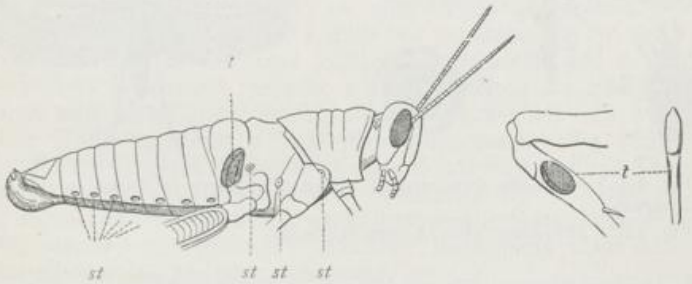


Fig. 434. Seitenansicht von *Acridium* nach Entfernung der Flügel. *st* Stigmen, *t* Tympanum.

Fig. 435. Tibia des Vorderbeines einer *Locustide* in Seiten- und Vorderansicht mit Trommelfell (*t*) (aus Hatschek nach Fischer).

Der Hörnerv bildet eine Crista acustica, die stets an die Tracheenblase angrenzt, bei den *Acrididen* sogar zwischen sie und das Trommelfell eingelagert ist. 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 caerulescens* L., *Tettix subulata* L.) die Felder ver-

heerende 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 Flügelstructur, 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. Die Mundgliedmaßen sind zwar noch kauend, zeigen aber bei den *Planipennien* eine an die Käfer erinnernde Vereinfachung der Unterlippe. Bei den gewöhnlich als eine selbständige Ordnung angesehenen *Trichopteren* geht die Vereinfachung der Mundgliedmaßen noch weiter, indem Unterlippe und Kiefer ähnlich wie bei den Schmetterlingen eine Art Rüssel erzeugen.

Fig. 436. Fig. 437.

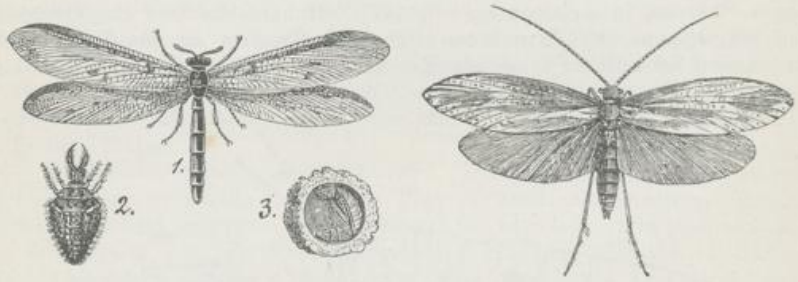


Fig. 436. *Myrmeleo formicarius*. *1* Imago, *2* Larve. *3* Puppe in ihrer Wiege (aus Schmarda).

Fig. 437. *Phryganea grandis* (aus Schmarda).

I. Unterordnung. *Planipennien*. 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., *Rhaphidia ophidiopsis* Schum., Kamelhalsfliege. — Durch schnabelartige Verlängerung des Kopfes und eine Greifzange am hinteren Ende des Männchens, welche ähnlich wie der Scorpionstachel über den Rücken aufgebogen wird, zeichnen sich die Scorpionfliegen aus (*Panorpa communis* L.).

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 (letztere 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 ihrer Rückseite eine gleichartige, weichhäutige Beschaffenheit. So wird äußerlich eine Dreiteilung des Käferkörpers vorgetäuscht (Fig. 438), welche mit der für 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.

Um die zahlreichen, etwa 100000 verschiedene Arten enthaltenden Familien in übersichtlicher Weise anzuordnen, hat man 4 Unterordnungen nach der verschiedenen Beschaffenheit des Tarsus charakterisiert, ein System, das sehr anfechtbar ist, aber noch durch kein allgemein angenommenes besseres ersetzt ist. Der Tarsus 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. 440*b*). 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 Tetrameren

und Trimeren, welche besser *Cryptopentameren* oder *Pseudotetrameren* und *Cryptotetrameren* oder *Pseudotrimeren* heißen sollten. Die Bezeichnung „*Heteromeren*“ 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* (*Lampyris noctiluca* L., Leuchtwürmchen), *Staphyliniden*, *Elateriden* (*Pyrophorus noctilucus* L., starke Leuchtorgane am Prothorax) etc.

Fig. 438. Fig. 439. Fig. 440.

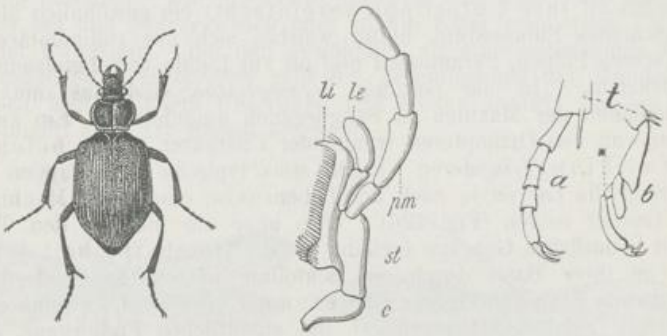


Fig. 438. *Calosoma sycophanta* (nach Leunis-Ludwig).

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.

II. Unterordnung. *Heteromeren.* Von den wenigen hierher zu rechnenden Familien sind am bekanntesten die Familien der *Meloiden*, weil sie aus ihrer Haut eine scharfe, Cantharidin enthaltende Flüssigkeit abgeben (nach einigen Forschern Blut, nach anderen in die Leibeshöhle übertretende Darmsecrete, nach dritten Secret von Hautdrüsen). Die Flüssigkeit ist Grund, daß die getrockneten und zerstampften Körper der *Lytta vesicatoria* L. („spanische Fliege“) zur Bereitung von Blasenpflastern dienen. *Meloë 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 Pflanzenfeinde 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 durch den Stich der *Curculioniden*, Rüsselkäfer, welche mit ihrem rüsselartig ausgezogenen vorderen Körperende Nüsse (*Balaninus nucum* L.), Äpfel (*Rhynchitis Bacchus* L.) etc. anstechen und in die Kanäle ihre Eier legen, aus denen die Larven auskriechen, um die Frucht auszufressen.

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 Bauchschienen von Bienen und Wespen ein und verpuppen sich hier. Aus der Puppenhaut schlüpft nur das pfeilschnell fliegende Männchen (*2*) aus, das einigermaßen an *Käfer* erinnert, da es Rudimente von Vorderflügeln, dafür umso 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.



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.

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 Flügelstructur 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. 421 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 Verbindung, welche Ameisensäure enthält; Ursache der giftigen Wirkung ist eine nicht näher bekannte basische Substanz, welche vielleicht in einer kleineren accessorischen 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 Legeröhren, 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 Tintenfabrikation 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 glomeratus* 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 maxillosa* 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* (*Diplopteren*) und *Apiarien*, dagegen herrschen andere Verhältnisse; es werden kunstvollere Bauten errichtet aus gekautem Holz (*Wespen*), oder aus zurecht geschnittenen 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* Holzbiene, *Chalicodoma muraria* Mörtelbiene, *Megachile cetuncularis* Rosenschneiderin). Der Umstand, daß die Mutter bei ihrer Brut verbleibt, bis dieselbe aus der Puppe 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 Indi-

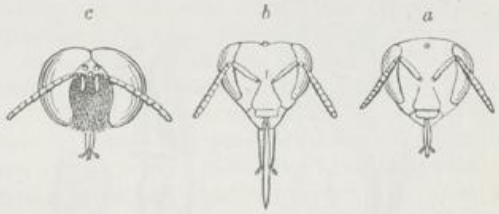


Fig. 443. Köpfe von *Apis mellifica*. *a* Königin, *b* Arbeiterin, *c* Drohne mit großen, median zusammenstoßenden Facettenaugen (nach Boas).

viduen (Fig. 443): einer Königin (Weisel), einigen hundert Drohnen, den männlichen Bienen, und etwa 30000 (kurz vor der Schwärmzeit sogar 60000) Arbeitsbienen. Letztere sind Weibchen und als solche mit dem Stachel versehen; sie haben aber functionsunfähige, 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 starkbehaarten 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 „drohnen-

Fig. 444.

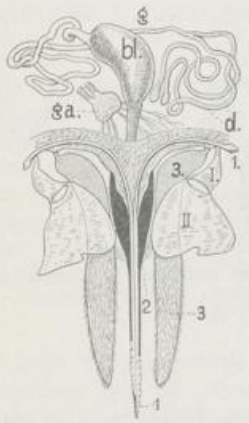


Fig. 445.



Fig. 444. Stachel der *Biene* herauspräpariert und von unten betrachtet. *d* Giftdrüse, *g* Ausführgang derselben, *bl* Giftblase, *ga* letztes Ganglion des Bauchmarks, *1* Stiletts, *2* Stachelrinne (schwarz), *3* Stachelscheide. *I* Winkelstück, *II* quadratische Platte, Angriffspunkte für die den Stachel bewegenden Muskeln (nach Packard und Cheshire).

Fig. 445. Hinterbein der Arbeitsbiene. *A* von außen, *B* von innen (nach Hommel). *ti* Tibia, *k* Körbchen, *ta*¹ erstes Tarsalglied auf der Innenseite mit dem Bürstchen, *ta*⁵ fünftes Tarsalglied.

brütig"; sie kann nur Drohneneier 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*.

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 functionsfähigen 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 Secret (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, aber 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 Fäcalien 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 Gallerien 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 aneinandergefügt 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 Structur 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 Abdomen) 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 Skorpionwanzen, *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.).

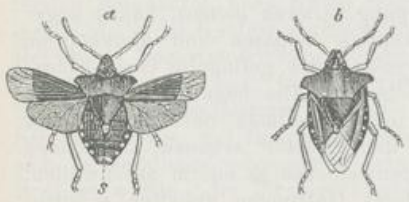


Fig. 446. *Pentatoma rufipes*. *a* mit ausgebreiteten, *b* mit geschlossenen Flügeln, *s* Scutellum (aus Hayek).

II. Unterordnung. *Homopteren*. Die Vorder- und Hinterflügel der Homopteren sind, sofern nicht ein oder beide Paare rückgebildet sind, von gleichartiger Structur, 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: *Fulgorinen* (*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 ein

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, bilden durch ihre klebrigen, Honig enthaltenden Excremente auf Blättern ein günstiges Substrat für Pilzwucherungen (schädlicher Mehltau). Zwei über den Körper hervorragende sogen. Honigröhren sondern eine wachsartige, zur Verteidigung dienende Substanz ab. Die allgemein vorherrschende, bei manchen Arten (*Chermes viridanus*) vielleicht allein 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*).

Fig. 447.



Fig. 448.



Fig. 449.

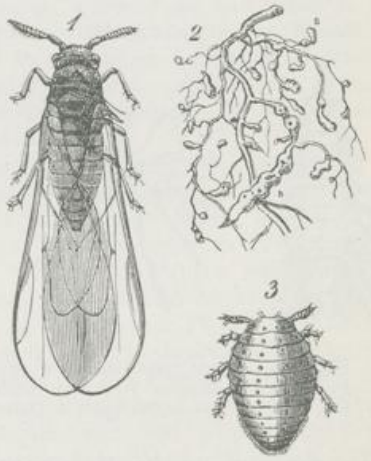


Fig. 447. *Cicada orni* (aus Schmarda).

Fig. 448. *Phthirius 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).

Im Herbst erscheint die Geschlechtsgeneration, deren große, befruchtete Eier überwintern. *Aphis rosae* L. Die besondere Unterfamilie der *Chermetiden* oder Rindenläuse, an Wurzeln und Stengeln saugend, ist berüchtigt durch die dem Weinstock so verderbliche Reblaus, *Phylloxera vastatrix* Pl. (Fig. 449). *Chermes abietis* Kltb. erzeugt die wie kleine Zapfen aussehenden Tannengallen. Bei manchen *Phytophthiren* scheint in Correlation zur geringen Körpergröße das Herz rückgebildet zu sein.

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 Läusesucht. *Phthirius inguinalis* L. (*pubis* Redi) mit gedrungenem Abdomen (Fig. 448).

VIII. Ordnung. Dipteren, Zweiflügler.

Mit den *Rhynchoten* 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 Stiletts 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

Fig. 450. Fig. 451. Fig. 352.

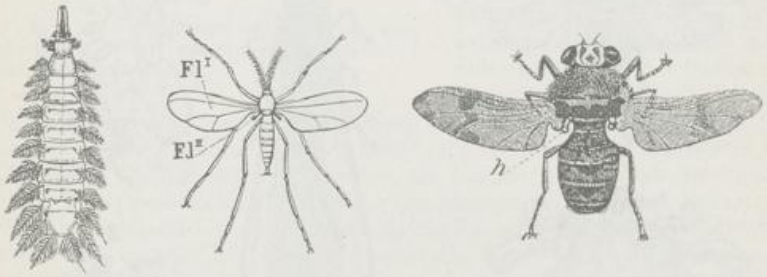


Fig. 450. Larve von *Anthomyia canicularis* (nach Leuckart).
Fig. 451. *Cecidomyia* Weibchen (nach Nitsche), *Fl I* Vorderflügel, *Fl II* Halteren.
Fig. 452. *Gastrophilus equi*, *h* Halteren (nach Hayek).

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 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 *Moskito's* 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*, Hessenfliege, dem Getreide schädlich.

II. Unterordnung. *Tanystomen*. In der gedrungenen Körpergestalt und den meist kurzen Fühlern und Beinen gleichen die *Tanystomen* 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 Tanystomen). Die „Fliegen" haben einen gedrungenen Kopf, 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 Naganaseuche, Gl. palpalis die Schlafkrankheit (S. 177). *Oestriden*: die Larven leben stets parasitisch, z. B. in den Dasselbeulen des Rindes (*Hypoderma bovis* L.) oder in Geschwüren des Pferdemagens (*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.

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.



Fig. 453. *Pulex irritans* (nach Blanchard).

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 holo-

metabolen Entwicklung schließen, in deren Verlaufe lange, fußlose, in faulendem Holz oder Kehricht 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 lebhafte 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 *Microlepidopteren* noch nicht vollentwickelte 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 erhärtendes Secret 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 *Eryocephaliden* 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 er-

innern, 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*) *pronuba* 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 doppeltgekämmt; 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 cynthia* (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. Nicht selten überwintern die Imagines. *Vanessa urticae* L., Fuchs, *Pieris brassicae* L., Kohlweißling, *Doritis Apollo* L., *Papilio Machaon* L., Schwalbenschwanz.

V. Klasse.

Arachnoideen, Spinnentiere.

Körperbildung.

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 entwickelt, während bei anderen Ordnungen, so namentlich bei *Solpugen*, das Charakteristische erst in Entwicklung begriffen ist, bei dritten Formen, wie den *Milben* und *Zungenwürmern*, dagegen sich schon wieder verwischt hat. Bei der allgemeinen Besprechung werden wir uns daher an die *Araneen* und verwandte Formen zu halten haben (Fig. 454).

Extremitäten.

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 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. 4 Paar Extremitäten werden zur Fortbewegung verwandt; sie sind sehr lang und aus sieben Gliedern zusammengesetzt, 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

Fig. 454. Fig. 455.



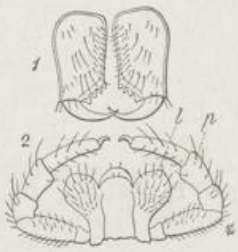


Fig. 454. *Epeira diadema* (nach Taschenberg). *a* das Tier, *b* die Augen vergrößert.

Fig. 455. Mundgliedmaßen von *Epeira diadema*. *1* Kieferfühler, *2* Kiefertaster, *l* Kaulade, *p* Palpus.

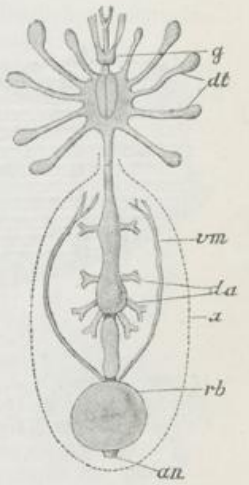
Klauentaster ist das letzte Glied eine scharfe, einschlagbare Klaue; beim Scherentaster ist es das bewegliche (im Gegensatz zu dem Flußkrebs) äußere Blatt der Schere, während das innere unbewegliche Blatt durch einen Fortsatz des vorletzten Gliedes geliefert wird (Fig. 360). — Der kurze Kieferfühler besteht bei *Scorpionen*, *Bücherscorpionen*, *Solpugen*, *Schneiderspinnen* und einigen *Pedipalpen* aus 3, sonst nur aus 2 Stücken der Basis und der einschlagbaren Endklaue (Klauenfühler); 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, welches 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. 458 die Limulus-

theorie). 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 hinaufrückt.

Da die *Arachnoideen* ihre Beute meist aussaugen, ist ihr Ösophagus zu einem Saugmagen erweitert. Der folgende Magen ist mit 3—5 oft bis in die Extremitäten eindringenden (bei *Scorpionen* fehlenden) Blindsäcken ausgerüstet. 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 excretorischen Function übereinstimmen. Als Excretionsorgane 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 functionieren. Auch das Gehör scheint gut entwickelt zu sein. Ob aber gewisse mit Nerven in Verbindung stehende Haare, die an verchiedenen Stellen der Taster und der Beine stehen, Sitz der Tonempfindung sind, wie man vermutet hat, ist zweifelhaft. Zweifelhaft ist auch die Function der „leierförmigen Sinnesorgane", welche in der Haut des Rumpfes und der Extremitäten bei den wichtigsten Gruppen gefunden wurden.



Nierensystem, Sinnesorgane.

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.

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

Respirationsorgane

rundlicher Körper auf, der aus zahlreichen Blättern besteht. Dieselben grenzen an einen durch das Stigma nach außen 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 Circulationsorgane 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 Cephalothorax sich er-

Fig. 457. Fig. 458. Fig. 459.

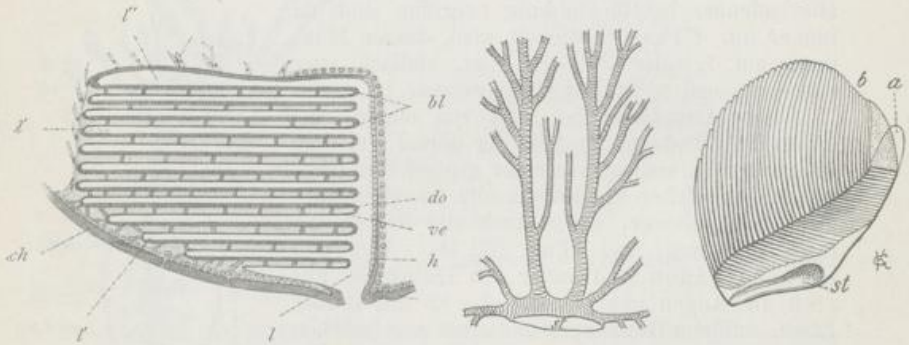


Fig. 457. Längsschnitt durch eine Spinnenlunge, schematisiert (nach Mac Leod). *bl* Lungenblätter, *do* dorsale, *ve* ventrale Seite, *h* hintere Wand des Lungensacks, *l* Luftraum an das Stigma angrenzend, *l'* Luftkammern, *l''* dorsale Luftkammer, *ch* Chitinschicht der Körperoberfläche.

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).

streckende 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 Hauptarterien, sowie durch seitliche paarige Gefäße an den Körper ab. Bei kleineren Formen, wie vielen *Milben*, oder bei Parasiten, wie den *Linguatuliden*, fehlt das Gefäßsystem gänzlich; ebenso pflegt dann auch die Tracheenatmung durch Hautatmung ersetzt zu sein.

Die Geschlechtsorgane der nur ausnahmsweise hermaphroditen *Arachnoideen* sind sehr verschiedenartig, haben aber folgende Grundzüge gemein: paarige, im Abdomen eingeschlossene Geschlechtsdrüsen

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.

Geschlechtsorgane.

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 drei ersten Segmente verschmolzen sind, die drei folgenden Thoraxsegmente dagegen sich getrennt erhalten. Die in dieser Körpergliederung zutage tretende Ähnlichkeit mit Insekten wird noch weiter dadurch gesteigert, daß nur die drei thoracalen Extremitäten (Fig. 460 *4—6*) Klauen tragen und zum Laufen dienen, während das erste 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 vier Paar anastomosierenden Tracheenbüscheln, von denen eines am ersten freien Thoraxsegment mündet, das letzte Paar mit einem unpaaren Stigma am vierten Abdominalsegment. Wie der Name sagt, sind die *Solpugen* (*Solifugen*) nächtliche Tiere, welche tagsüber 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. (Fig. 460).



Fig. 460. *Solpuga* (*Galeodes*) *araneoides* (aus Schmarda). *1* Kieferfühler, *2* Kiefertaster, *3* tasterartiges erstes Bein, *4—6* Beine.

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 drei hintersten Extremitätenpaare (*4—6*) zur Fortbewegung dienen, das dritte 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. 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. (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 Thoraxsegmente, an *Solpugen* erinnern.)

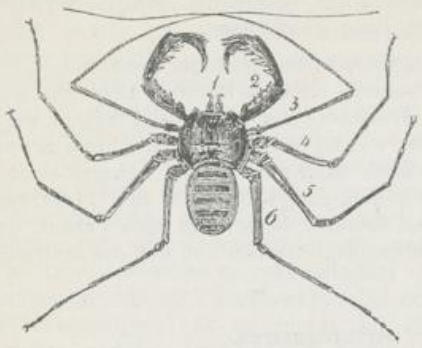


Fig. 461. *Phrynichus* (*Phrynus*) *reniformis* (nach Schmarda).

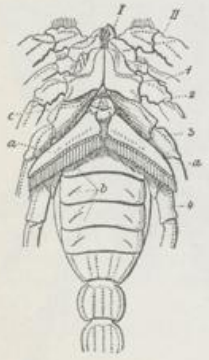


Fig. 462. *Buthus occitanus*, von unten gesehen; von den Extremitäten und dem Postabdomen nur der Anfang dargestellt. *I* Kieferfühler, *II* Kiefertaster, *1—4* Beine, *a* Kämme, *b* Lungenstigmen, *c* Geschlechtsöffnung.

III. Unterordnung. **Scorpionideen, Scorpione.** Die *Scorpione* (Fig. 359, 462) haben eine große äußerliche Ähnlichkeit mit dem Flußkrebs und wurden auch lange irrtümlich 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 zwei 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, schmälere, 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 schmerzhafte 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) findet sich der *Euscorpius karpathicus* L.; 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 anstatt durch Lungen. Der deutsche Name Bücherscorpione 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 rechts. Sie machen dabei Jagd auf die den Büchern und Herbarien so schädlichen Milben. *Chelifer cancroides* L.



Fig. 463. *Chelifer Bravaisi*. *1* Kieferfühler, *2* Kiefertaster, *3—6* Beine (aus Schmarda).

V. Unterordnung. **Phalangioideen, 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 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 Nebenfunction des Spinnens. Seine mit Kammzinken versehenen Klauen drehen aus mehreren Seidenfäden einen stärkeren Faden zusammen. Um diese Klauen nicht abzunutzen, haben Spinnen mit besonders gutem Webevermögen Hilfsklauen, auf denen die Hinterbeine während des Laufens aufliegen. — Von den beiden Mundextremitäten (Fig. 454) 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. tredecimguttatus* 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.

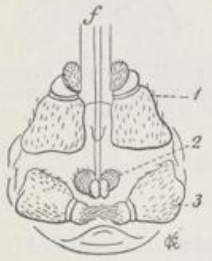


Fig. 464. Spinnapparat von *Epeira diadema* (nach Warburton). *1* vordere, *2* mittlere, *3* hintere Spinnwarzen, *f* Fäden.

Am hinteren Ende des Abdomens kurz vor dem After liegen die systematisch wichtigen Spinnwarzen der *Araneen*, in denen man rudimentäre Bauchextremitäten zu erblicken hat, da sie paarig angeordnete und meistens auch gegliederte Stummeln sind (Fig. 464). Sie enden schräg abgestutzt mit dem Spinnfeld, auf dem sich zahlreiche, an Haare erinnernde Spinnröhrchen erheben. Aus jedem Spinnröhrchen ragt eine kurze Spinnspule hervor, das modifizierte Ende vom Ausführgang einer Spinndrüse. Man unterscheidet verschiedene Arten von Spinndrüsen, die je nach der Bestimmung des Fadens in Tätigkeit gesetzt werden. Die Zahl der Spinnwarzen wechselt zwischen 2 und 3 Paar; dazu kommt noch das Cribrellum, ein vor den Warzen gelegenes Feld, auf dem ebenfalls Spinndrüsen münden, so daß dem Abdomen einer Spinne im ganzen über Hundert, bei *Epeiren* sogar mehrere Hundert von Drüsen zukommen.

Die einzelnen aus den Spinnspulen heraustretenden und an der Luft erhärtenden Secretfäden werden von den Webeklauen der Hinterbeine zu einem einzigen Faden verarbeitet; je nach dem Bedürfnis kann die Spinne denselben stärker oder feiner machen, indem sie eine größere oder geringere Zahl Spinndrüsen in Tätigkeit setzt. Aber auch der stärkste Spinnfaden ist trotz seiner komplizierten Structur noch feiner als der einheitliche Faden eines Seidenspinners, weshalb er demselben bei der Verfertigung des Fadenkreuzes im astronomischen Fernrohr vorgezogen wird. Die Spinnfäden dienen 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 bei



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* Eicocon.

einander 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).

I. Unterordnung. *Tetrapneumones*. Spinnen mit 4 Lungen, 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 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, röhrige Stollen und schließt die kreisförmige Öffnung mit einem Deckel von Seidengespinst, der genau auf die Öffnung paßt und auf seiner äußeren Seite, um den Schlupfwinkel unkenntlich zu machen, mit dem Material der Mauerobefläche 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 Gespinstes eingreift und den Deckel fest anzieht. In Deutschland *Atypus piceus* Sulz.

II. Unterordnung. *Dipneumones.* 1 Paar Lungen, neben denen noch Tracheen bestehen, 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 schmerzhafte Entzündung verursacht. Früher glaubte man irrtümlich, daß der Biß Ursache sei von Tobsuchtsanfällen, zu deren Besänftigung 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: *Tegeneria 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 sind die Kieferfühler als klauen- oder scherenförmige, oft mit Widerhaken versehene Stiletts eingeschlossen.

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 cruenta* 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. 184). — *Gamasiden*: *Dermanyssus avium* Dug., am Tage versteckt, nachts auf Singvögeln; *Gamasus coleoptratorum*, dauernd parasitisch auf Käfern. — 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 des Menschen (Fig. 467).

Fig. 466. Fig. 467.

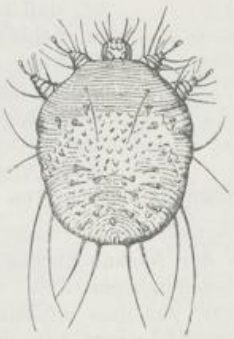




Fig. 466. *Sarcoptes scabiei*, Weibchen (nach Leuckart).

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 Centimeter

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. 112, S. 146). 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 *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 gerade gestreckten 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 weit vorn mündet, während er beim Weibchen umbiegt und in vielen mit Eiern prall gefüllten, durch die Körperwand durchschimmernden Windungen zur Genitalöffnung am hinteren Körperende verläuft.

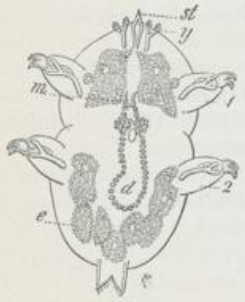


Fig. 468. Larve von *Pentastomum proboscideum*, *st* Stilet, *y* hinterer Larvenhaken, *1* und *2* Beine, *m* Mund, *d* Darm, *e* Drüsenzellen (nach Stiles).

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 von 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 Bohrapparat (*st* und *y*) und außerdem zwei 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. moniliforme* 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 **Xiphosuren** oder *Pfeilschwänze* 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, 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 zusammengesetzte Augen. Das Abdomen ist bei den das Ei verlassenden Larven

Fig. 469. Fig. 470. Fig. 471.

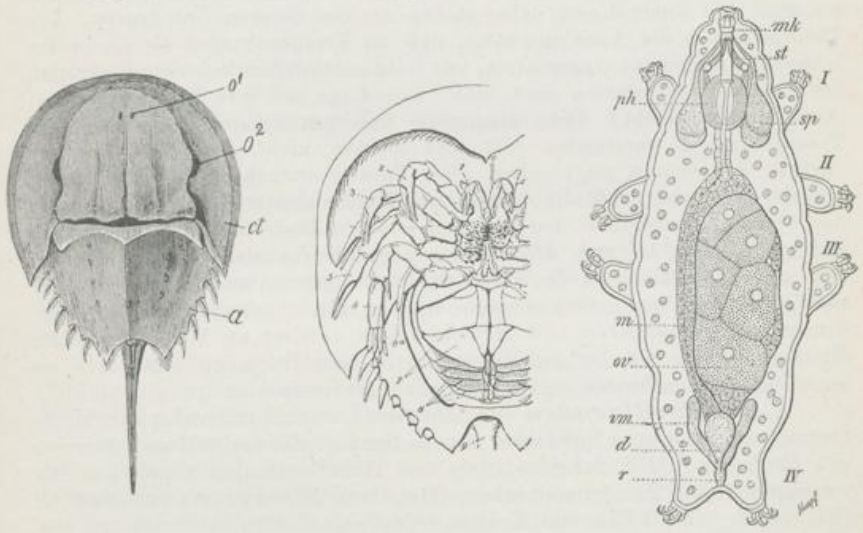


Fig. 469. *Limulus moluccanus*, vom Rücken betrachtet. *a* Abdomen, *cf* Cephalothorax, o^1 einfache, o^2 zusammengesetzte Augen (nach Rymer-Jones).

Fig. 470. *Limulus moluccanus*, ventrale Ansicht, nur zum Teil dargestellt. *1—6* die Extremitäten des Cephalothorax, *6a* Anhang am sechsten Beinpaar, *7* Kiemendeckel, *8* Kiemen, *9* Basis des Stachels (aus Leunis-Ludwig).

Fig. 471. *Macrobiotus Hufelandi* (nach Zeichnungen von Greef und Plate). *I—IV* 4 Beinpaare, *mk* Mundkapsel, *st* Stiletts, *ph* Pharynx, *sp* Speicheldrüse, *m* Magen, *r* Enddarm, *ov* Ovar, *d* Anhangsdrüsen, *vm* Vasa Malpighii; in der Leibeshöhle Blutzellen.

(Trilobitenstadium) noch in 8 Segmente abgeteilt, welche später verschmelzen. Dem Cephalothorax gehören wie bei *Arachnoideen* 6 Paar Extremitäten an, ein Paar präoraler, vom Bauchmark aus innervierter Cheliceren und 5 Paar beinartiger, zu beiden Seiten der Mundöffnung gestellter Extremitäten, von denen die 4 ersten mit Kauladen beginnen und wie die Cheliceren mit Scheren enden. 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 5 folgenden tragen auf ihrer Rückseite feine Kiemenblättchen, 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 hoch entwickeltes Blutgefäßsystem, dessen Bauchsinus das Bauchmark umhüllt, eine ansehnliche Leber und wie die Arachnoideen ein Paar Coxaldrüsen und das Entosternum. Die Geschlechtsorgane münden an der Basis des Kiemendeckels. — Mit den *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 Kiemenextremitäten, nur daß es dauernd in 6 vordere und 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 eingestülpte, mit Kiemenblättchen bedeckte Pleopoden des *Limulus* aufzufassen sind, wofür ihre Lage und ihre Entwicklung bei *Scorpionen* spricht. Die verästelten Tracheen müssen dann aus den Tracheenlungen entstanden sein und können 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 Chelicere), 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.

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 Stiletts; 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 Lebensfunctionen ein und erwachen erst wieder, wenn Wasser aufgegossen wird. Da die Tiere durch Eintrocknen lange am Leben erhalten werden können, heißt eine Art *Macrobiotus 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 noch nach demselben 2 weitere Extremitäten folgen, was dann die für 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 (Strickleiternervensystem) 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 Function werden die Extremitäten als Antennen, Kiefer, Kieferfüße, Füße und Afterfüße unterschieden.

5. Ein weiterer Unterschied ist die nur bei Protracheaten, Myriopoden 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 locomotorischen 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 Excretionsorgan 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 Excretionsorgan 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 *Cirripedien*, 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 Tausendfüßen, 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 3 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 3 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 2 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 mit jeder Häutung größer werden.

36. Bei der vollständigen Metamorphose (M. completa, holometabolen Entwicklung) wird die 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 *Aphanipteren* 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** 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 Scheeren 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**, Webespinnen 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 Lungen 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.

Gliederung.

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 ausgeprochenen 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 allerniedersten Wirbeltieren und auf frühen Embryonalstadien als Rückensaite 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.

Integument.

Wenn wir den *Amphioxus* ausnehmen, welcher noch von einem einschichtigen Cylinderepithel bedeckt ist, unterscheidet sich die Haut der Wirbeltiere (Fig. 26, S. 63) 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 alle Schichten der Epidermis noch von protoplasmatischen, hinfälligen 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 Ent-

stehung nach dem Mesoderm an. Es besteht aus vielen, oft sehr regelmäßig übereinander geschichteten Lagen straffaserigen Bindegewebes und ist meist von den tiefer gelegenen Organen, namentlich den Muskeln, durch lockeres, lymphgefäßreiches Gewebe, das subcutane 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 Structur und Entwicklungsweise bei *Fischen* ebenfalls Schuppen, bei *Amphibien*, *Reptilien* und *Säugetieren* Hautknochen nennt. Sie bilden im Gegensatz zum Achsenskelett das Hautskelett.



Fig. 472. Sagittalschliff durch die Schuppe von *Scyllium stellare* (nach einer Zeichnung von Hofer). *d* Dentin, *sch* Schmelz, *p* Pulpahöhle, *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. — Krallen, Hufe 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 querer 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 Plattennagel (lamna) den Eindruck einer rein dorsalen Bildung.

Von großer Bedeutung für das Verständnis der Hautossificationen 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 Höker, 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 Function 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 secundären Knochen oder Belegknochen, zurückführen lassen. 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

Fig. 473. Fig. 474.

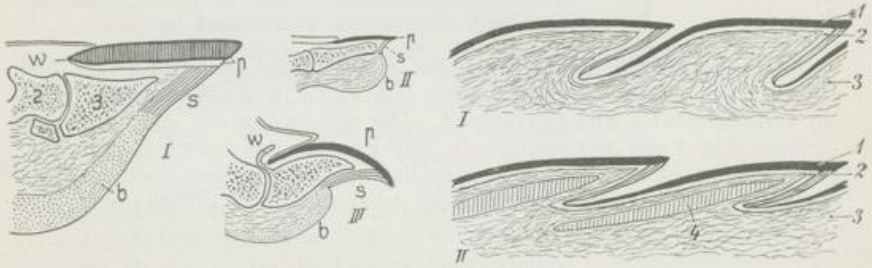


Fig. 473. Längsschnitte: *I* durch den Huf eines Pferdes, *II* durch die Kralle eines Hundes, *III* durch den Nagel eines Affen. *w* Wurzel, *p* Krallenplatte, *s* Krallensohle, *b* Zehenballen, *2*, *3* zweite und dritte Phalange.

Fig. 474. Längsschnitte durch Reptilienschuppen, *I* einer Natter, *II* einer Blindschleiche (Schemata). *1* Stratum corneum, *2* Stratum Malpighi, *3* Lederhaut, *4* Knochenschuppen.

das Verhältnis von Hautzähnen und echten Zähnen gesagt wurde, ist es begreiflich, daß die Bildung von Belegknochen auch von der mit Zähnen ausgerüsteten Schleimhaut der Mundhöhle ausgehen kann.

Axenskelett: Chorda dorsalis.

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. 30). 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 einen runden Stab, welcher aus der früher schon beschriebenen, durch den blasigen Charakter ihrer Zellen an Pflanzengewebe erinnernden zelligen Bindesubstanz besteht (Fig. 37, S. 70). 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*), welche Elastica externa heißt, da eine zweite Elastica innerhalb der Chordascheide vorkommen kann, 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 externa in die faserige Chordascheide eindringen und diese in Faserknorpel umwandeln, wodurch die Chordascheide befähigt wird, sich am Aufbau des Wirbelkörpers zu beteiligen (*Selachier*).

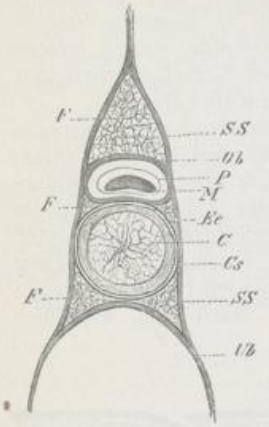


Fig. 475. Querschnitt durch das Achsenskelett von *Petromyzon*, *F* Fettgewebe, *SS* skelettogene Schicht, *Ob*, *Ub* obere und untere Fortsätze derselben, *M* Rückenmark, *P* Umhüllung desselben, *C* Chorda, *Cs* Chordascheide, *Ee* Elastica externa (aus Wiedersheim).

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.

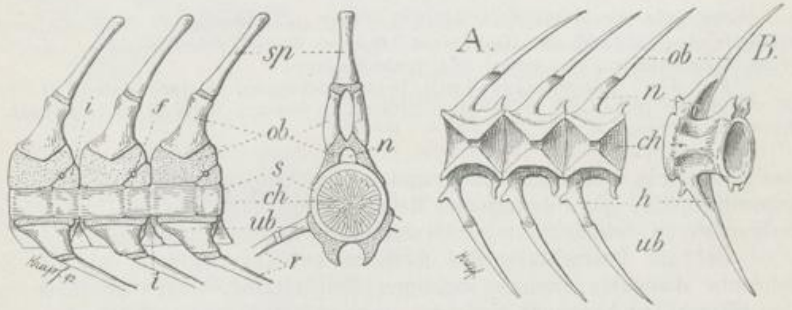


Fig. 476. Ein Stück Wirbelsäule des *Störs* in seitlicher Ansicht und bei Betrachtung auf dem Querschnitt. *sp* Processus spinosi, *ob* obere Bögen, *n* Neuralkanal, *s* Chordascheide, *ch* Chorda, *ub* untere Bögen, *r* Rippen, *i* dorsale und ventrale Intercalaria, *f* Durchtrittsstellen der Nerven. Knorpel punktiert, Knochen weiß.

Fig. 477. Schwanzwirbel eines *Karpfen*. *A* der Länge nach in sagittaler Richtung durchschnitten. *B* ein einzelner Wirbel in halb seitlicher Ansicht. *ob* obere (Neural-)Bögen, *ub* untere (Hämal-)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 symmetrisch zur Sagittalebene der Chorda aufsitzen und in der skelettogenen Schicht jedes Segmentes gewöhnlich zu 1 Paar, öfters auch zu zwei 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 für dasselbe den Rückgratskanal, indem sie über dem Rückenmark sich zum oberen Dornfortsatz oder Processus spinosus (häufig einem sich selbständig anlegenden Stück 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 Rumpfregion 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.

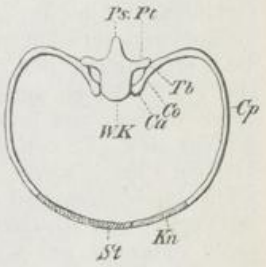


Fig. 478. Brustwirbel und Rippe in ihrem Verhältnis zum Brustbein von einem *Säugetier*. *Wk* Wirbelkörper, *Ps* Processus spinosus, *Pt* Processus transversus; *Ca* Köpfchen, *Co* Hals, *Tb* Höcker der Rippe, *Cp* knöcherne, *Kn* knorpelige Rippe, *St* Sternum (aus Wiedersheim).

Die unteren Bögen liegen bei *Teleostiern* und *Ganoiden* nach einwärts von den Längsmuskeln des Rumpfes unter dem Peritoneum. Wir wollen sie Hämalbögen, die aus ihnen hervorgehenden Fortsätze und Rippen Hämapophysen und Hämalrippen (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 Hämapophysen, bei *Amphibien* und den *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*, *Haien* 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 Structur 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 convexe Ende des folgenden Wirbels als Gelenkkopf eingefügt ist. 2. „Procöle" Wirbel zeigen umgekehrt die Gelenkgrube am vorderen Ende. 3. Die Wirbel articulieren miteinander durch „Sattelgelenke" (*Vögel*). Wird der Intervertebralknorpel rudimentär, so treten wieder amphicoele 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 aufeinander folgende Wirbel untereinander gelenkig verbunden sind.

Schädel. 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 aufeinander folgenden 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 locomotorischer Muskeln beeinträchtigten. Viele entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Befunde (besonders das Verhalten der Nerven, vergl. S. 485) sprechen aber dafür, daß mit dem auf Wirbel nicht zurückführbaren Grundstock des Schädels, wie er bei *Cyclostomen* allein vorkommt, dem *Palaeocranium*, secundär 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 secundäre Knochen. Die primären Knochen entstehen im Anschluß an das Knorpelcranium selbst, entweder im Innern des Knorpels (Enchondrostosen) oder in dem umhüllenden Perichondrium (Ekchondrostosen). Die secundären 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 Mundschleimhaut (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 Function 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 Verschluß herangezogen, je mehr sich das Hirn 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 klafft, 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, einesteils 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 unpaarer 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 ausgebreitet sind, ist die Region der Otica ebenfalls groß und können mehrere ansehnliche Knochen vorhanden sein: Epioticum, Pteroticum, Sphenoticum, Prooticum und öfters auch Opisthoticum; um-

gekehrt verbinden sich die einzelnen Knochenanlagen bei den *Säugetieren* (Fig. 481, 482) zu einem einheitlichen Knochenstück (Petrosum,

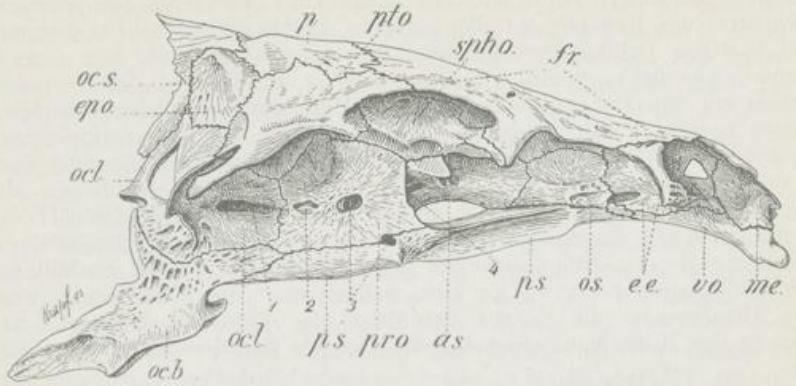


Fig. 479. Schädel des *Karpfens* nach Abnahme des Visceralskeletts. A. Primäre Knochen: *oc.b*, *oc.l*, *oc.s* = Basioccipitale, Exoccipitale, Supraoccipitale; *epo* Epioticum, *pto* Pteroticum, *spho* Sphenoticum, *pro* Prooticum; *as* Alisphenoid, *os* Orbitosphenoid; *me* Mesethmoid, *ee* Exethmoid. B. Ventrale Belegknochen: *ps* Parasphenoid, *vo* Vomer. C. Dorsale Belegknochen: *p* Parietale, *fr* Frontale. *1—4* Durchtrittsstellen für die Kopfnerven.

Felsenbein), das infolge der kompendiösen Beschaffenheit des Gehörorgans nicht viel Platz einnimmt. Wenn die Otica der linken und rechten

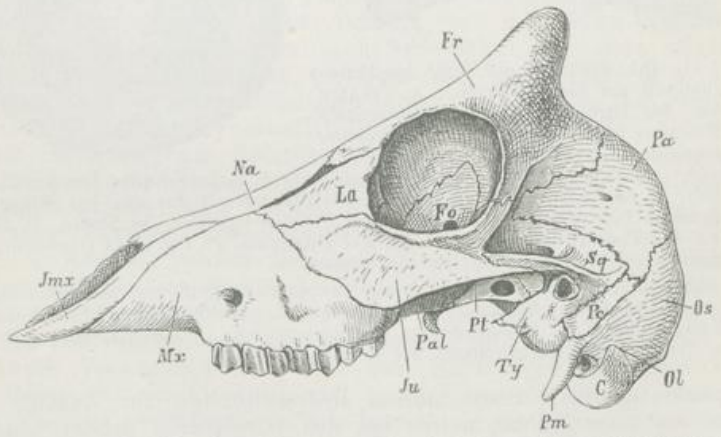


Fig. 480. Schädel einer *Ziege*, von außen betrachtet, Hirnschädel + Gesichtsschädel (Teil des Visceralskeletts). I. Hirnschädel: A. Primäre Knochen: *Ol* Exoccipitale mit Condylus *C* und Processus paramastoideus *Pm*, *Os* Supraoccipitale; *Pe* Petrosum (= Otica); *Bs* Basisphenoid, (Alisphenoid, Orbitosphenoid mit dem Foramen opticum *Fo*, zum Teil durch den Jochbogen verdeckt, Präsphenoid und Ethmoidea ganz verdeckt). B. Secundäre Knochen: *Pa* Parietale, *Fr* Frontale, *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).

Seite nicht wie bei den *Knochenfischen* in der Mittellinie zusammentreffen, grenzen in der Schädelbasis an das Basioccipitale direkt die

Sphenoidalia an, zunächst das Basisphenoid und, an dieses nach vorn anschließend, das Präsphenoid, beides unpaare, aus paariger Anlage entstandene Knochen. Beide Knochen haben links und rechts ihre paarigen Begleiter: das Basisphenoid die paarigen Alisphenoide, das Präsphenoid die paarigen Orbitosphenoide, ganz wie das Basioccipitale von den 2 Exoccipitalia flankiert wird. Da nun auch in der Gegend 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 Basioccipitale (Fig. 482 *IV*), Basisphenoid (*III*), Präsphenoid (*II*), Mesethmoid (*I*); daneben je eine linke und rechte Reihe: Exoccipitalia (*4*), Alisphenoidea (*3*), Orbitosphenoidea (*2*), Exethmoidea (*1*). Die Ausbildung der Gehörkapsel bringt es mit sich, daß zwischen die Exoccipitalia und die Alisphenoidea die Summe der Otica, das Petrosum, eingekeilt ist. Nur in der Hinterhauptsgegend findet sich ein dorsaler Schlußstein, das

Fig. 481.

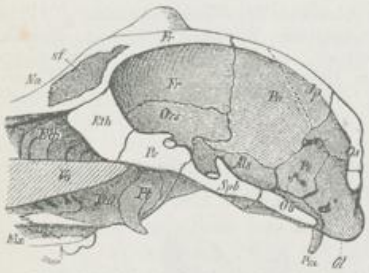


Fig. 482.

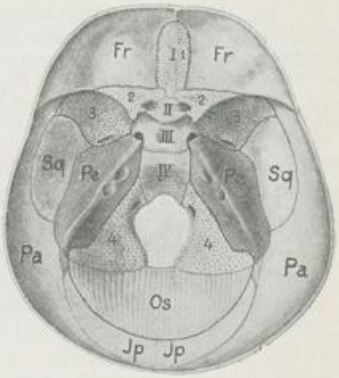


Fig. 481. Sagittalschnitt durch den hinteren Abschnitt des Ziegenschädels. A. Primäre Knochen des Hirnschädels: *Ob* Basioccipitale (*Pm* Processus paramastoideus), *Ol* Exoccipitale, *Os* Supraoccipitale; *Spb* Basisphenoid, *Als* Alisphenoid, *Ps* Präsphenoid, *Ors* Orbitosphenoid, *Eth* Mesethmoid (das Exethmoid verdeckend); *Pe* Petrosum. B. Belegknochen: *Pa* Parietale, *Ip* das nur bei Säugetieren vorkommende Interparietale, *Fr* Frontale mit *sf* Sinus frontales, *Na* Nasale. C. Belegknochen des Visceralskeletts: *Vo* Vomer, *Pal* Palatinum, *Pt* Pterygoid (Gaumenreihe). *Mx* Maxillare (Oberkieferreihe) (aus Gegenbaur).

Fig. 482. Schädelbasis eines Neugeborenen nach Entfernen des Schädeldaches von innen betrachtet (schematisiert). *I* Mesethmoid, *1* Exethmoidea, *II* Präsphenoidea, *2* Orbitosphenoidea, *III* Basisphenoidea, *3* Alisphenoidea, *IV* Basioccipitale, *4* Exoccipitalia. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 481.

Belegknochen.

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 Grundschema eines Wirbeltierschädels wird in der Natur am meisten modifiziert in der Sphenoidalgegend. Parasphenoid einerseits, Basisphenoid + Präsphenoid 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 temporales), die Präsphenoidea mit den Orbitosphenoidea (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.

Visceralskelett.

Die Schädelkapsel wird zum Kopfskelett ergänzt durch das Hinzutreten des Visceralskeletts, eines Systems von Bogenstücken, welche nach Art der Rippen den Anfangsdarm von links nach 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 *Haien* 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 Haien 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 Function entfremdet wurde, als er zum Kauen Verwendung fand. Vor dem Kieferbogen finden sich bei vielen Haien noch die Lippenknorpel; ob dieselben als Visceralbogen zu deuten sind, ist zweifelhaft, vielfach werden sie als Reste eines Stützskeletts von Tentakeln gedeutet, wie sie bei *Amphioxus* und *Myxinoiden* 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 Functionswechsel der Bögen, indem immer mehr derselben ihrer respiratorischen Function 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 Selbständigkeit 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 Function 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 *Haien* durch die Lippenknorpel eingenommenen Gegend links und rechts zwei Belegknochen entstehen, der Zwischenkiefer (Os praemaxillare s. intermaxillare) und der 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. 532). 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.

Gehörknöchelchen.

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 functionslos 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. 537) 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 Functionswechsel Quadratum und Articulare nach, jenes, indem es zum Amboß, dieses, indem es zum Hammer (Fig. 496, 497) wird. Das Mandibulare wird durch diese Umwandlung seines 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, articuliert. 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 entgegen sendet.

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 secundäre 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*.

Extremitäten.

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 Extremitätenformen sind die unpaaren die 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,

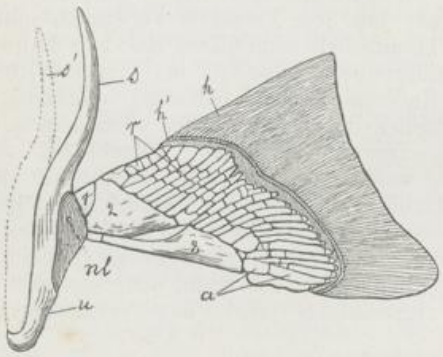


Fig. 483. Linker Brustgürtel mit Flosse von *Heptanchus* (unter Benutzung einer Zeichnung von Wiedersheim). *s* Scapula der linken, *s'* der rechten Seite, *u* unterer Teil des Gürtels, *nl* Nervenloch, *1*, *2*, *3* Pro-, Meso-, Metapterygium, *a* Stammreihe, *r* Nebenreihen der knorpeligen Flossenstützen, *h* Hornfäden oder Flossenstrahlen, bei *h'* durchschnitten, da sie sonst die Enden der Flossenstützen zudecken würden.

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.

Extremitätengürtel.

Das knorpelig präformierte Stützskelett jeder paarigen Extremität besteht aus zwei Teilen, dem in die Seitenwandung 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 in einen dorsalen und einen 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*).

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 vermittelt 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.

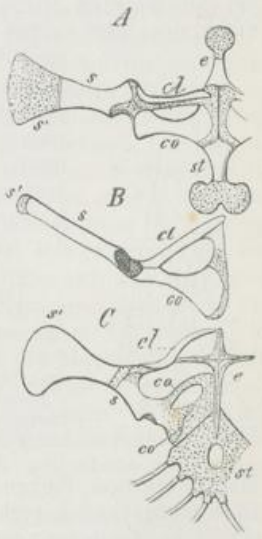


Fig. 484. Rechtsseitiger Schultergürtel: *A* vom *Frosch*, *B* einer *Schildkröte*, *C* einer *Eidechse*. *s* Scapula, *s'* Suprascapulare, *cl* Clavicula, *co* Coracoid, *e* Episternum, *st* Sternum (bei *C* mit Rippenansätzen) (nach Gegenbaur, einige Figurenbezeichnungen verändert).

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 geglückt, 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 Skelettstücke 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 biseriale) oder nur auf einer

Seite (Arch. uniseriale), 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.

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 Haupstrahls 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

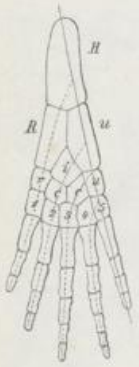


Fig. 485. Schema einer pentadactylen Extremität, die punktierten Linien geben die Seitenstrahlen an. Die für die hintere Extremität gültigen Bezeichnungen sind eingeklammert. *H* Humerus (Femur), *U* Ulna (Fibula), *R* Radius (Tibia). Carpus (Tarsus), bestehend aus 2 Reihen und 2 centralen Stücken: I. 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).

Muskelinsertion 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 functioniert, 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, so muß sie in einzelne Abschnitte zerlegt werden, welche miteinander gelenkig verbunden sind. Bei dieser Quergliederung bilden sich an den vorderen nnd 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 Reduction 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, als 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 einzehigen *Pferde* aus fünfzehigen Urformen durch gesetzmäßige Rückbildung der Zehenzahl hervorgegangen sind.

Muskulatur.

Die hohe Vervollkommnung und eigentümliche Beschaffenheit des 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, Myotome und Sklerotome, müssen miteinander alternieren. Wenn die Schädelkapsel die Gliederung vermissen läßt, so hat das seinen Grund darin, daß Muskelsegmente hier für die Ortsbewegung keine Bedeutung haben, sich rückbilden oder nur in geringen Resten erhalten bleiben. Wenn nun bei den *Säugetieren*, z. B. dem Menschen, von der

hier geschilderten 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

Fig. 486. Fig. 487.

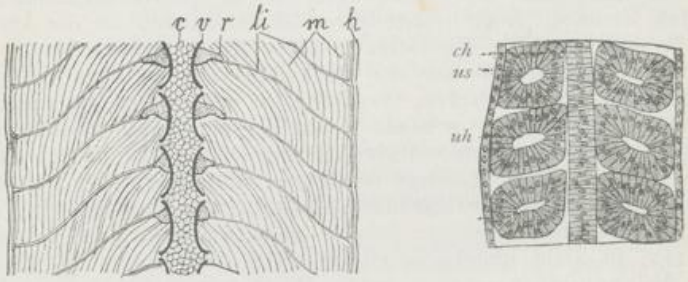


Fig. 486. Horizontalschnitt durch die vordere Rumpfgegend eines jungen *Rhodeus amarus*, auf der Höhe der Ursprünge der unteren Bögen. *c* Chorda, *v* knöcherne Wirbelkörper, *r* Rippenenden der knorpeligen unteren Bögen, *li* Ligamenta intermuscularia, *m* Längsmuskeln, *h* Haut.

Fig. 487. Frontalschnitt durch den Embryo von *Triton*. *ch* Chorda, *us* Ursegmente (Muskelanlagen), *uh* Höhlungen der Ursegmente (aus O. Hertwig).

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.

Nervensystem.

Das Centralnervensystem der Wirbeltiere besteht aus Hirn und Rückenmark; es unterscheidet sich von den zum Teil dorsal (Hirn), zum Teil ventral (Bauchmark) angebrachten Centralorganen der übrigen gegliederten Tiere (*Anneliden* und *Arthropoden*) durch seine rein dorsale Lage; ferner unterscheidet es sich von den Ganglienknötchen 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 Centralorgans verläuft, eine Flüssigkeit, den Liquor cerebrospinalis, enthält und von einem besonderen Epithel (Ependymepithel) ausgekleidet ist. Dieser Centralkanal

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. 30). 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 von links nach rechts, 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. 298). Eine Kommunikation nach außen besteht lange am vorderen Ende und heißt Neuroporus. — Das Neuralrohr des niedersten Wirbeltiers, 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 blasenförmig erweitert. Wie bei Ascidienlarven kann man sogar zwei Hirnabschnitte unterscheiden: 1. die blasenförmige Anschwellung selbst, Archencephalon, 2. einen Übergangsteil, Metencephalon.

Rückenmark.

Bei allen übrigen Wirbeltieren ist das Gehirn als ein ansehnlicher Abschnitt vom Rückenmark scharf abgesetzt. Das Rückenmark (Medulla spinalis) ist ein cylindrischer, 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 Centralkanal (*Cc*) ist aus der Achse ventral verschoben, sein Lumen außerordentlich eingeengt durch das Nervengewebe des Rückenmarks. An letzterem kann man, wie an den Ganglienknötchen 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 Ganglienknötchen, indem die Ganglienzellenschicht, „die graue Substanz", im Centrum 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 Architektonik des Rückenmarks im Prinzip eine andere wäre. — Die graue Substanz umgibt zunächst den Centralkanal, 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 longitudinal gefaserte, 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 ventralen Ast gabelt.

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: zu vorderst das Urhirnbläschen oder Archencephalon, dahinter das den Übergang zum Rückenmark vermittelnde Hinterhirn oder Metencephalon. Dieses Entwicklungsstadium findet sich nur bei wenigen niederen Wirbeltieren und ist auch hier von kurzer Dauer; indem das Urhirn sich 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. Unnatürlich 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.

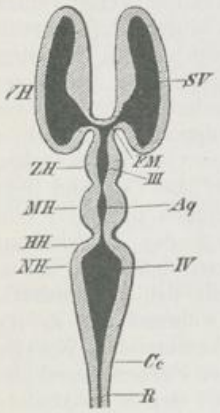


Fig. 488. Schema des Wirbeltierhirns (aus Wiedersheim). *VH* Vorderhirn (Großhirn), *ZH* Zwischenhirn (Thalami optici), *MH* Mittelhirn (Corpora quadrigemina), *HH* Hinterhirn (Kleinhirn), *NH* Nachhirn (Medulla oblongata), *SV* Seitenventrikel, *III*, *IV* dritter und vierter Ventrikel, *FM* Foramen Monroi (Verbindung der Seitenventrikel untereinander und mit dem dritten Ventrikel), *Aq* Aquaeductus Sylvii, *R* Rückenmark mit Centralkanal (*Cc*).

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 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 *Haien* (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.

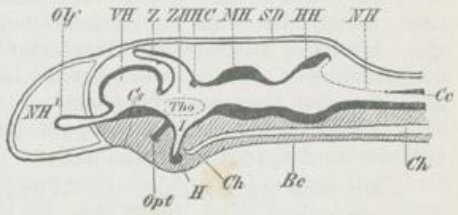


Fig. 489. Schema eines Sagittalschnitts durch das Wirbeltierhirn und seine Umgebung (aus Wiedersheim). *VH*, *ZH*, *MH*, *HH*, *NH* = Vorder-, Zwischen-, Mittel-, Hinter-, Nachhirn, *Olf* Lobus olfactorius, *Z* Zirbeldrüse, *CH* hintere Commissuren der Thalami optici (*Tho*), *I* Infundibulum, *H* Hypophysis, *Cs* Corpus striatum, *Opt* Opticus, *NH'* Nasenhöhle, *Ch* Chorda, *Bc* Basis cranii, *Sd* Schädeldecke, *Cc* Centralkanal des Rückenmarks.

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 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 in der Regel durch eine tief einschneidende Längsfurche in einen linken und rechten Lappen abgeteilt. Bei den *Säugetieren*, bei denen die hier flache Längsfurche durch eine Querfuche gekreuzt wird — daher der Name Corpora quadrigemina, Vierhügel für das Mittelhirn — schwindet das Lumen des Mittelhirnbläschens durch gleichmäßige Verdickung seiner Wandungen bis auf einen dünnen Kanal, den Aquaeductus Sylvii, was zur Folge hat, daß man die Bezeichnung „IV. Ventrikel" auf 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 Structurverhältnisse desselben fortführt. Er unterscheidet sich äußerlich von ihm, indem er sich nach vorn allmählich verbreitert und unter Bildung des hinteren Hirnschlitzes zugleich seine Decke verliert. Auch hier würde man richtiger sagen, daß die Decke des Medullarrohres auf ein dünnes Epithelhäutchen reduziert ist. Vor dem hinteren Hirnschlitz liegt das Kleinhirn, vielfach nur eine dünne, quer ausgespannte Marklamelle. Meist jedoch ist es ein ansehnlicher 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 bleiben 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.

Hypophysis, Epiphysis, Parietalorgan.

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. 298) 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 manchen *Reptilien* (*Hatteria*, *Anguis*, *Lacerta* etc.) die Structur 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.

Hirnnerven.

Rücksichtlich der Hirnnerven herrschen bei allen *Amnioten* prinzipiell die gleichen Verhältnisse wie beim *Menschen*: man kann 12 Hirnnerven unterscheiden: 1. Olfactorius, 2. Opticus, 3. Oculomotorius, 4. Trochlearis, 5. Trigeminus, 6. Abducens, 7. Facialis, 8. Acusticus, 9. Glossopharyngeus, 10. Vagus, 11. Accessorius, 12. Hypoglossus. Bei den *Anamnien* zeigen die 2 letzten Nerven abweichende Verhältnisse; der Accessorius erscheint hier noch als Teil des Vagus, ist somit noch nicht zu einem selbständigen Nerven geworden; für den Hypoglossus dagegen kann man nachweisen, daß er bei *Selachiern* und *Amphibien* durch echte, hinter dem Schädel austretende Spinalnerven mit mehr oder minder rückgebildeten dorsalen Wurzeln vertreten wird. Diese „occipitospinalen" Nerven haben sich bei den *Amnioten* zum Hypoglossus vereint und sind scheinbar zu einem Hirnnerven geworden, weil die entsprechenden Wirbel mit dem Hinterhaupt verschmolzen sind. Bei den *Teleostiern* ist diese Umwandlung schon eingeleitet. Bei *Selachiern* und *Dipneusten* wurde in der Neuzeit ein rudimentärer mit einem Ganglion versehener Hirnnerv entdeckt, der vor dem Olfactorius das Großhirn verläßt und zum Geruchsgrübchen verläuft (N. terminalis).

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 diesen Fragen scheiden die dem Vorderhirnbläschen entstammenden N. olfactorius und N. opticus aus. Letzterer ist überhaupt kein peripherer Nerv, sondern eine Verbindung von 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 linke Nerv an das rechte, der rechte Nerv 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, 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 — selbstverständlich mit Ausschluß des Hypoglossus — entstehen wie dorsale Wurzeln und sind auch mit Ganglienknötchen ausgerüstet (G. Gasseri des Trigeminus, Vagus- und Glossopharyngeus-Ganglien etc.), sie enthalten aber mehr oder minder reichliche motorische Fasern, die zu visceralen Muskeln treten. Es hat das zur Frage geführt, ob nicht auch die dorsalen Spinalwurzeln entsprechende motorische Fasern führen. — 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, Glossopharyngeus und Vagus mit vielen Ästen vor den Kiemenbögen).

Sympathicus.

Außer dem Körpernervensystem haben die Wirbeltiere noch ein besonderes, die Eingeweide versorgendes Nervensystem, den Sympathicus, und in demselben ein besonderes Centralorgan, den „Grenzstrang". Letzterer besteht aus einem linken und rechten, unter der Wirbelsäule hinziehenden, durch Rami viscerales mit den Spinalnerven verbundenen Längsstrang, in welchem Ganglienknötchen 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.

Hirnhäute.

Der zwischen Centralnervensystem und dem umhüllenden Skelett gelegene Raum ist bei Fischen sehr ansehnlich und von lockerem, fettreichem Gewebe erfüllt, welches sich im Umkreis der Centralorgane 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 zu-

nächst (*Amphibien — Vögel*) in zwei Schichten („Pia" und „Dura mater"), zu denen sich bei *Säugetieren* die Arachnoidea als dritte gesellt. Die Pia mater ist die die Blutgefäße führende Hülle, die Dura mater eine derbe Haut, die im Bereich des Schädels sich dem Periost desselben nähert und schließlich sich mit ihm vereinigt, je mehr die Schädelhöhle von dem an Masse zunehmenden Hirn erfüllt wird.

Sinnesorgane.

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. Die Tastorgane machen hiervon freilich eine Ausnahme, da dieselben nur bei den Landbewohnern, dagegen nicht bei den Fischen den betreffenden menschlichen Einrichtungen gleichen. Die Tastorgane des *Menschen*, der übrigen *Säugetiere, Vögel, Reptilien* und *Amphibien* haben das Eigentümliche, daß die Nerven nicht in Epithelzellen enden, sondern an besonderen Tastzellen der Lederhaut, welche entweder einzeln im Bindegewebe liegen (*Amphibien, Reptilien*), oder zu Gruppen vereint die Tastkörperchen erzeugen (*Vögel, Säugetiere*) (Fig. 490). Die Tastkörperchen haben die Gestalt ovaler Kolben und sind in besondere Papillen der Lederhaut eingebettet. Ihnen gleichen in ihrer Form und Lagerung die Vater-Pacinischen Körperchen, welche sich in ihrer feineren Structur allerdings wesentlich unterscheiden (Fig. 77, S. 106) und, da sie auch in inneren Organen (Mesenterium der *Katze*) vorkommen, in ihrer Function noch gänzlich rätselhaft sind. Neben diesen mesodermalen Nervenendigungen finden sich bei allen Wirbeltieren intraepitheliale Nervenverästelungen, wie sie am schönsten an der Hornhaut des Auges und bei Tieren mit empfindlicher Schnauze, wie *Schwein* und *Maulwurf*, an dieser zu beobachten sind. Auch hier gehen die feinsten Nervenausläufer nicht in Epithelzellen über, sondern enden zwischen ihnen mit kleinen Knöpfchen.

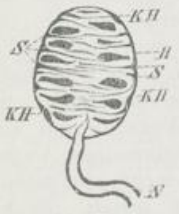


Fig. 490. Tastkörperchen aus der Vogelzunge. *N* zutretender Nerv, *H* äußere Hülle, *KH* Kerne derselben, *S* Scheidewände.

Den *Fischen* fehlen Tastzellen, Tastkörperchen und Kolbenkörperchen; dafür ist ihre Haut mit Sinnesorganen ausgerüstet, in denen ein typisches Sinnesepithel nachweisbar ist. Die Hautnerven treten aus der Lederhaut in die Epidermis über und enden an ovalen Zellgruppen, die zwar in ein vielschichtiges Epithel eingebettet sind, selbst aber aus einer einzigen Lage von Sinneszellen bestehen. Nach der Structur der letzteren unterscheidet man Nervenendhügel und Nervenendknospen. Die Nervenendhügel sind die spezifischen Elemente der später zu besprechenden Seitenorgane der *Fische* und der durch Kiemen atmenden *Amphibien* und *Amphibienlarven* und scheinen somit besondere, für den Wasseraufenthalt wichtige Empfindungen zu vermitteln, weshalb man auch von Organen eines sechsten (dem Menschen fehlenden) Sinnes gesprochen hat (cfr. S. 106). 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. Vollkommen gleichen Bau wie die Nervenendknospen der Fischhaut zeigen 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 *Amphioxus*, welche einen unpaaren Nasensack haben, haben alle Wirbeltiere eine paarige Nase. Bei ausgebildeten *Fischen* und bei den Embryonen von *Reptilien*, *Vögeln* und *Säugetieren* liegen scheitelwärts von der

Fig. 491.

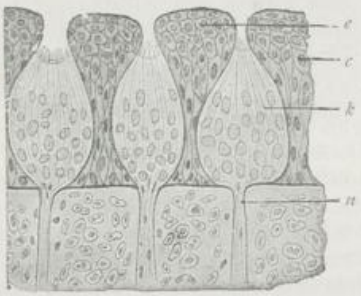


Fig. 491. Querschnitt durch die Geruchsschleimhaut eines *Fisches* (*Belone*). *e* Epithel, *k* Geruchsknospen, *n* zutretende Nerven (aus O. Hertwig, nach Blaue).

Fig. 492.

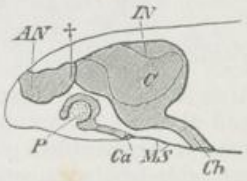


Fig. 492. Schema der Nase einer *Eidechse* (Sagittalschnitt). *AN* äußere, *IN* innere Nasenhöhle, † Verbindung beider, *C* Nasenmuschel, *CH* Choane, *MS* Mundschleimhaut, *P* Jacobsonsches Organ, *Ca* Kanal desselben zur Mundhöhle (nach Wiedersheim).

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). Wenn die Wirbeltiere 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*) bis in die Nähe der Wirbelsäule. Die Verlagerung wird durch die Entwicklung des harten Gaumens herbei-

geführt, einer Scheidewand, welche die primitive Mundhöhle in zwei Etagen teilt, eine untere, die bleibende oder secundäre Mundhöhle, und eine obere, welche als secundäre 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*.

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 „Stensonschen Gänge" mündet. Diese Nebennase, das Jacobsonsche 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). Daselbst 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 festsitzt, 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. Ganglienzellen-

schicht; 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 Stützfunction 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 Ganglienzellenschicht 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 2 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 Pigmentkörnern 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.

Entwicklung des Auges.

Diese vom Gewöhnlichen abweichende, functionell unzweckmäßige, „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 secundären Augenblasen, die Augenbecher, verwandelt, indem unter gleichzeitiger Bildung der Linse und des Glaskörpers die 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 von dem 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.

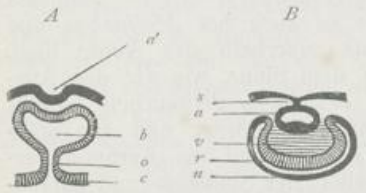


Fig. 493. Entwicklung des Auges (Schema nach O. Hertwig). *A* Primäre Augenblase (*b*), steht durch den Opticus (*o*) mit dem Hirn (*c*) in Verbindung und wird durch die Linse (*a'*) zum secundären Augenbecher eingestülpt, *B* Secundäre Augenblase (Augenbecher), *r* Retina (vordere, innere Wand), *n* Tapetum nigrum (hintere, äußere Wand des Bechers), *v* Corpus vitreum, *a* Linsensäckchen, *s* Stiel, welcher es mit der Haut noch verbindet.

Hilfsapparate 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 Tränendrüse, 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 *Anamnien*.

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* 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. 485 *II u, s*). Zu dem Hörbläschen treten Anhänge oder Aussackungen, welche den durch den Namen „Labyrinth“ gekennzeichneten verwickelten Bau verursachen. Vom Utriculus gehen die drei Bogen-

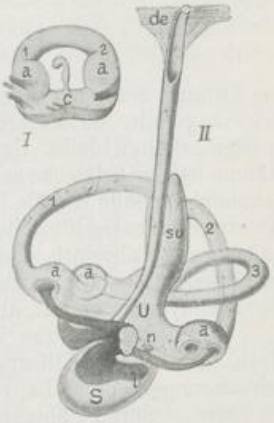


Fig. 494. Gehörbläschen. *I* von *Myxine*, *II* von *Chimaera monstrosa* (nach Retzius); *a* Ampullen der halbkreisförmigen Kanäle (*1* der vordere, *2* der hintere, bei *Myxine* noch einheitlich, *3* der äußere), *c* das noch einheitliche Gehörbläschen mit Ductus endolymphaticus, *de* Ductus endolymphaticus auf der Haut mündend, *l* Anlage der Lagena, *S* Sacculus, *U* Utriculus, *su* Sinus utriculi, schwarz der Hörnerv mit seinen Endigungen (*u* Macula neglecta).

gänge 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 (vergl. 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 (*l*), 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.

Das häutige Labyrinth ist ganz oder teilweise in die Seitenwand des Schädels, in die gewöhnlich zum Petrosum 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

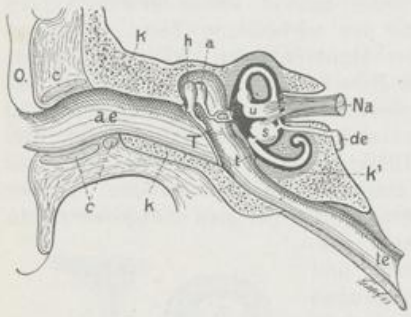


Fig. 495. Querschnitt durch die Gehörregion eines Menschen, schematisiert (im Anschluß an Schwalbe). *o* Basis der Ohrmuschel, *c* Knorpel des äußeren Gehörgangs, *ae* äußerer Gehörgang, *K* Knochen (Schläfenbein). *K'* besonders harter Teil desselben im Umkreis des Hörbläschens (knöchernes Labyrinth), *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, *Na* Nervus acusticus.

die Lumina des sog. 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 Endolymphe gefüllt, die umgebenden Lymphspalten von der Perilymphe.

Zu dem Hörorgan im engeren Sinne, dem Hörbläschen oder Labyrinth, können sich 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 und nur ausnahmsweise vorhanden, da die Schallwellen aus dem Wasser leicht in die Gewebe des Körpers übertreten und daher unmittelbar zu den Endorganen des 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 functionsunfähig 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 functionsfähig (*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 die besondere Lebensweise besondere Bedingungen der Schalleitung (Leitung durch die Gewebe) bietet.

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 stets vorhandene Fenestra ovalis und die den *Amphibien* noch fehlende Fenestra rotunda. Die Fenestra ovalis wird durch das centrale 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 diese Übertragung noch vollkommener, indem zwischen Hyomandibulare (Stapes) und Trommelfell Teile des Kieferbogens, das Quadratum (Incus) und das Articulare (Malleus), eingeschoben werden und so eine federnde Knochenreihe herstellen (Fig. 495, 496).

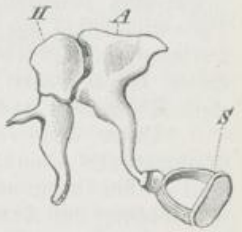


Fig. 496. Gehörknöchelchen des *Menschen*. *H* Hammer, *A* Amboß, *S* Steigbügel (aus Wiedersheim).

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. Ebenso ist im wesentlichen auf die Klasse der *Säugetiere* die Ohrmuschel beschränkt, eine von Knorpeln gestützte Hautfalte, welche die Schallschwingungen auffängt.

Leibeshöhle.

Unterhalb der Wirbelsäule in der ventralen, die dorsale an Umfang weit übertreffenden Sphäre des Körpers findet man fast sämtliche wichtigen vegetativen Organe des Wirbeltierkörpers in einem geräumigen Hohlraum vereinigt, in dem Cölom 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) aus-

gekleidetes, zwischen Darmfaserblatt und Hautfaserblatt eingeschobenes Enterocöl (vergl. S. 93, 136). 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 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 vom 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 Pancreas, vorhanden: die Ausführgänge 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 Bezahnung 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 Bezahnung hervorgegangen, da manche *Haie* außer den Zahnreihen noch jetzt rudimentäre Zähnchen in der Schleimhaut von Mund und Rachen besitzen. Wo Zähne fehlen (*Vögel*, *Schildkroten*, *Bartenwale*), sind sie durch Rückbildung verloren gegangen.

Respirationsorgane.

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 herausführen kann. Zwischen beiden Öffnungen ziehen in der vorderen und hinteren Wand der Kanäle zarte, mit secundären 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. 24, 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.

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. 299).

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. 474) 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 functionierende Schwimmblase und der Schwimmblasengang.

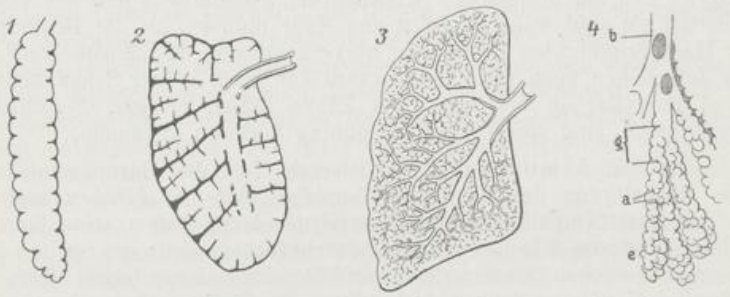


Fig. 497. Schematisierte Längsschnitte durch Lungen, *1* eines jungen Salamanders, *2* einer Schildkröte, *3* des Menschen. *4* Ein Bronchiolus (*b*) der menschlichen Lunge, stärker vergrößert, *g* Alveolargang, *a* Alveoli, *e* Endbläschen.

Die Schwimmblase der meisten *Fische* ist ein glattwandiger Sack. Die Wandung des Sackes erhält schon bei manchen *Fischen* und den *Amphibien* eine größere, respiratorische Oberfläche, indem feinere und gröbere Falten sich in den einheitlichen Luftraum erheben (Fig. *1*). Diese periphere Fächerung vergrößert sich bei den *Reptilien* auf Kosten des Centralraums; letzterer wird sogar bei *Crocodilen* und *Schildkröten* (*2*) mehr oder minder vollständig durch derbere Scheidewände aufgeteilt, welche sich von der Peripherie bis an den in das Lungeninnere eintretenden Bronchus erstrecken. So wird es verständlich, daß bei *Säugetieren* (*3*) keine Andeutung von einem einheitlichen Luftraum mehr besteht, indem der Bronchus sich immer mehr verästelt 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*).

Blutgefäßsystem.

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* (S. 274, Fig. 242, 243) läuft ein großer longitudinaler Blutstamm über dem Darm von hinten nach vorn, ein zweiter 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 wesentlichen die gleichen Verhältnisse herrschen noch bei Larven von *Amphioxus*: sie sind nur wenig verändert (durch Entwicklung des Pfortaderkreislaufs und des paarigen Venensystems) beim erwachsenen Tiere. 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 überwunden werden müssen, indem 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, Kiemencapillaren 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 *jugulares* besteht und immer mehr Terrain der Subintestinalvene abgewinnt.

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 Kiemencapillaren; 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 functionellen 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* (I) 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 Körpervenen 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 Lungen-

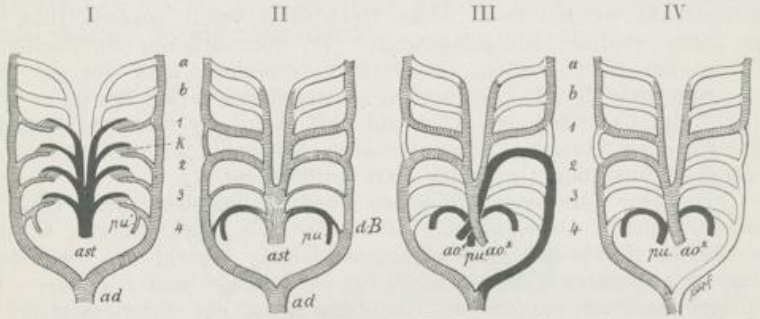


Fig. 498. Schematische Darstellung der Umbildung der Anlagen der Arterienbögen in den wichtigsten Wirbeltierklassen. Hell: die Anlagen, welche zugrunde gehen. Schwarz: die Arterien mit venösem Blut. Schraffiert: die Gefäße mit arteriellem Blut. Von links nach rechts. I *Dipneusten*, II *Urodelen* mit Lungenatmung, III *Reptilien*, IV *Vögel*. (Bei *Säugetieren* würde nicht der rechte, sondern der linke Aortenbogen erhalten bleiben.) *ast* Arterienstiel, *ao* venöse Aorta der *Reptilien*, ao^2 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* Kiemencapillaren, *ad* Aorta descendens.

kreislauf 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 mit der Pulmonalis aus dem rechten Herzen kommt (III ao_1).

Bei lungenatmenden Wirbeltieren strömt dem Gesagten zufolge das venöse Körpervenenblut 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 ge-

führt wird. (Bezüglich der Einzelheiten vergl. 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 Herztätigkeit, um auch hier eine genügende Bewegung zu unterhalten, doch können daneben *(Amphibien)* besondere Lymphherzen 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 Fetttröpfchen veranlaßt wird. Über die Beschaffenheit der gewöhnlichen Lymphe und des Blutes wurde schon im allgemeinen Teil das Wichtigste gesagt (S. 73, Fig. 45, 44). An besonderen Stellen sind in den Verlauf der Lymphgefäße Lmphdrüsen 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.

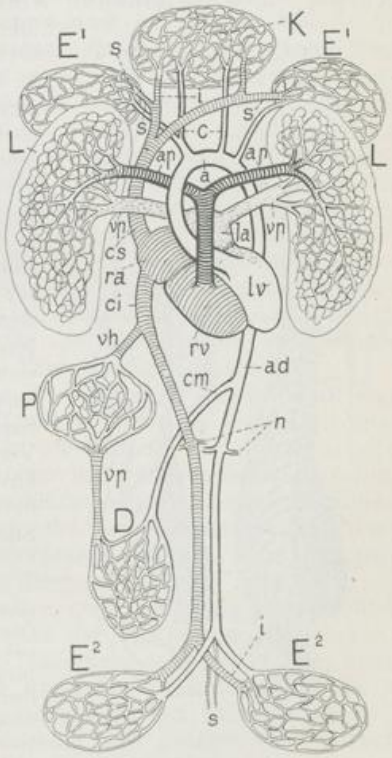


Fig. 499. Schema des Blutkreislaufs eines Säugetiers. Herz: *ra*, *la* rechte und linke Vorkammer, *rv*, *lv* rechter und linker Ventrikel; *L* Capillarsystem der Lunge, *K* Capillarsystem des Kopfes, E^1, E^2 der vorderen und hinteren Extremität, *D* des Darms, *P* der Leber (Pfortaderkreislauf). Arterien: *ap* Pulmonalis (durch besonders dunkle Schraffierung bezeichnet), *a* Aorta ascendens, *ad* Aorta descendens, *c* Carotiden, *s* Subclavien, *cm* Eingeweidearterien (Coeliaca, Mesenterica), *n* Nierenarterien, *i* Iliacae, *s* Sacralis (Aorta caudalis). Venen: *vp* Lungenvenen, *cs*, *ci* Cava superior (bei den meisten Wirbeltieren in Zweizahl vorhanden) und inferior, *j* Jugularis, *s* Subclavia, *vh* Lebervene, *vp* Pfortader, *n* Nierenvenen, *i* Iliaca, *s* Sacralis.

Die Anatomie der Wirbeltiere haben wir mit den Geschlechtsorganen und den Excretionsorganen 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. 66). 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; im letzteren Fall gewöhnlich eine lockere, traubige Geschlechtsdrüse, das Ovar (Fig. 500 *A*).

Urogenitalsystem.

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, deren Betrachtung wir daher vorausschicken müssen. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte unterscheidet dreierlei Nieren: 1. die Kopf- oder Vorniere, 2. die Urniere oder den Wolffschen Körper, 3. die bleibende Niere, dementsprechend auch drei Ausführwege: 1. den Vornierengang, 2. den Urnierengang oder Wolffschen Gang, 3. den Harnleiter oder Ureter. Vornierengang und Urnierengang hängen genetisch zusammen; und zwar ist es am wahrscheinlichsten, daß der Vornierengang, wie die Entwicklung der *Selachier* lehrt, sich der Länge nach in zwei Kanäle spaltet, in den Urnierengang und den die Beziehung zur Vorniere beibehaltenden Müllerschen Gang. Der Ureter dagegen entsteht neu durch Ausstülpung vom unteren Ende des Urnierenganges aus; er bildet weitere Ausstülpungen, welche zu Nierenkanälchen werden und zwar zu den als Sammelröhren bekannten Teilen. — Die Vorniere (*Pronephros*) functioniert als Excretionsapparat gewöhnlich nur im Embryonalleben und auch da nur auf frühen Stadien, vielleicht in manchen Fällen über-

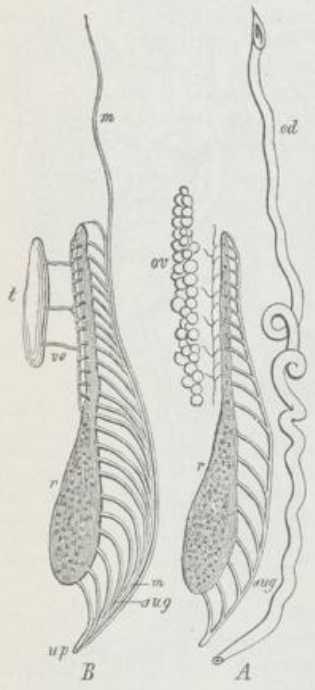


Fig. 500. Urogenitalsystem von *Triton* (aus Gegenbaur). *A* Weibchen, *B* Männchen, *ov* Ovar, *t* Hoden, *r* Niere, *vo* Verbindungsgänge zwischen Hoden und Niere, *m* Müllerscher Gang, beim Weibchen Oviduct *od*, *sug* Urnierengang (beim Männchen zugleich Samengang), *up* Mündung des Urogenitalsystems.

haupt nicht mehr; ihr Verhältnis zum übrigen Nierensystem ist noch strittig. Dagegen gewinnt es immer mehr an Sicherheit, daß Urniere und bleibende Niere der vordere und hintere Abschnitt eines einheitlichen Organs sind, welches wir im folgenden kurzweg Niere, ihren Ausführweg Nierengang, nennen wollen, während die Urnieren mit Rücksicht auf ihre Lage hinter der Vorniere Mesonephros, die bleibende Niere Metanephros heißen möge. Eine einheitliche Niere mit einheitlichem Ausführgang findet sich bei den *Teleostiern* als ein breiter Drüsenstreifen in ganzer Länge des Rumpfes links und rechts von der Wirbelsäule; ähnlich haben auch die *Amphibien* (Fig. 500) und manche *Selachier* eine einheitliche Niere, doch kommt es hier schon vor, daß das vordere Ende (= Mesonephros) weniger gut entwickelt ist als das hintere (= Meta-

nephros). Bei einem anderen Teil der *Selachier* sind beide Nierenabschnitte gegeneinander abgesetzt, und jeder Abschnitt hat seinen besonderen Ausführgang. Mit der räumlichen Trennung verbindet sich von den *Reptilien* an aufwärts ein Unterschied in der Zeit der Entwicklung. Der Mesonephros (Wolffscher Körper) entsteht viel früher und functioniert während der Hauptzeit des Embryonallebens; er wird in seiner excretorischen Function abgelöst durch den später entstehenden Metanephros, welcher die bleibende Niere darstellt.

Der Gegensatz zwischen Meso- und Metanephros ist nun offenbar durch die Beziehungen zum männlichen Geschlechtsapparat hervorgerufen. Der Hoden verbindet sich (mit Ausnahme eines Teils der Fische) mit dem vorderen Ende der Niere, dem mesonephralen Abschnitt (Fig. 495 *B*), so daß die Harnkanälchen desselben zugleich auch den Samen ableiten, während der hintere Abschnitt rein excretorisch ist. Dieser functionelle Gegensatz der beiden Abschnitte ist Ausgangspunkt einer divergenten Entwicklung geworden. Das vordere Ende verlor mehr und mehr seine excretorische Function und wurde zu einem Teil des Geschlechtsapparats, das hintere blieb Niere. So bildete sich das verschiedene Aussehen beider Abschnitte aus (*Amphibien*), später ihre Sonderung und die Sonderung ihrer Ausführwege (*Selachier*), schließlich kam es dahin, daß der in der Entwicklung voraneilende Mesonephros nur im Embryonalleben noch als Niere functionierte (Wolffscher Körper der *Reptilien*, *Vögel* und *Säugetiere*), daß sich aber von ihm nur die für die männliche Geschlechtsfunction nötigen Teile dauernd erhielten: die Samen ausleitenden Kanälchen (Epididymis oder Nebenhoden) und der Wolffsche Gang, Vas deferens, während die rein excretorischen Teile des Mesonephros rückgebildet wurden, resp. ein rudimentäres Organ, Paradidymis, lieferten.

Im weiblichen Geschlecht ist die Anlage der Niere (Meso- und Metanephros) die gleiche wie beim Männchen. Da aber die Verbindung mit der Geschlechtsdrüse unterbleibt, ist die Existenz der einzelnen Teile des Apparats ausschließlich von der Dauer ihrer excretorischen Function abhängig; daher bleibt unter allen Umständen der Metanephros erhalten, auch der Mesonephros bei Selachieren und das dem Mesonephros vergleichbare vordere Ende der Amphibienniere, dagegen nicht der sog. Wolffsche Körper der höheren Wirbeltiere. Dieser ist zwar auch im weiblichen Geschlecht eine Embryonalniere, geht aber dann verloren und hinterläßt nur rudimentäre Organe, welche der Epididymis (Epoophoron) und der Paradidymis (Paroophoron) des Männchens entsprechen. Das ganz abweichende Verhalten der Niere im weiblichen Geschlecht hat darin seinen Grund, daß die Müllerschen Gänge zu den Eileitern werden, welche umgekehrt beim Männchen frühzeitig sich gänzlich oder bis auf wenige Spuren rückbilden. Das vordere Ende des Müllerschen Ganges mündet beim Weibchen mit weiter Öffnung (Ostium abdominale tubae) in die Leibeshöhle und nimmt die durch Platzen der Follikel in die Leibeshöhle geratenen Eier auf.

Die Auffassung, welche hier vom Urogenitalsystem der Wirbeltiere vertreten worden ist, wird nicht von allen Morphologen geteilt. Von vielen Seiten wird besonders auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen der Wolffsche Körper der *Amnioten* mit der gesamten Niere der *Anamnier* verglichen; dagegen sei die bleibende Niere der *Amnioten* eine Neubildung, welche im Nierensystem der *Anamnier* kein Homologon besitze. Damit wird ein tiefgreifender Unterschied im Nierensystem

zwischen *Amphibien* und *Reptilien* angenommen, welcher mit der in allen übrigen Organen ausgesprochenen nahen Verwandtschaft unvereinbar ist. Dagegen ist sehr wohl zuzugeben, daß der Metanephros der *Amnioten* nur zum Teil dem Metanephros der *Anamnien* entspricht. Sicherlich sind die gesteigerten Ansprüche an den Metanephros bei Amnioten Ursache geworden, daß das Organ durch Bildung neuer, den Anamnien fehlender Harnkanälchen eine Vergrößerung erfahren hat.

Die Verbindung der Geschlechtsorgane und der Nieren zu einem einheitlichen Apparat, dem Urogenitalsystem, erklärt sich aus denselben Verhältnissen wie bei den *Anneliden*: daß nämlich beide Organe aus dem Epithel der Leibeshöhle stammen und dauernd oder vorübergehend Verbindungen mit der Leibeshöhle unterhalten. Für die Geschlechtsorgane ist dieser Nachweis oben schon geführt worden; für die Urniere ist festgestellt, daß die Harnkanälchen Abkömmlinge des Cölomepithels sind und vorübergehend eine vollkommen an die Segmentalorgane der *Anneliden* erinnernde Anordnung besitzen. Wie das für die Embryonen von *Selachiern* geltende Schema der Figur 69 (S. 99) lehrt, besteht die Niere anfänglich aus zahlreichen, segmental angeordneten Kanälen, welche durch Wimpertrichter mit der Leibeshöhle zusammenhängen und sich von den Segmentalorganen der *Anneliden* dadurch unterscheiden, daß sie nicht einzeln, sondern mittelst eines Sammelkanals nach außen münden, daß sie durch Hervorsprossen neuer Harnkanälchen sich zu einem kompakten Organ entwickeln, daß an einer bestimmten Stelle ihres Verlaufs der Gefäßknäuel oder Glomerulus in ihr Lumen hineinwuchert.

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 mit dem Darm zur Kloake vereinigt. Bei den übrigen *Säugetieren* ist dagegen eine Kloake nur im Embryonalleben vorhanden; später wird sie durch eine Scheidewand im entodermalen Enddarm und 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.

Fortpflanzung.

Die Wirbeltiere pflanzen sich weder ungeschlechtlich noch parthenogenetisch fort, sondern ausschließlich durch Eier, welche der Befruchtung bedürfen. Die Befruchtung ist bei niederen Wirbeltieren meist eine äußere und erfolgt während der Eiablage; bei höheren Wirbeltieren 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. 135). Die meisten *Haifische* sind lebendig gebärend, ziemlich viele unter ihnen ovovivipar; 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 Stetigkeit 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 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 *Anamnien* 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 circuläre Falte links und rechts, vorn und hinten vom Embryo, wächst um denselben nach dem Rücken empor, bis die einander entgegenwachsenden Faltenränder dorsal

zum Verschluß 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 Falle ist die Allantois nur die Fortsetzung des Bindegewebes und der Blutgefäße der Harnblase. Die Blutgefäße sind für die Function 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.

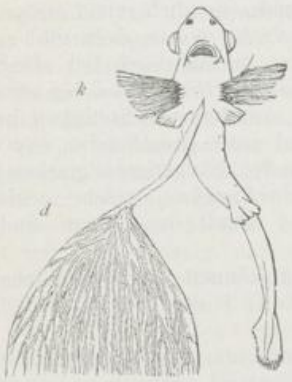


Fig. 502.



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 Cölom, *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 durch eine große Kluft getrennt werden, indem die *Amphibien* zu den niederen Wirbeltieren, den *Anamnien*, 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, wie den *Amphioxus* und die *Cyclostomen*, als zwei besondere Klassen abzuzweigen.

I. Unterstamm.

Anamnien.

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 seines Baues. Der fischförmig gestaltete, an beiden Enden zugespitzte Körper (daher der Name) hat noch keine paarigen Flossen und wird von einem unpaaren, nur am caudalen Ende deutlicher entwickelten Flossensaum umfaßt. 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 dem Mangel der Bindesubstanzen zusammen. Der *Amphioxus* besteht fast nur aus vielfach gefalteten, von Stützlamellen getragenen, durch dünne Gallertschichten getrennten Epithelhäuten. 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 „Hirnblase" ist als ein rückgebildetes Auge anzusehen; es scheint functionell durch zahlreiche lichtempfindliche Zellen des Rückenmarks ersetzt zu sein. Längere Zeit über mündet der Neuralkanal an seinem vorderen Ende durch den Neuroporus 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 dieselbe 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 Mitte des Körpers das Atemwasser austreten läßt. Eine ventrale flimmernde „Hypobranchialrinne" (Fig. 505 *e*), in welcher man das Homologon sowohl des Asci-

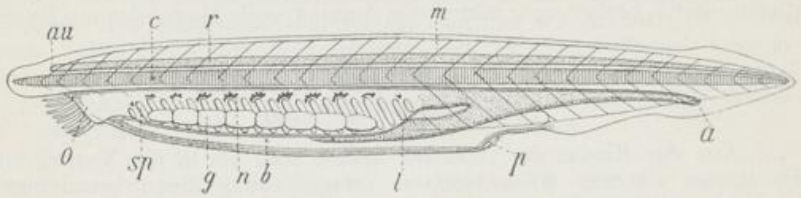


Fig. 503. *Branchiostoma lanceolatum*, schematisiert (nach einer Zeichnung von Th. Boveri). *au* Auge, *c* Chorda, *r* Rückenmark, *m* Muskeln, *o* Mundöffnung, *sp* Kiemenspalten, *g* Geschlechtsorgane, *n* Nierenkanäle, *b* Peribranchialraum, *p* Mündung desselben, *l* Leber, *a* After.

Fig. 504.

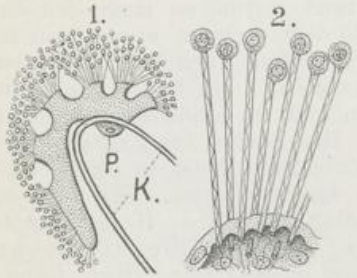


Fig. 504. Nierenkanälchen von *Amphioxus*. 1 ein ganzes Kanälchen mit mehreren Nephrostomen und ansitzenden Büscheln von Solenocyten, *K* oberes Ende der Kiemenspalte, *P* Mündung des Nierenkanälchens in den Peribranchialraum (nach Boveri). 2 Ein Teil der Kanalwand mit 7 Solenocyten stärker vergrößert (nach Goodrich).

Fig. 505.

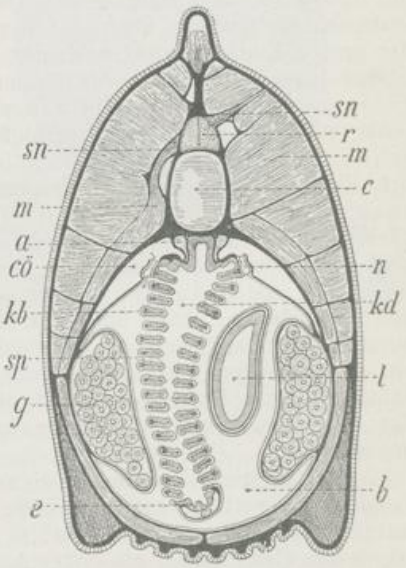


Fig. 505. Querschnitt durch die Kiemenregion des *Amphioxus*. *r* Rückenmark, *sn* abtretende Nerven, *m* Muskeln, *c* Chorda, *a* Aorta descendens, *cö* Cölom, (branchiale Leibeshöhle), *n* Niere (links durch Pfeile bezeichnet, die in der Zeichnung angegebene Verbindung mit der Leibeshöhle ist in der Natur von Solenocytenhaufen umgeben), *kd* Kiemendarm, *kb* Kiemenbögen, *sp* Kiemenspalten, *g* Geschlechtsorgane, *l* Leberblindsack, *b* Peribranchialraum, *e* Hypobranchialrinne, darunter Aorta ascendens (nach einer Zeichnung von Ray Lankester, verändert von Th. Boveri).

dienendostyls als auch der Thyreoidea erblickt, führt in das geradgestreckte, 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*).

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 Aorta ascendens unter der Kieme. Die von letzterer 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 contractil, 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 Zellenfollikel, die durch Platzen die reifen Geschlechtsprodukte in den Peribranchialraum entleeren. In letzteren münden auch die Excretionsorgane, eine linke und 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. 100). 2. Es bildet sich eine typische Gastrula durch Einstülpung (Fig. 106). 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 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 der *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. 26 *a*) 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 Achsenskelett des Rumpfes besteht entweder nur aus der Chorda oder außerdem noch aus ganz 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), 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 bis 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 jederzeit in einem einzigen Kiemenloch (*s*), von dem auf der linken Seite noch ein Kanal direkt zum Darm verläuft (*c*) (*Myxine*).

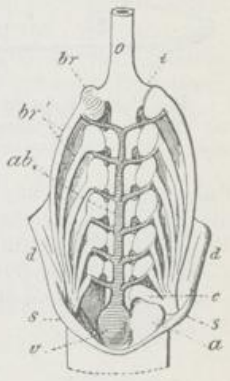
Fig. 506. Mund von *Petromyzon marinus* mit Hornzähnen, im Hintergrund die Zunge (aus Gegenbaur).

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. 506.



Fig. 507.



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 rückwärts 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 Cyclostomen mit Cirren im Umkreis des Mundes, sehr primitiver Urniere, mit einer linken und rechten Reihe gewaltiger Schleimsäcke und rudimentären Augen (Linse, Sclera und Chorioidea fehlen); sie dringen in die Leibeshöhle von Fischen ein, die sie ausfressen. Ihre großen, dotterreichen Eier sind durch einen Hakenapparat zu Reihen verkettet. *Myxine glutinosa* L., hermaphrodit, doch ist immer nur eine Geschlechtsdrüse, entweder der, an der Küste von Skandinavien, 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 functionieren, daß ferner die Mundöffnung wie beim *Amphioxus* 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 und letztere sogar zweimal zählen, das eine Mal für rechts, das andere Mal für links. — Samen und Eier werden durch den Porus abdominalis entleert; die Eier sind ziemlich klein und erleiden eine totale, wenn auch inäquale Furchung (Fig. 102). — Südamerikanische Gattungen: *Mordacia* und *Geotria* (mit der durch besonders große und gut entwickelte Augen ausgezeichneten Jugendform *Macrophthalmia*). Fossil: *Palaeospondylus* im Devon.

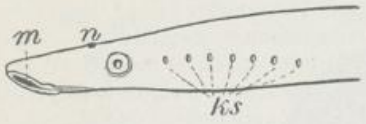


Fig. 508. Kopf des Flußneunauges mit Mund (*m*), unpaarer Nase (*n*), Auge und 7 Kiemenspalten (*ks*).

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.

Integument, Schuppen.

Unzweifelhaft sind die Fische im engeren Sinne die dem Wasserleben am besten angepaßten Wirbeltiere; ihre ganze Organisation muß 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 in ausgedehnterem Maße bei den meisten *Cypriniden* und vielen *Salmoniden* und erzeugt dann harte Einlagerungen, die „Perlorgane". Enorme Mengen großer Schleimzellen verleihen den Tieren ihre auffällige 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 Hautzähnchen wurden schon (S. 464) 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 Centrum einen caudalwärts zurückgebogenen, zugespitzten und mannigfaltig gestalteten Höcker, welcher aus einer blutgefäßreichen Papille, einem Mantel von Zahnsubstanz (Dentin) und einem die Spitze überziehenden Käppchen besteht, welches bald als Schmelz, bald als eine homogene äußerste Elfenbeinlage, Vitrodentin, gedeutet wird.

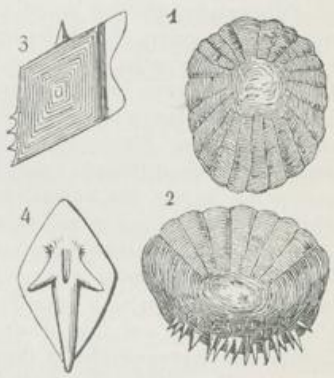


Fig. 509. Schuppenformen der Fische: 1 Cycloidschuppe, 2 Ctenoidschuppe von Teleostiern, 3 Ganoidschuppe von Ganoiden, 4 Placoidschuppe von Haien.

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 können in der Jugend noch Hautzähnchen 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 stets locker in den Schuppentaschen, aus denen sie leicht herausgezogen werden können; sie ordnen sich derart in Schräg-, Quer- und Längsreihen an, daß sie sich dachziegelartig decken, und zwar je eine vordere die angrenzenden Hälften zweier hinterer Schuppen. Die Cycloidschuppen (1) haben annähernd kreisförmige Gestalt und eine zweifache Structur: das Centrum 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 auch 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 concentrischen 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 Structuren bedingt. Der Silberglanz, welcher nicht nur die Haut, sondern auch Herzbeutel und Bauchfell besonders der 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 Silberglanz 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. 36); geblendete Tiere verlieren diese Fähigkeit. — Viele Tiefseefische zeichnen sich durch den Besitz von Leuchtorganen (S. 110) aus, deren regelmäßige Anordnung eine vielleicht für das Zusammentreffen der Geschlechter wichtige Zeichnung hervorruft.

Wirbelsäule.

Das Achsenskelett der Fische zeigt viele vorwiegend oder nur 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 Bögen schließen mittelst unpaarer Dornfortsätze zusammen, die oberen — den Rückenmarkskanal erzeugend — überall, die unteren nur in der Schwanzgegend (Caudalkanal) (Fig. 476, 477); in der Rumpfregion bestehen die unteren Bögen aus zwei Teilen, Rippe und Basalstumpf, und schließen ventral nicht zusammen; auch fehlt noch das Brustbein, welches bei Amnioten die unteren Rippenenden vereinigt. 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 (*Auxicranium*); 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 [*fr*], 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. s.*], Exoccipitalia [*oc. l.*], Supraoccipitale [*oc. b.*]). 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. 470 *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. 474) oder eine mehr oder minder weit klaffende Lücke, die Fenestra interorbitalis (Fig. 505).

Visceralskelett.

Das Visceralskelett ist entsprechend dem Aufenthalt im Wasser sehr gut entwickelt, vor allem die Kiemenbögen (5—7, meistenteils 5), welche in allen Abteilungen im wesentlichen gleichen Bau haben, da ihre Function — 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 sind häufig bezahnt und stehen dem rudimentären letzten Bogen beim Kauen gegenüber, weshalb man diese ungleichwertigen Stücke als Ossa pharyngea superiora und inferiora in Vergleich stellt. — 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. *Gaumen-*

kauer 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 *prm* und Oberkiefer *ma*) auftreten und die Knochen des Palatoquadratum, die Gaumenreihe (Pterygoidea *mt*, *ekt*, *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 uud 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 (*sy*) 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.

Extremitäten.

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 (*Pinnae 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, analis*). Nur selten werden die Bauchflossen, wie bei den *Aalen*, noch seltener auch die Brustflossen (*Muränen*) rückgebildet. — Die Function der Flossen als Organe zum Rudern und Steuern des Fischkörpers und zur Erhaltung der Gleichgewichtslage bringt es mit

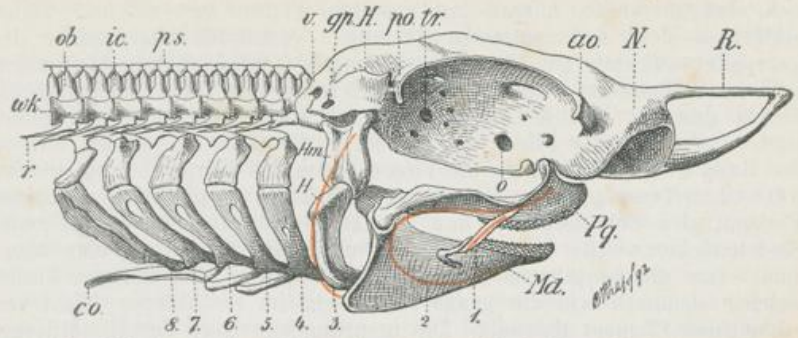


Fig. 510. Anfang der Wirbelsäule und Schädel mit Visceralskelett von *Mustelus vulgaris*. *wk* Wirbelkörper, *r* Rippen, *ob* obere Bögen, *ic* Intercalaria, *ps* Processus spinosi. Schädel: *v* Vagusloch, *gp* Glossopharyngeusloch, *po* Postorbitalfortsatz, *ao* Antorbitalfortsatz, *tr* Trigeminusloch, *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, *3—8* Kiemenbögen, *co* Copula.

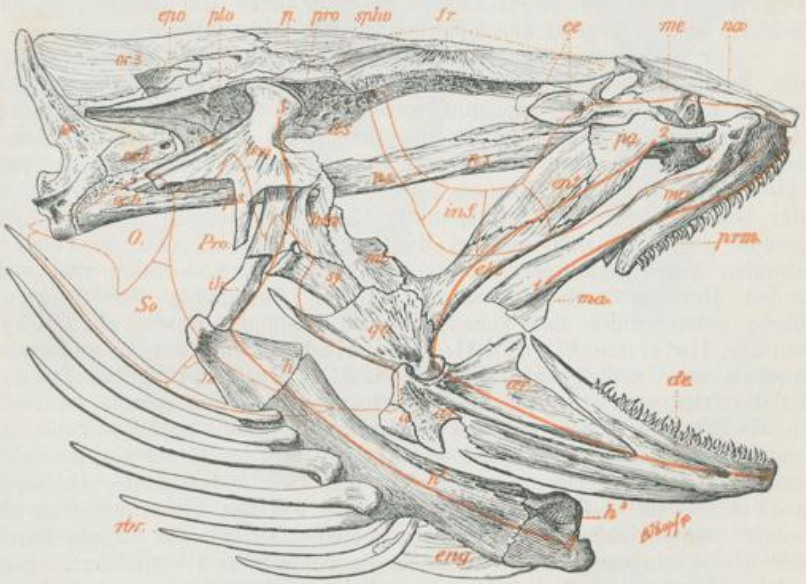


Fig. 511. Schädel mit erstem Wirbel und mit vorderem Visceralskelett vom *Schellfisch*. Die Knochenkonturen der Opercula und des Infraorbitalrings rot gezeichnet. Schädel: *ocb*, *ocl*, *ocs* Basioccipitale, Exoccipitale, Supraoccipitale, *epo*, *pto*, *spho*, *oo*, *pro* Epioticum, Pteroticum, Sphenoticum, Opisthoticum, Prooticum, *p* Parietale, *fr* Frontale, *na* Nasale, *me* Mesethmoid, *ee* Exethmoid, *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, *de* Dentale; 3. Zungenbeinbogen: *hm* Hyomandibulare, *sy* Symplecticum, *ih* Interhyale, h^1—h^3 Knochen des Hyoids, *eng* Os entoglossum, *rbr* Radii branchiostegi, *w* Wirbel. Rotgedruckte Knochen: *O* Operculum, *Io* Interoperculum, *So* Suboperculum, *Pro* Praeoperculum, *inf* Infraorbitalring. *1*, *2*, *3* Achsenlinien des Lippenbogens, Kieferbogens und Zungenbeinbogens.

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 *Haien* 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 Hinterflossen ist am hinteren Ende der Leibeshöhle (Bauchflosser, *Pisces abdominales* [Fig. 519, 525]); 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 Kehlgegend. 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 Epiotica 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. 31). Der ursprüngliche Zustand ist die Diphycerkie (*A*); die Wirbelsäule dringt hier gerade gestreckt 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 von 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 eingeengt 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 be-

steht 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 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. 103).

Fig. 512. Hirn der *Forelle*, Fig. 513. eines Haies (*Scyllium catulus*) vom Rücken gesehen. *I* Nervus olfactorius, *Lol* Lobus olfactorius, *Tro* 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, *IV—VII* die hinteren Hirnnerven (nach Wiedersheim).

Fig. 512.

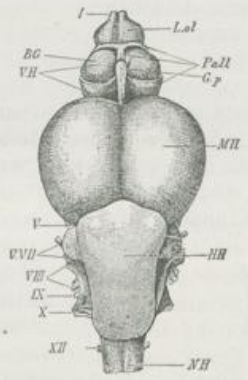
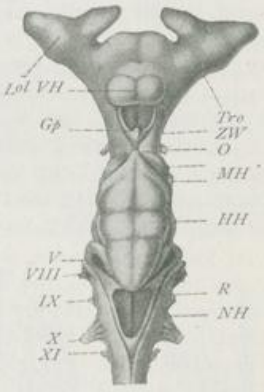


Fig. 513.



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 Großhirnrinde 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 Brücke. 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. Hiermit hängt eine zweite Einrichtung des Fischauges zusammen, die Campanula Halleri. In den Glaskörper des Fischauges 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 (Accomodation) 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 von einer relativen Größe 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 *Petromyzon* 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 Tonproduction 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. An dem Röhrensystem verästelt sich außer Zweigen des Trigeminus, Facialis und Glossopharyngeus vor allem ein starker Ast des Nervus vagus, der N. lateralis, welcher vom Kopf bis an die Basis der Schwanzflosse reicht und mit seinen feinsten Endzweigen besondere Sinnesorgane, die Nervenendhügel, versorgt. Dieselben Nervenendhügel können sich auch zu mehreren Linien gruppieren oder an anderen Stellen in Vertiefungen der Haut, den Ampullen, vorfinden. Ihre Function ist schwer zu ermitteln, da bei *Säugetieren* und *Menschen* nichts Ähnliches vorkommt. Sie sind spezifische Sinnesorgane für Wasserbewohner und dienen wahrscheinlich zur Perception des Drucks oder der Bewegung des Wassers. Über die Nervenendknospen, welche außerdem in der Fischhaut, speziell an den Barteln und

Lippen vorkommen, 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 in Windungen gelegten 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 Arten diese, bei anderen jene — mit gewöhnlich hechelförmigen, angewachsenen Zähnen bedeckt sein. Bei den *Haien* ist die Schleimhaut, ähnlich dem Integument, häufig von kleinen Hautzähnchen 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. In beiden Fällen besteht ein unbegrenzter Zahnersatz, da namentlich die nur in der Schleimhaut befestigten Zähne leicht ausfallen. — Leber und Milz sind stets vorhanden, eine Gallenblase und ein Pancreas meistens.

Systematisch wichtige Unterschiede treten in der Beschaffenheit des Darmrohrs und des Pharynx hervor. Bei vielen Fischen (Fig. 514 *B*) sind am Pylorus (*p*), am Übergang von Magen (*v*) und Dünndarm (*i*), dickwandige Blindsäcke, die Appendices pyloricae (*ap*) vorhanden; andere Fische haben dagegen die Spiralklappe (Fig. 514 *A vs*), eine Schleimhautfalte, welche wendeltreppenartig auf der Innenseite des Darms herabsteigt. Selten kommen beide Einrichtungen gleichzeitig nebeneinander vor (*Laemargus*, *Ganoiden*).

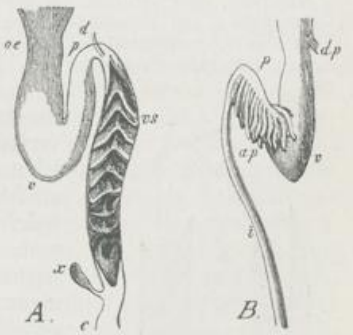


Fig. 514. Darm, *A* von *Squatina vulgaris*, zum Teil geöffnet, um die Spiralklappe zu zeigen, *B* von *Trachinus radiatus* (aus Gegenbaur). *oe* Ösophagus, *v* Magen, *p* Pylorus, *d* Ductus choledochus, *vs* Spiralklappe, *e* Enddarm, *x* Blindsack desselben, *dp* Ende des Schwimmblasenganges, *ap* Appendices pyloricae, *i* Dünndarm.

Kiemen. 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 Kiemenspalten (*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 liegenden äußeren Kiemenspalten (*as*) durch breite Hautbrücken getrennt, welche Kiemengänge und Kiemenblättchen ganz verdecken (Fig. 515 *A*, 519). Letztere sind blutgefäßreiche, rote, mit secundären Fältchen bedeckte Schleimhautfalten, welche in der Richtung des Kiemen-

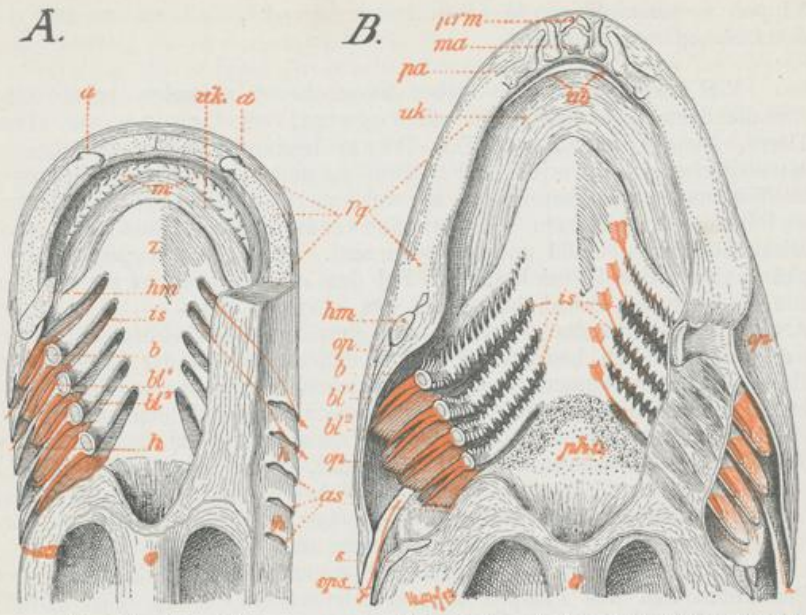


Fig. 515. Der Kiemendarm eines Haies (*A*) und eines Teleostiers (*B*) durch Entfernen des Schädels freigelegt, beidesmal auf der linken Seite die Kiemenregion horizontal durchschnitten. *A Zygaena malleus*, *B Gadus aeglefinus*. *Pq* Palatoquadratum, *a* vordere Befestigung am Schädel, *uk* Unterkiefer, *m* Mund, *prm* Praemaxillare, *ma* Maxillare, *pa* Palatinum, *hm* Hyomandibulare, *is* innere Kiemenspalten, *as* äußere Kiemenspalten, *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.

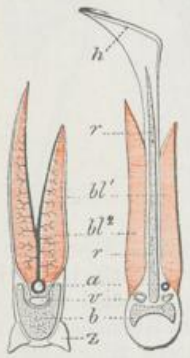


Fig. 516. Querschnitte durch Kiemenbögen und Kiemen von *Zygaena* (rechts) und *Gadus* (links), etwas vergrößert. *b* Kiemenbögen, *z* Zähne, *a* Arterie, *v* Vene, *bl*¹ vordere, *bl*² hintere Kiemenblättchen, *n* Knorpelradius, *h* Hautbrücke.

ganges, in dessen vorderer und hinterer Wand verlaufen. Mit Ausnahme des letzten trägt jeder Kiemenbogen, wie der Querschnitt (Fig. 515 *A* u. 516) zeigt, zwei Reihen Kiemenblättchen, welche verschiedenen Kiemenspalten angehören und, abgesehen von den Hautbrücken, noch weiterhin durch Gewebe (die knorpeligen Kiemenradien) 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 folgenschwerer 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. 515 *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 den 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 Kiemengangs, sie sind daher ectodermal und stimmen hierin vollkommen mit den inneren Kiemen der *Anuren*-Larven (S. 540) 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*, *Polypterus*).

Schwimmblase.

Neben den Kiemen findet sich im Körper der Fische auch noch das Homologon der Lunge, die nur den *Haien* und einigen *Knochenfischen* fehlende Schwimmblase. Sie ist ein öfters sanduhrförmig eingeschnürter, von Gasen prall gefüllter Sack mit einem Ausführweg, dem Ductus pneumaticus, welcher zum Ösophagus führt (*Physostomen*), bei vielen ausgebildeten Fischen freilich (*Physoclysten*) durch Rückbildung verloren gegangen ist. Die Schwimmblase ist selten (bei den *Dipneusten* und den *Ganoiden*: *Lepidosteus* und *Amia*) ein spezifisches Atmungsorgan, wohl aber ist sie ein Luftreservoir, in dem unter günstigen Verhältnissen Sauerstoff gespeichert wird, welcher unter ungünstigen Bedingungen zur Verwendung kommt; ferner ist sie ein Balanceorgan (daher ihre Verbindung mit dem Labyrinth bei *Clupeiden*, *Characinen* und *Cyprinoiden*); vor allem ist sie ein hydrostatischer Apparat: wird ihr Luftinhalt zusammengedrückt, so wird der Fisch spezifisch schwerer und sinkt in die Tiefe; umgekehrt steigt er beim Nachlassen des Druckes in die Höhe. Wird die Schwimmblase hierdurch dem Fische von Nutzen, so kann sie ihm auf der anderen Seite auch verderblich werden, wenn er aus großen Tiefen plötzlich in die Höhe gezogen wird. Dann kann das sich ausdehnende Gas nicht nur die Schwimmblase sprengen, sondern auch die Bauchdecken trommelartig auftreiben und sogar die Eingeweide zur Mundhöhle hervorpressen (Trommelsucht). Fische ohne Schwimmblasengang werden der Gefahr der Trommelsucht mehr ausgesetzt sein als Fische, bei denen der Schwimmblasengang wenigstens ein allmähliches Ausströmen der Luft gestattet.

Herz.

Unmittelbar hinter der Kiemenregion liegt das Herz (Fig. 511) 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 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. 93, 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 Atrioventricularklappen 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 Kiemencapillaren und rückführende Venen unterscheiden, welch letztere sich zur Aorta descendens vereinen (Fig. 64) und auch die großen Kopfarterien (Carotiden) abgeben.

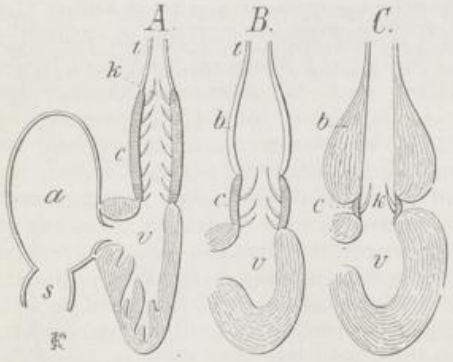


Fig. 517. Verschiedene Herzformen der Fische, im Sagittalschnitt halbschematisch dargestellt. *A* Herzform der Haie und der meisten Ganoiden, *B* von Amia, *C* eines Knochenfisches. *s* Venensinus, *a* Vorhof, *v* Kammer, *c* Conus arteriosus, *k* Klappen desselben, *t* Arterienstiel, *b* Bulbus arteriosus (nach Boas).

Urogenitalsystem.

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 Function 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 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 Structur 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

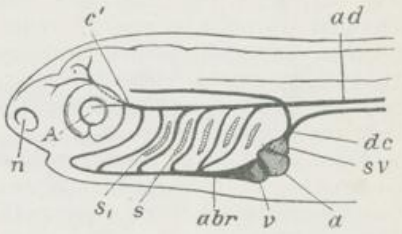


Fig. 518. Kopf eines Knochenfischembryos mit der Anlage des Gefäßsystems (Schema aus Gegenbaur). *dc* Ductus Cuvieri (aus Vereinigung von vorderen Jugular- und hinteren Cardinalvenen entstanden), *sv* Sinus venosus, *a* Vorhof, *v* Kammer des Herzens, *abr* aufsteigende Kiemenarterie mit davon abgehenden Arterienbögen, *ad* absteigende Aorta, *c'* Carotis (Kopfarterie), *s* Kiemenspalten, *n* Nasengrube, *A* Auge.

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.

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. 503, 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. S. 513). 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.

I. Unterordnung. *Squaliden*. Die Squaliden (Fig. 519) haben einen drehrunden, schlanken Körper mit freibeweglichen Brustflossen und deutlich heterocerker Schwanzflosse und sind dementsprechend gewandte

Schwimmer, die ihre große Schnelligkeit und Körperkraft benutzen, um andere Wirbeltiere, vor allem Knochenfische und Walfische, zu erjagen. Palatoquadrat und Mandibulare sind zu diesem Zweck mit vielen großen, zugespitzten Zähnen mit messerscharfen oder gesägten Kanten ausgerüstet. Auf der Kante des Kieferbogens stehen die größten 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.

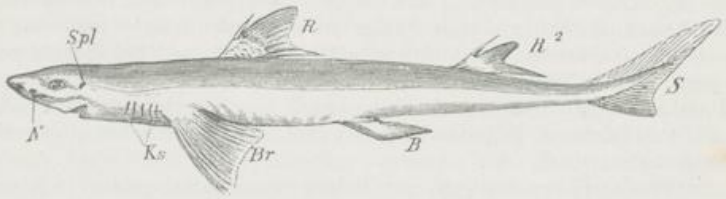


Fig. 519. *Acanthias vulgaris* (nach Claus). *N* Nase, *Spl* Spritzloch, *R* vordere Rückenflosse mit Stacheln, R^2 hintere Rückenflosse, *S* heterocerke Schwanzflosse, *Ks* Kiemenspalten, *Br* Brustflosse, *B* Bauchflosse.

Je nachdem sich 1 oder 2 Rückenflossen vorfinden, am Auge eine Nickhaut und hinter dem Kieferbogen ein Spritzloch vorhanden ist, werden zahlreiche Familien unterschieden. Besondere Erwähnung verdienen: 1. *Carchariden* (wegen der Nickhaut auch die *Nictitantes* genannt), die berüchtigten 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 nordischen *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. *Squatiniden*, welche durch Verlängerung der Vorderflossen nach dem Rostrum hin den Übergang zu den Rochen bilden. *Squatina angelus* L.

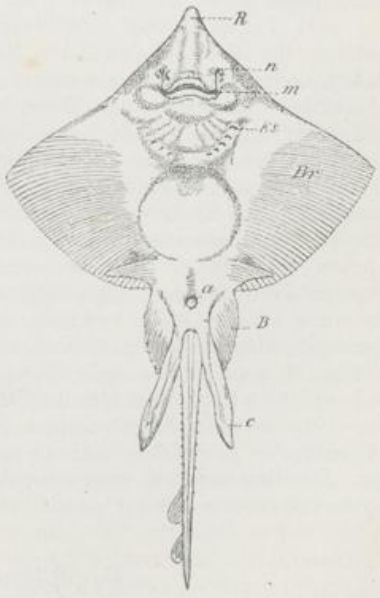


Fig. 520. Männchen von *Raja batis* von der Bauchseite (nach Möbius und Heincke). *R* Rostrum, *n* Nasengrube, durch eine Rinne mit dem Mund (*m*) verbunden, *ks* Kiemenspalten, *a* After, *Br* Brustflosse, *B* Bauchflosse, *c* abgelöster Teil derselben, zur Begattung dienend: Myxipterygium.

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 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 Opercularapparats 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 amphicoelen 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 diphycerk und werden wegen dieses 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 Function 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 ausfindig zu machen, welche nur den Ganoiden zukommen und zugleich für sämtliche Arten gelten. Für die von Agassiz betonten 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.

Die wenigen recenten 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 verknöchernden oberen und unteren Bögen, ebenso wie die reichlich 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 (Schwimmblase 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 Ordnung zusammengefaßt.

II. Unterordnung. *Euganoiden* (*Holostei*). Die *Euganoiden* ähneln den Knochenfischen vermöge der endständigen Mundöffnung und des Mangels des Rostrum 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 diphycerke (Fig. 10 *A*) oder homocerke (Fig. 10 *C*) Schwanzflosse, während bei den fossilen Euganoiden ausgedehnte Persistenz der Chorda und Heterocerkie sehr häufig sind.

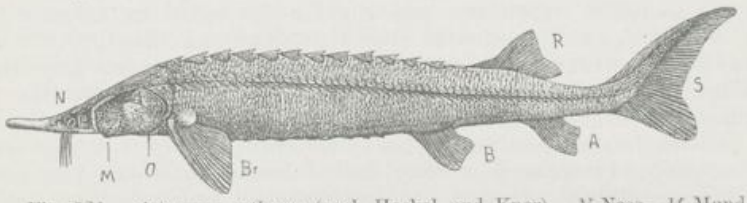


Fig. 521. *Acipenser ruthenus* (nach Heckel und Kner). *N* Nase, *M* Mund, *O* Operculum mit Kiemendeckelspalt, *Br* Brust, *B* Bauch, *R* Rücken-, *A* After-, *S* Schwanzflosse.

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 biseriale). *Polypterus bichir* Geoffr. im Nil, diphycerk, Larve mit 1 Paar äußerer Kiemen. Nahe verwandt die paläozoischen und mesozoischen, teils diphycerken, 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 verknöcherter 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 Rumpfregion zur Bildung knöcherner

amphicöler, mit kräftigen Rippen ausgestatteter Wirbel führt und dem Schädel samt seinem Visceralskelett die früher schon besprochene, komplizierte Zusammensetzung aus zahlreichen, primären und secundären Knochen verleiht (Fig. 511). Die Teleostier haben wie die Knochenganoiden Ober- und Zwischenkiefer (Kieferkauer); dieselben sind häufig nicht bezahnt, 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 bezw. 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 ersteren Fall (Fig. 522 *Br, A, B, R_2*) bestehen sie aus zahlreichen hintereinander gereihten Knochenstückchen; im letzteren Fall sind die Knochenstückchen eines Strahls zu einem einzigen, festen Stachel verwachsen (R_1), welcher — ab und zu durch giftige Drüsen unterstützt (*Scorpaena, Amphacanthe* etc.) — ein wichtiges Verteidigungsmittel ist. — Die Schwanzflosse ist in der Regel homocerk; die Diphycerkie der *Aale, Quappen* u. a. ist wohl secundär erworben. Das Hautskelett besteht aus Cycloid- oder Ctenoidschuppen (Fig. 509, 1 u. 2), seltener aus Stacheln oder ausgedehnten Knochenplatten, welche bei *Panzerwelsen* echte Hautzähnchen tragen; ausnahmsweise (*Silurus glanis, Cottus gobio*) fehlt jegliches Hautskelett.

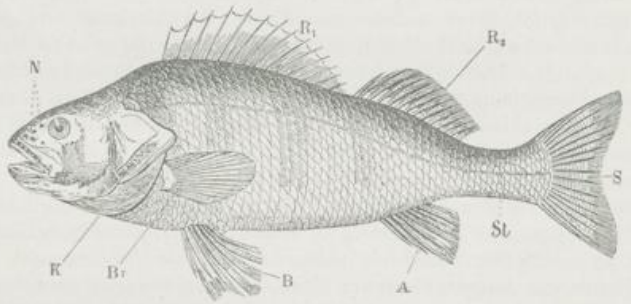


Fig. 522. *Perca fluviatilis* (aus Leunis-Ludwig). *N* vordere und hintere Nasenöffnung, *K* Kiemendeckel, *Br* Brustflossen, *B* Bauchflossen, *A* After-, *R* Schwanz-, R_1 zweite Rückenflosse, (vorwiegend mit weichen Flossenstrahlen), R_2 erste Rückenflosse (Stachelflosse), *Sl* Seitenlinie.

Der Zungenbeinbogen trägt stets die Membrana branchiostega und den Kiemendeckel, dagegen keine Kiemendeckelkieme oder nur Rudimente derselben. Die functionierenden Kiemen, echte Kammkiemen, sind auf die 4 ersten Kiemenbögen beschränkt und sind demnach jederseits 4 Doppelreihen, wenn nicht eine weitere Reduction auf $3\frac{1}{2}$, 2 oder $2\frac{1}{2}$ Doppelreihen eingetreten ist. Meist findet sich die Pseudobranchie, nie-

mals dagegen das Spritzloch. Anstatt des Conus arteriosus des Herzens (bei *Butirinus* vorhanden) findet sich der Bulbus arteriosus der Aorta; eine Spiralklappe ist im Darm nicht nachweisbar, 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, sackartige Kanäle, die nichts anderes als abgekapselte Teile der Leibeshöhle sind. Eine Begattung findet nur bei einigen wenigen lebendig gebärenden Arten (*Zoarces viviparus*, *Anableps*) statt. Die Regel ist vielmehr, 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 in analoger Weise 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 Brutteiche 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 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 (*Physoclysten*), 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 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., *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 Hautzähnchen 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 (*Physoclysten*); 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 Leberthran. *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 Holothurien.

III. Unterordnung. *Pharyngognathen.* Bei vielen Fischen, sowohl bei Weichflossern wie Hartflossern, verwachsen 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 exiliens* L. Die Tiere fliegen nicht, sondern steigen wahrscheinlich gegen den Wind mit ihren mächtigen, ausgebreiteten Brustflossen wie Papierdrachen auf. — Hartflosser mit kehlständigen Bauchflossen sind die mit den Papageien an Buntheit rivalisierenden Lippfische, *Labriden. Crenilabrus pavo* Brünn.

IV. Unterordnung. *Acanthopteren.* Die an Artenzahl umfangreichste Gruppe der Fische, die Unterordnung der Acanthopteren, gehört zu den Fischen ohne Schwimmblasengang; sie haben meist bruststänidge Bauchflossen. Das wichtigste Merkmal, der Stachelcharakter der Flossenstrahlen, betrifft nie sämtliche Flossenstrahlen; es genügt, daß mehr als drei Strahlen der Rücken-, After- und Bauchflosse stachelartig sind. Unter den wenigen Süßwasseracanthopteren sind am bekanntesten die *Perciden: Perca fluviatilis* L. (Fig. 522), der Barsch; *Lucioperca Sandra* Cuv., Zander, Amaul; *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 Makreele, *Thynnus vulgaris* Cuv. Val., der Thunfisch, der zur Laichzeit ähnlich den Heringen in mächtigen Scharen an die Küste zu seinen Laichplätzen wandert, verfolgt von dem nahe verwandten *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.

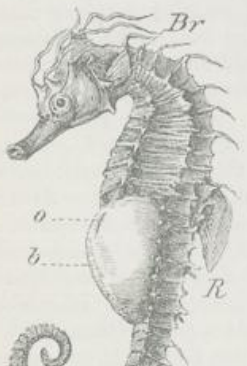


Fig. 523. *Hippocampus antiquorum*, Männchen (aus Schmarda). *b* Bruttasche, *o* Mündung derselben, *Br* Brustflosse, *R* Rückenflosse.

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 zusammengefügten Knochenplatten gepanzert, *Sclerodermen*: *Ostracion quadricornis* L., Kofferfisch, *Balistes capriscus* 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 einge-

schrumpft 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,

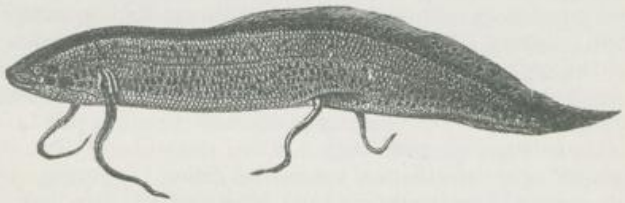


Fig. 524. *Protopterus annectens* (aus Boas).

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 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 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 drei bei Protopterus sich 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 Circulation 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. 478); 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 Fünfzahl der Zehen wird nicht immer beibehalten, da häufig eine Reduction auf 4, 3, selbst 2 eintritt.

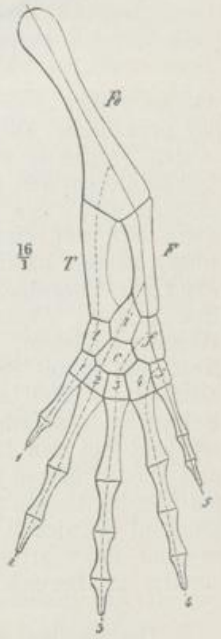


Fig. 525. Skelett der hinteren Extremität von *Salamandra maculosa* (Larve). *Fe* Femur, *T* Tibia, *F* Fibula, *t* Tibiale, *i* Intermedium, *f* Fibulare, *c* Centrale, *1—5* Tarsalia der zweiten Reihe, *1—5* Metatarsalia und Phalangen der 5 Zehen (aus Gegenbaur).

Für die Extremitätengürtel ist die bei den Fischen noch fehlende, bei den höheren Wirbeltieren vorhandene Verbindung mit be-

stimmten 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. 479*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 (*Firmisterne 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.

Schädel.

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*).

Visceralskelett.

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.) umscheideten Meckelschen Knorpel (Mandi-

bulare), dessen Gelenkteil wie auch das Quadratum selten 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 *jg*) überbrückt. Da durch die Verwendung des Quadratum als Kieferstiel das Hyomandibulare functionslos geworden ist, wird dasselbe rudimentär und wandelt sich in eine Reihe kleiner Skelettstücke um, welche als Hilfsapparate des Gehörorgans functionieren, die wir in ihrer Gesamtheit Columella (*col*) nennen

Fig. 526. Fig. 527.

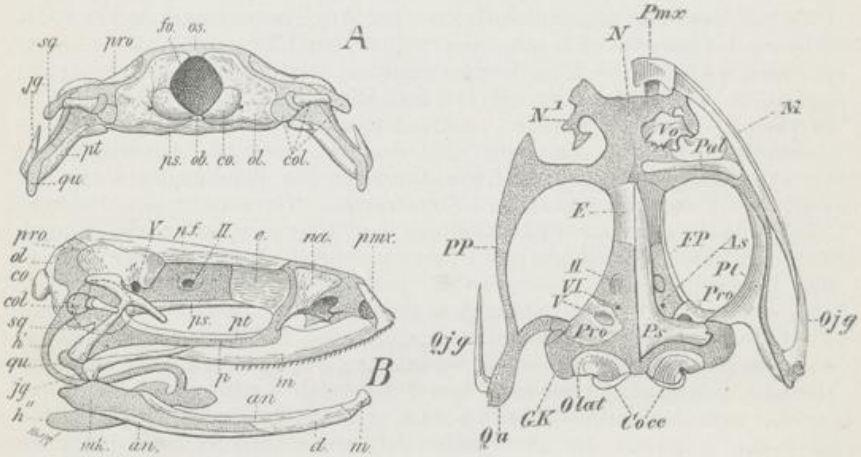


Fig. 526. Froschschädel *A* von hinten, *B* von der Seite (im Anschluß an Parker).

Fig. 527. Froschschädel von unten links nach Entfernung der Belegknochen (nach Wiedersheim).

Chondrocranium: *Gk* Gehörkapsel, *N*, *N*¹ 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 mit Condylus occipitalis (*Cocc*, *co*), *Pro* (*pro*) Prooticum, *E* (*e*) Sphenethmoid. Belegknochen: *Pmx* (*pmx*) Praemaxillare, *M* (*m*) Maxillare, *jg* (*Qjg*) 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 vorderen Ende *m*, *d* Dentale, *an* Angulare; Zungenbeinbogen: *col* Columella, *h'*, *h''* Hyoid und Copula; Nervenlöcher: *II* Opticus, *V* Trigeminus, *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 unpaaren, das Corpus hyoideum repräsentierenden Copulae noch paarige Hyoidea, die vorderen Zungenbeinhörner, und vier 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 empor wächst und mit der Hörkapsel verwächst.

Nervensystem und Sinnesorgane.

Die durch den Landaufenthalt bedingte Umgestaltung der Sinnesorgane ist fast für jedes derselben nachweisbar. Die Organe der Seitenlinie, welche bei den im Wasser lebenden Perennibranchiaten und allen Larven noch erhalten sind, schwinden; 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 Labyrinthes 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), 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.

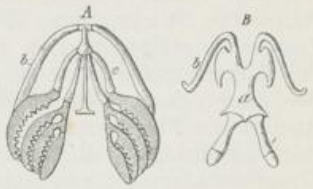


Fig. 528. Hinteres Visceralskelett. *A* einer kiemenatmenden Larve vom Landsalamander, *B* einer Kröte (aus Gegenbaur). *a* Zungenbeinkörper, *b* Vorderhirn (Hyoid), *c* Rest der Kiemenbögen.

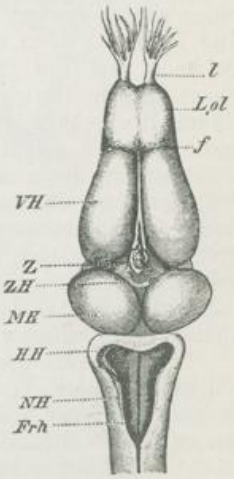


Fig. 529. Hirn vom Frosch, *l* Riechnerven, *L*, *ol* Lobus olfactorius, *f* Trennungsfurche gegen *VH* Großhirnhemisphären, *ZH* Zwischenhirn, *Z* Zirbeldrüse, *MH* Mittelhirn, *HH* Kleinhirn, *NH* Medulla oblongata, *Frh* Rautengrube.

Atmung.

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 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 Zungenbeinbogen entspringende Falten in eine geräumige Kiemenhöhle eingeschlossen wird.

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 vermittelst einer kurzen Luftröhre, der Trachea. Knorpelige Stücke, letzte Reste der 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 Contraction 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 *Salamandrinen* (*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 Secrete 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 ersteren Fall (Fig. 530) ist an den drei vorderen Arterienbögen (1—3) eine doppelte Schließung vorhanden; der eine Weg (b) führt direkt zur Aorta descendens, der andere durch die Kiemenarterien ($1'$—$3'$) in die Kiemenbüschel und aus dem Capillarnetz derselben durch die Kiemenvenen ebenfalls zur Aorta descendens. Nur der vierte Bogen gibt keine Gefäße 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.

Fig. 530.

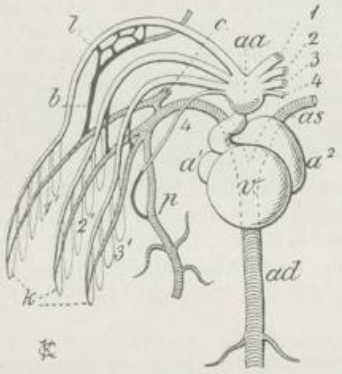


Fig. 531.

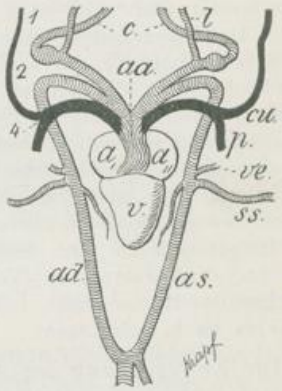


Fig. 530. Herz und Arterienbögen einer Salamanderlarve (nach Boas). a^1 rechte, a^2 linke Vorkammer, *v* Kammer, *aa* Arterienstiel, *ad* Aorta descendens, *as* linker Aortenbogen, *1—4* Arterienbögen, *b* direkte Schließung derselben, *l* Kiemenschließung, *1'—3'* Kiemenkreislauf, *p* Art. pulmonalis, *c* Carotis, *k* Kiemen.

Fig. 531. Herz und Arterienbögen des Frosches (etwas schematisiert). a_1 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.

Urogenitalsystem.

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 oberen Abschnitt der Nieren und werden durch die Harnleiter entleert. Selten (Alytes, Discoglossus) erhält sich (ähnlich den *Amnioten*) von diesem vorderen Abschnitt nur der samenausführende Teil und bildet ein vom Harnleiter gesondertes Vas deferens. 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 sie einmünden. Neben den Geschlechts-

drüsen 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 Ausschlüpfen 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.

Entwicklung.

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 Function 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 Meta-

morphose 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 liegen. 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—3 Paar Kiemenspalten, drei äußere Kiemenbüschel und ein Ruderschwanz vorhanden, ferner amphicöle Wirbel. Zwei Kiemenspalten: *Necturus maculatus* Rafin (*Menobranchus 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 functionsunfähig 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* Hoev.), 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 immer nur 2—3 sich entwickeln und von dem Speisebrei leben, zu dem die übrigen Eier zerfallen. — Bei den Tritonen kommt es vor, daß die Larven, durch äußere Umstände 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 Siredonzustand 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*.

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* (*Dactylethra*) *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 zahnlosem Oberkiefer, ohne Sprungvermögen: reichliche Hautdrüsen, besonders hinter dem Ohr zu einem Paket vereint, liefern ein giftiges, die Schleimhäute (der Augen!) reizendes Secret. *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 *Arciferi* 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. *Coeciliden*: *Ichthyophis glutinosus* L., Ceylon, *Coecilia gracilis* Shaw (*lumbricoides* Daud.), Amerika.

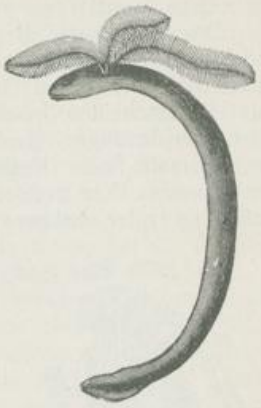


Fig. 532. Embryo von *Ichthyophis glutinosus* (aus Boas nach Sarasin).

II. Unterstamm.

Amnioten.

Wirbeltiere, welche im Embryonalleben ein Amnion und eine Allantois haben, deren embryonales Nierensystem (Urniere, Urnierengang, Müllerscher Gang) in seiner Function 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 Parallelgruppe 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 Malphigii 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 Knochenplatten eingelagert sind. Typische Hautdrüsen fehlen; doch finden sich drüsenartige Einsenkungen der Haut, welche verhornte Epithelmassen produzieren (Schenkel- und Analporen der *Saurier*, Rücken-, Anal- und Moschusdrüsen des *Crocodils*) (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.

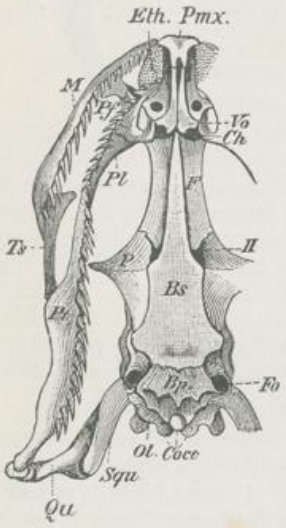


Fig. 533. Schädel der Natter von unten (aus Wiedersheim). Cranium: *Eth* Ethmoidalknorpel, *F* und *P* die von der Schädeldecke abwärts gewucherten Frontalia und Parietalia, *Bs* Basisphenoid (im vorderen Abschnitt auch Parasphenoid), *Bp* Basioccipitale, *Ot* Exoccipitale, *Cocc* Condylus occipitalis, *II* Opticusloch, *Fo* Fenestra ovalis; Visceralskelett: *Pmx* Prämaxillare, *M* Maxillare, *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 rückgebildet. 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 Hinterhauptsgelenks 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 Orbitosphenoidea sind selten ansehnlich, außerdem in den einzelnen Ordnungen variabel. In der Gehörregion ist nur das Prooticum (Petrosum) konstant; Epioticum 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 wie allgemein im Tierreich die Fossa orbito-temporalis (Augenschläfengrube) 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* nur den oberen, die *Chelonier* und *Crocodilier* nur den unteren mit einem Fortsatze des Jugale zum Postfrontale.

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 Sonde-

rung 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 Sprunggelenks 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*).

Respirationsorgane.

Da bei keinem Reptil auch nur vorübergehend Kiemen vorhanden sind, werden die embryonal sich anlegenden Kiemenspalten noch vor dem Verlassen der Eihüllen vollkommen 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 Säugetieren 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; dieselbe ist aber bei *Schildkröten, Eidechsen* und *Schlangen* unvollständig; selbst bei den *Crocodilen*, bei denen die Trennung innerlich vollkommen durchgeführt ist, sieht die Kammer äußerlich wie ein einheitlicher Abschnitt aus. Selbst bei den *Crocodilen* kommt es noch zu einer Mischung von arteriellem und venösem Blut, indem zwischen den großen, 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 Arterienstamm 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,

Blutgefäßsystem.

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

Fig. 534.

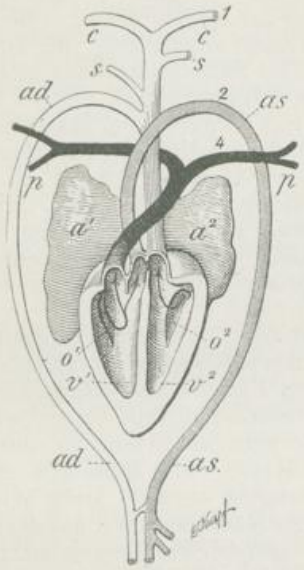


Fig. 534. Herz des *Crocodils* mit abgehenden Arterien, schematisiert; a^1 rechte, a^2 linke Vorkammer, v^1 rechte, v^2 linke Kammer, o^1 rechtes, o^2 linkes Ostium atrioventriculare. Die aufsteigende Arterie ist in 3 Äste gespalten, von denen zwei, Arteria pulmonalis *p* und linker Aortenbogen *as* 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 Subclavien, *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.

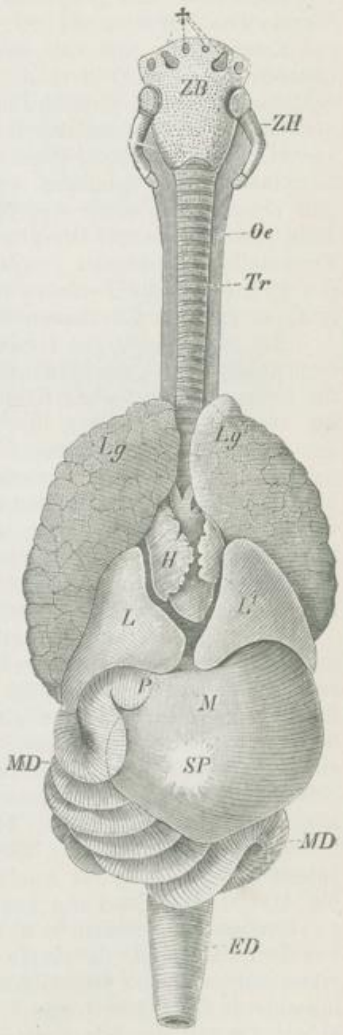


Fig. 535. Eingeweide eines *Alligators* *ZB* Zungenbeinkörper (bei † perforiert), *ZH* Zungenbeinhörner, *Oe* Ösophagus, *Tr* Trachea, *Lg*, *Lg*¹ Lungen, *H* Herz, *L*, *L*¹ Leber, *M* Magen, *Sp* sehnige Stellen desselben, *P* Pylorus, *Md*, *Ed* Mittel- und Enddarm (aus Wiedersheim).

descendens, verbindet. Dieser linke Arterienbogen entspringt merkwürdigerweise aus dem rechten Herzen und mischt daher venöses Blut dem arteriellen Hauptstrom der Aorta descendens bei. Zwischen ihm und dem rechten Aortenbogen findet sich das Foramen Panizzae. Der venöse Charakter des linken Arterienbogens und die Unvollständigkeit

der Kammerscheidewand (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 den *Urodelen* (Fig. 498 II *dB* 530), durch linke und rechte Anastomosen (Ductus Botalli) mit den Aortenbögen in Verbindung bleiben.

Nervensystem, Sinnesorgane.

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 *Crocodilen* — 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 Petrosum, die Fenestra rotunda, bringt Cavum tympani und Labyrinth in engeren Zusammenhang.

Urogenitalsystem.

Im Nierensystem finden wir die bei Vögeln und Säugetieren herrschenden Verhältnisse. Im Embryo functioniert 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 *Crocodilen*.

Entwicklung.

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 Ausführgänge schon befruchtet worden sind und die discoidale Furchung 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. 536*a*), hinter welcher beim Männchen paarige Copulationsorgane liegen. Jeder Penis is 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. 465). 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 Lepodisaurier 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 im Zusammenhang (Natternhemd) alljährlich abgeworfen und durch eine neue ersetzt. 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.



Fig. 536. Hinteres Rumpfende mit hinteren Extremitäten und Schwanzbasis einer Eidechse (aus Leunis-Ludwig), *a* Kloakenspalte, *b* Schenkelporen, *sca* Analschild.

Alle *Lepidosaurier* sind im Skelett an der schlanken Beschaffenheit der Schädelknochen (Fig. 26, 530, 531) zu erkennen, welche namentlich bei den *Sauriern* einen nur unvollkommenen Abschluß der Schädelkapsel bewirkt. Das Quadratbein ist beweglich am Schädel befestigt. Die innere Choane liegt, wie bei Amphibien, weit vorn an der Schädelbasis (Fig. 526 *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 Crocodilen über, da ein doppelter Jochbogen vorhanden und das Quadratum am Schädel fest verbunden ist. Merkwürdig ist das mächtige Bauchsternum mit Bauchrippen, die Processus uncinati der rechten Rippen und das gänzliche Fehlen von Begattungsorganen. Die Chorda ist sehr unvollkommen verdrängt, die Wirbel daher amphicöl. Da die *Rhynchocephalen* schon in den 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 *Chamäleons* allgemein verbreitet ist (Fig. 537 *co*). Er steigt senkrecht vom Ptery-

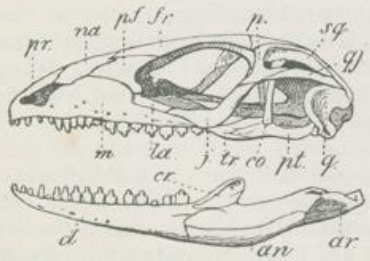


Fig. 537. Schädel von *Ameiva vulgaris*. *pr* Prämaxillare, *na* Nasale, *pf* Präfrontale, *fr* Frontale, *p* Postorbitale (darüber und darunter das Parietale), *sq* Squamosum, *qj* Quadratojugale (meist als Squamosum oder Supratemporale gedeutet), *q* Quadratum, *pt* Pterygoid, *co* Columella Epipterygoid), *tr* Transversum, *j* Jugale, *la* Lacrymale, *m* Maxillare, *ar* Articulare, *an* Angulare, *d* Dentale, *c* Coronoideum.

goid zum Parietale des Schädeldaches auf und hieß früher wegen seiner schlanken Gestalt „Columella“; er wird besser Epipterygoid genannt, 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. 544) 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 Ohrtrompete 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*.

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 Halssäcken ausgerüstet, sind pleurodont, d. h. ihre Zähne sind auf der inneren Seite des Kiefers festgewachsen. *Basiliscus americanus* Laur. Die altweltlichen *Agamiden* sind acrodont, 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 Südabhang 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 Knochenschuppen zeichnen sich die *Scinciden* 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 *Ringelechsen* oder *Amphisbäniden* sind sowohl in Gestalt als auch manchen anatomischen Merkmalen schlangenähnlich. Columella (Epipterygoid) und Extremitäten fehlen, wenn auch das Becken, bei *Chirotes* 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*) *cinerus* Vand., Südeuropa.

VI. Unterordnung. *Vermilinguien.* Die *Chamäleontiden,* 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 functionierenden, 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 Trommehöhle. Am bekanntesten sind die Chamäleons wegen des lebhaften Spieles ihrer Chromatophoren, deren wechselnde Kontraktionszustände den sprichwörtlich gewordenen Farbenwechsel verursachen. *Chamaeleon vulgaris* Daud. in Südspanien 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 im 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 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. Zur weiteren Unterscheidung fußloser Saurier und echter Schlangen diene die Beschaffenheit 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 zermalmt haben. Die Dehnbarkeit hat zum Teil ihre Ursache darin, daß die Unterkiefer in der Symphyse nur durch elastische Bänder 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.

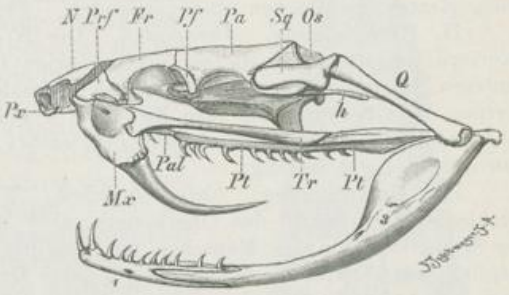


Fig. 538. Schädel der *Grubenotter* (aus Boas). *Px* Prämaxillare, *N* Nasale, *Prf* Präfrontale, *Fr* Frontale, *Pf* Postfrontale, *Pa* Parietale, *Sq* Squamosum, *Os* Occipitale superius, *Q* Quadratum, *h* Hyomandibulare (Columella), *Pt* Pterygoid, *Tr* Transversum, *Pal* Palatinum, *Mx* Maxillare, *1* Dentale, *3* Articulare.

Die Bezahnung 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 Bezahnung 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 hervorquillt, wird auf der vorderen Seite des Zahns entweder durch eine Rinne (Furchenzähne) bis zur Spitze fortgeleitet (Fig. 549 *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 vervollkommnet, so ist er der einzige functionierende 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.

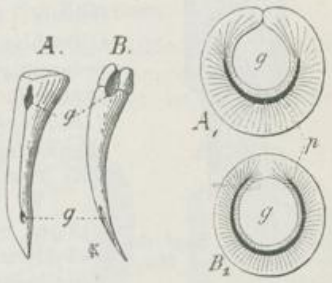


Fig. 539. Giftzähne. *A* Furchenzahn einer Brillenschlange, *B* Röhrenzahn einer Klapperschlange, A_1 B_2 die zugehörigen Querschnitte, *g* Giftkanal, *p* Pulpahöhle (nach Boas).

Aus der inneren Anatomie verdient die asymmetrische Beschaffenheit der Lungen Beachtung. Schon bei den *Riesenschlangen* ist die linke

Lunge erheblich kleiner als die andere; 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 Excrete, vorwiegend Harnsäure, gelangen als feste Masse in die Kloake und bilden den Hauptteil der Schlangenexcremente, da bei der außerordentlich verdauenden Kraft des Schlangenmagens 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.

III. Unterordnung. *Colubriformien.* Natterartige Schlangen mit reichlicher Bezahnung 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 platurus* L. Verdächtig giftiger Wirkung sind die *Opisthoglyphen*, bei denen einige der hintersten Oberkieferzähne gefurcht sind. *Dipsadiden: Dryophis prasinus* Boie.



Fig. 540. Kopf der *Kreuzotter* (nach Blanchard).

IV. Unterordnung. *Solenoglyphen.* Die giftigsten Schlangen haben einen stark verkürzten, sockelförmigen Oberkiefer, auf dem nur ein einziger functionierender Röhrenzahn nebst einigen Reservezähnen sitzt (Fig. 538). *Viperiden*: *Vipera* (*Pelias*) *berus* L., Kreuzotter, lebendig gebärend (Fig. 540), *V. aspis* L., *V. ammodytes* L., Sandviper. *Crotaliden*, Grubenottern: *Crotalus durissius* L., von einer Anzahl raschelnder Hornanhänge am Schwanz Klapperschlange genannt.

II. Unterklasse.

Hydrosaurier.

Die mit Vorliebe das Wasser aufsuchenden oder ausschließlich daselbst lebenden *Crocodile* und *Schildkröten* werden unter dem Namen „Hydrosaurier“ vereint, weil sie in vielen wichtigen anatomischen Merk-

malen übereinstimmen. Sie besitzen eine längsovale Kloakenspalte, an deren vorderem Ende ein unpaarer, erectiler, 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). Weitere gemeinsame Merkmale des Schädels sind endlich der Jochbogen und der harte Gaumen, letzterer 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 *Crocodilen* wird die Scheidewand durch Fortsätze der Palatina und Pterygoidea nach rückwärts verlängert, so daß die Choanen weit hinten an der Schädelbasis münden.

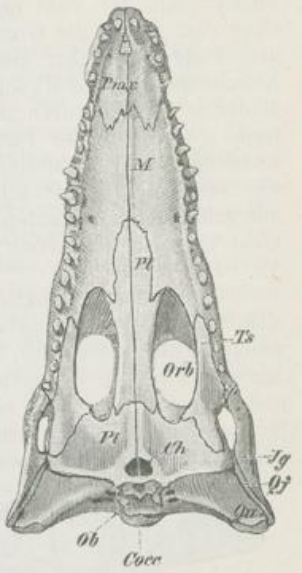


Fig. 541. Schädel eines *Crocodils*, von unten gesehen. *Pmx* Prämaxillare, *M* Maxillare, *Pl* Palatinum, *Ts* Transversum, *Pt* Pterygoid, *Jg* Jugale, *Qj* Quadratojugale, *Qu* Quadratum, *Ob* Basioccipitale, *Cocc* Condylus occipitalis, *Orb* Orbita, *Ch* Choane (aus Wiedersheim).

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

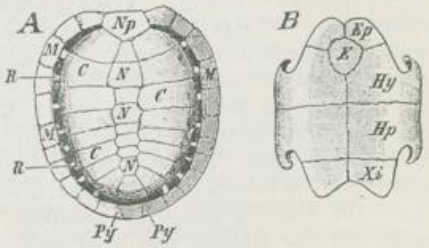


Fig. 542. Carapax (*A*) und Plastron (*B*) von *Testudo graeca*, *N* Neuralplatten, *C* Costalplatten, *M* Marginalplatten, *Np* Nuchalplatte, *Pp* Pygalplatten, *Ep* Epiplastron, *E* Entoplastron, *Hy* Hyoplastron, *Hp* Hypoplastron, *Xi* Xiphoplastron, *R* Rippen (aus Wiedersheim).

nur der Kopf, der Schwanz und die vier Beine hervorschauen. Die Kapsel besteht aus einer dorsalen, stark gewölbten und einer flacheren, ventralen Platte, die meist seitlich fest verbunden sind und Carapax (*A*) und Plastron (*B*) heißen. Die Grundlage beider Platten 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 Costalplatten (*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 Linien, die Nahtlinien der Knochentafeln, und dieselben schneidend andere Linien, welche durch den Abdruck der Konturen der Hornplatten, „des Schildpatts", hervorgerufen sind. — Nächst 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.



Fig. 543. *Chelone imbricata* (aus Hajek).

I. Unterordnung. *Trionychoideen*, in Flüssen lebende, äußerst räuberische Schildkröten, mit weichen Lippen, deren Integument noch weichhäutig (kein Schildpatt) ist, deren 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. (Aldabrainseln) und *T. ephippium* (Galapagos) gehören zu den mehrere Zentner schweren Riesenschildkröten; *Emys orbicularis* L. (*lutaria* Schn.), Sumpfschildkröte. *Cheloniden*, Meerschildkröten und 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. *Atheca.* Eine Meerschildkröte, die 2 m große, bis zu 600 kg schwere *Dermochelys* (Spharyis) *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 Nasen 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. 547) 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 *Crocodiliden* (*Crocodilus nilodicus* Laur.), *Alligatoriden* (*Alligator mississippensis* 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 erinnerten, sich aber von ihnen dadurch wesentlich unterschieden, 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 Quadrat-

beines mit dem Schädel, massiven Charakter der Schädelknochen erinnerten die häufig riesigen *Plesiosaurier* und *Ichthyosaurier* an die Crocodile; beide in Trias, Lias und Jura besonders ausgebildeten 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 *Anomodontien* an Schildkröten, indem die Bezahnung 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.). 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.

Integument. 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, auch 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 Gleichartigkeit 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 der Federachse das Rudiment einer zweiten Feder, der Afterschaft oder die Hyporhachis, von unten angefügt ist. Federn.

Bei den Konturfedern (Pennae) schließen die Äste (Rami) mit Ausnahme einiger weniger, welche am unteren Ende des Vexillums ein flaumartiges Büschel bilden, zur Federfahne (Vexillum) dicht zusammen; sie liegen links und rechts vom Schaft einander genau parallel und wiederholen — ein 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. — 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 (Mauser). — Junge Vögel oder Vogelembryonen besitzen zunächst nur Dunen; erst später entstehen die Konturfedern, meist in regelmäßiger Anordnung in den Federfluren oder Pterylen, zwischen denen die Raine oder Apterien übrig bleiben, in welchen zumeist Dunen angebracht sind (Fig. 544). Die 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. 538). Außer diesen Deckfedern oder Tectrices

(*D*, *D*) unterscheidet man noch die großen, zum Flug dienenden Konturfedern des Flügels, die Remiges oder Schwungfedern und die den Flug steuernden Schwanzfedern, Rectirices 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

Fig. 544. Fig. 545.





Fig. 544. Federfluren und Raine der Taube vom Rücken (aus Leunis-Ludwig).
Fig. 545. Das Gefieder von *Falco laniarius* (aus Schmarda). *HS* Handschwingen, *AS* Armschwingen, *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, *D₁* Dillenkante des Unterschnabels.

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 Secret einer besonderen, am Grund des Schwanzes über dem Steißbein liegenden paarigen Drüse, der Bürzeldrüse, eingeölt.

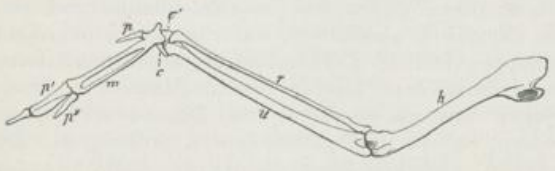


Fig. 546. Flügelskelett des *Storches* (nach Gegenbaur). *h* Humerus, *r* Radius, *u* Ulna, *c*, *c'* Carpalia d. ersten Reihe, *m* verschmolzene Carpalia der zweiten Reihe und Metacarpen, *p*, *p'*, *p''* Phalangen der 3 ersten Finger.

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 übrige 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.

Extremitäten.

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 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 gelenkig 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 Verbreitung 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.

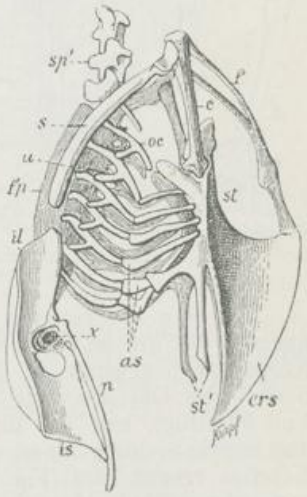


Fig. 547. Brustkorb, Schultergürtel und Becken vom Storch (nach Gegenbaur). *st* Brustbein, st' Abdominalfortsätze desselben, *crs* Crista sterni, *f* Furcula (verschmolzene Schlüsselbeine), *c* Coracoid, *s* Scapula, *as* sternale, *oc* vertebrale Teile der Rippen, *u* Processus uncinati der vertebralen Teile, *sp'* Dornfortsatz des ersten Brustwirbels, *fp* verschmolzene Dornfortsätze der übrigen Brustwirbel, *il* Darmbein, *is* Sitzbein, *p* Schambein, *x* Hüftgelenk.

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.

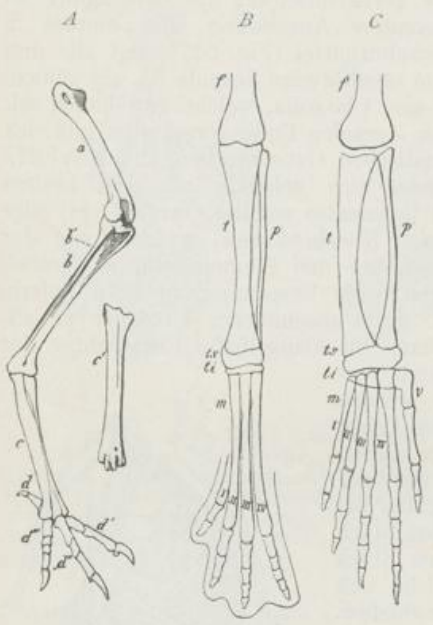


Fig. 548. *A* Hintere Extremität von *Buteo vulgaris*; *a* Femur, *b* Tibiotarsus, *b'* Rest der Fibula, Tarsometatarus, *d*, *d'*, *d''*, *d'''* die Zehen, *c'* getrennte Darstellung des Tarsometatarsus, *B* und *C* Unterschenkel und Fuß eines Vogelembryo (*B*) und einer Eidechse (*C*), um die Entstehung des Intertarsalgelenks zu erklären: *f* Femur, *t* Tibia, *p* Fibula, *st* Tarsale der ersten Reihe (Talus), *ti* Tarsalia der zweiten Reihe, *m* Metatarsus, *I—V* die einzelnen Stücke desselben (aus Gegenbaur).

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 fortleitenden 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, da die 5. Zehe sich nur noch embryonal anlegt und der erste Metatarsus mit seiner Zehe sich getrennt erhält oder auch der Rückbildung unterliegt, höchstens 3 oder 2 (*d—d'''*); 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 dem Laufknochen zum Tarsometatarsus verwächst. So entsteht das für die *Vögel* so charakteristische Intertarsalgelenk.

Schädel und Wirbelsäule.

Rücksichtlich der Wirbelsäule ist noch nachzutragen, daß die Wirbel miteinander sogenannte Sattelgelenke bilden, daß hinter dem Becken 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 Epitropheus) finden, welche mit Ausnahme der zwei zu den Thoracalwirbeln überleitenden, mit den zugehörigen Halsrippen verschmelzen. Der Schädel (Fig. 549) ähnelt sehr dem Eidechsenschädel in der Anwesenheit eines unpaaren Condylus occipitalis, in der beweglichen Anfügung des Quadratum an die Schädelkapsel und der Umbildung des Hyomandibulare zu einem schlanken Gehörknochen (Columella). Dagegen fehlt das Transversum: die Schädelkapsel ist, dem Wachstum des Hirnes 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*

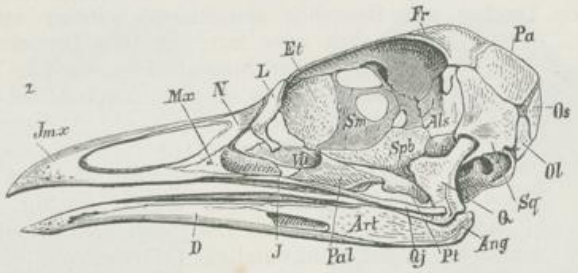


Fig. 549. Schädel einer jungen *Trappe* (aus Claus). *Imx* Prämaxillare, *M* Maxillare, *N* Nasale, *L* Lacrymale, *Et* Mesethmoid, *Fr* Frontale, *Pa* Parietale, *Os* Supraoccipitale, *Ol* Exoccipitale, *Sq* Squamosum, *Q* Quadratum, *Als* Alisphenoid, *Spb* Basisphenoid und Präsphenoid, *Sm* Interorbitalseptum, *Ang* Angulare, *Pt* Pterygoid, *Qj* Quadratojugale, *Art* Articulare, *Pal* Palatinum, *J* Jugala *D* Dentale.

und *Saururen*; für den Zahnmangel 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, Alisphenoidea und Orbitosphenoidea. Auch das breite Squamosum ist der Hirnkapsel eingefügt. Im Interorbitalseptum legt ein mächtiges Mesethmoid, auf der Nasenkapsel die Nasalia, an sie anschließend die Lacrymalia. Das Quadratbein articuliert 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 angeschlossen, so daß beim Öffnen des Schnabels nicht nur der Unterkiefer abwärts, sondern auch der Oberkiefer aufwärts bewegt wird.

Pneumaticität.

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, auf denen die Trag- und Stützkraft des Knochens beruht, erhalten bleiben. So werden größtmögliche Festigkeit und Leichtigkeit des Knochengerüstes vereinigt. Bei *Buceros* und *Palmedea* sind sämtliche Knochen pneumatisch; bei anderen, beim *Pelikan, Sula, Tachypetes* etc. sind nur die Phalangen der Zehen markhaltig. Bei *Pinguin* und *Apteryx* endlich sind nur wie bei *Säugetieren* in manchen Schädelknochen Lufträume 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 besonders 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 Cölom liegen, mit Aussackungen aber auch zwischen die Muskeln (besonders der Brust und Achselregion) dringen und schließlich auch in die Knochen hineingelangen.

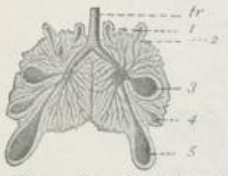


Fig. 550. Entwicklung von Trachea, Lungen und Luftsäcken des *Hühnchens* (nach Selenka). *tr* Trachea. *1—5* die Luftsäcke (vergl. Fig. 551).

Die schwammig aussehenden Lungen der Vögel liegen beiderseits der Wirbelsäule zwischen die abgeplatteten vertebralen Rippenenden eingefalzt und mit ihnen fest verbunden. Beim Eintritt in die Lunge verliert der Bronchus (Fig. 581 *br*) seine Knorpelstützen und erweitert sich zum Vestibulum (*v*), geht dann als Mesobronchus (*mb*) 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 secundäre Bronchen aus; a) 3—5 Entobronchen (*I—IV*), welche die übrigen Luftsäcke abgeben; b) 6 oder mehr Ectobronchen. Von den secundären Bronchen, zum Teil aber auch direkt vom Mesobronchus, entspringen die tertiären Bronchen oder „Lungenpfeifen", dicht nebeneinander und vorwiegend rechtwinklig zu jenen; sie verlaufen parallel und anastomosieren vielfach untereinander. Jede Lungenpfeife hat eine dicke spongiöse Wand, weil (Fig. 552) in dieselbe von

dem centralen Luftraum reichliche Aussackungen, die luftführenden, dicht von Capillaren umsponnenen Lungenbläschen ausgestülpt sind.

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 Exspiration). 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.

Fig. 551. Fig. 552.

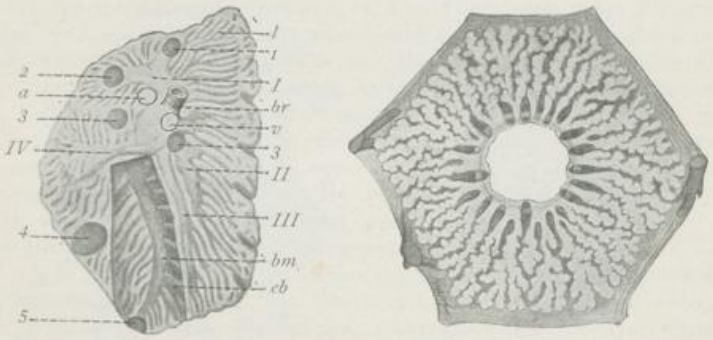


Fig. 551. Rechte Lunge des Huhns, etwas schematisiert. Die Darstellung ist so gedacht, als ob ein Fenster herausgeschnitten wäre, um den Mesobronchus mit seiner Verästelung sichtbar zu machen. *br* Bronchus, der sich zum Vestibulum erweitert, *bm* der in der Verlängerung gelegene Mesobronchus mit den davon ausgehenden Ectobronchen (*eb*). *I—IV* die aus dem Vestibulum entspringenden Entobronchen (der zweite ist nicht bezeichnet), *1* 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 (nach F. E. Schulze).

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 eine Begattung stattfindet, werden die großen dotterreichen Eier (das „Gelbei" des „Vogeleies") schon in den Eileitern befruchtet (Fig. 101). 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.

Fig. 553.

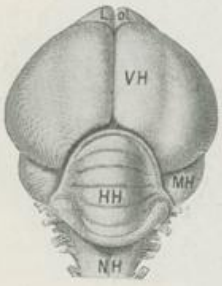


Fig. 554.

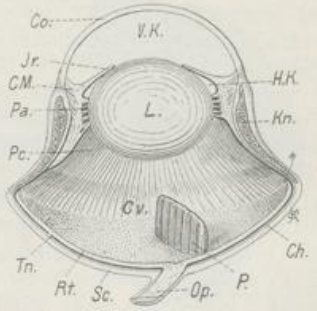


Fig. 553. Hirn der *Taube* (aus Wiedersheim). *Lo* Lobus olfactorius, *VH* Vorderhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Kleinhirn, *NH* Nachhirn.

Fig. 554. Auge einer *Eule* (nach Soemmering und Franz). *Co.* Cornea, *VK.* vordere Augenkammer, *Cm.* Ciliarmuskel, *Ir.* Iris, *Sc.* Sclera, † Scleraknochen, *L.* Linse, *Ch.* Chorioidea, *Cv.* Glaskörper, *P.* Pecten, *Rt.* Retina, *Op.* Opticus, *Os.* Scheide desselben.

Die Sorge für die junge Brut, das mit der Begattung im Zusammenhang stehende Geschlechtsleben und die durch das Flugvermögen bedingte kompliziertere Lebensweise haben bei den Vögeln zu einer den *Reptilien* weit überlegenen Intelligenz geführt, die in der besseren Ausbildung des Hirnes und der Sinnesorgane ihren Ausdruck findet. Am Hirn (Fig. 553) ist das Kleinhirn (*HH*) als das Centralorgan für die Coordination, das harmonische Ineinandergreifen der Körperbewegungen, ganz auffallend stark ausgebildet. Entsprechend groß sind auch die Großhirnhemisphären (*VH*), deren Stirnlappen den Lobus olfactorius (*Lo*), 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 Ohrtrompete, Colu-

mella 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) im allgemeinen für die Ferne eingestellt. 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 Scleraring, ein Knochenring, welcher im vorderen Abschnitt des Auges die Sclera (*Sc*) stützt; zu den oberen und unteren Augenlidern gesellt sich eine durchsichtige Nickhaut.

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 eine Verfärbung, vornehmlich aber auch eine teilweise Erneuerung 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 Misthaufen 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 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)° 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 sich daher, das alte System beizubehalten 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 Fluge 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 ausdauernde 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* Lm., Nandu. — II. Gruppe. Kasuarartige, dreizehige Vögel (mit kurzem Humerus und Doppelfedern): *Dromaeiden* ohne helmartigen Knochenaufsatz des Schädels, *Dromaeus Novae Hollandiae* Gray, neuholländischer Strauß. *Casuariden* mit Helmaufsatz, *Casuarius galeatus* Vieill., 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- und 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, *Perdrix cinerea* Briss.,

Rebhuhn, *Lagopus alpinus* Nilss., Alpenschneehuhn. In zusammengescharrten Misthaufen verbergen ihre Eier die *Megapodiden: Megapodius Duperreyi* Less., 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 Secret, 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 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* Strickl. auf Rodriguez. Im Habitus erinnern an die Hühner die *Pterocliden*: *Syrrhaptes paradoxus* Illig., 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 3 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 kleineren Tieren. *Anas boschas* L., Wildente, Stammform der Hausente *A. domestica* L.; *Somateria mollissima* L., Eiderente; *Anser ferus* Naum., 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. *Procellariden*, Sturmvögel: *Diomedea exulans* L., Albatros. — *Lariden*, Möven, im Bau den *Charadriformes* verwandt: *Larus ridibundus* L., Lachmöve, *L. canus* L., Sturmmöve, *Sterna hirundo* L., Seeschwalbe.

3. *Pygopodes* oder *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.).

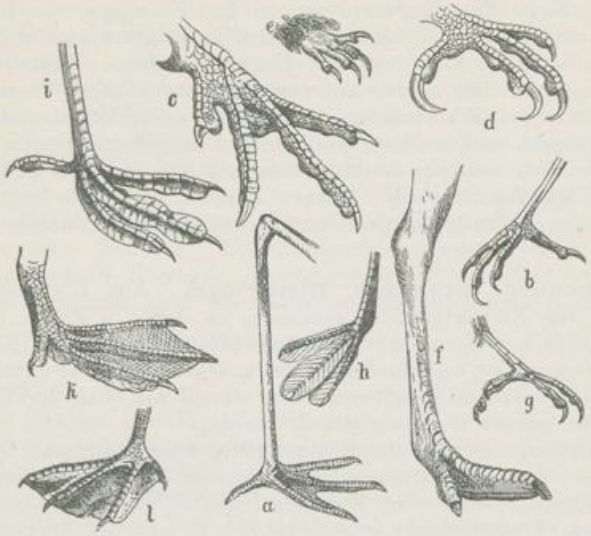


Fig. 555. Verschiedene Fußformen der Vögel (aus Schmarda). *a* Watbein mit doppelt geheftetem Fuß eines Storches, *b* Spaltfuß der Drossel, *c* Wandelfuß eines Fasans, *d* Sitzfuß eines Falken, *e* Klammerfuß der Mauerschwalbe, *f* Lauffuß des Straußes, *g* Kletterfuß eines Spechts, *h* Spaltschwimmfuß vom Steißfuß, *i* Watbein und Lappenfuß eines Wasserhuhns, *k* Schwimmfuß der Ente, *l* Ruderfuß des Tropikvogels.

4. *Steganopodes*, alle vier Zehen nach vorn gewandt und durch Schwimmhäute verbunden (Ruderfüße): *Pelecanus onocratulus* L., *Phalacrocorax carbo* Dumont, Kormoran, *Tachypedes aquila* L., Fregattvogel. Die Gruppe zeigt einerseits zu den *Colymbiformes*, andererseits zu den *Ciconiformes* Verwandtschaft.



Fig. 556. *Aptenodytes patagonica* (aus Brehm).

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 Correlation 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 (*Ciconiformes*), aus-

gezeichnet durch Schnäbel mit starker Hornbekleidung, wird gebildet von den *Ardeiden*, Reihern: *Ardea cinerea* L., Fischreiher. *A. stellaris* L., Rohrdommel, *Ibis religiosa* Cuv., und *Ciconiiden*, *Ciconia alba* L., Storch, *Leptoptilus argala* Temm., 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 cinereus* L.; 2. *Ralliden*, Wasserhühner: *Crex pratensis* 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 cristatus* Meyer, Kiebitz, *Scolopax rusticola* L., Waldschnepfe, *Gallinago media* Gray, Bekassine, *G. gallinula* L., Moorschnepfe.

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 gemeinsamem 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 (*Plictolophus 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 Schreivögeln 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 Schreivögeln 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*, Sänger: *Sylvia atricapilla* Lath., Mönch; *Turdiden*, Drosseln, *Luscinia philomela* L., Nachtigall, *L. major* Brehm, 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 ausgezeichneten Paradisvögel, *Paradisiciden*, sehr nahe stehen, *Paradisea apoda* L. (Fig. 15).

II. Unterordnung. *Clamatores*, Schreivögel. 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 Formen 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 ispida* L., der Fischbrut schädlich (ihnen nahe verwandt sind die tropischen *Bucerontiden*, 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 dem 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 anliegendem Gefieder, von außergewöhnlicher Sehschärfe. *Cathartae*, mit weichen Lappen am Kopf, *Sarcorhamphus gryphus* Geoffr., Kondor. *Vulturiden* mit kahlen Stellen an Hals und Kopf und langem Schnabel: *Vultur cinereus* L., Mönchsgeier, *Neophron percnopterus* Sav., ägypt. Aasgeier, *Gypaëtes barbatus* Cuv., Lämmergeier, durch Mangel der kahlen Stellen zu den Adlern überleitend, neuerdings auch zu ihnen gerechnet. *Falconiden* mit kurzem Schnabel: *Aquila chrysaëtus* Bp., Steinadler, *A. imperialis* Behst., Königsadler, *Buteo vulgaris* Behst., Bussard, *Falco gyrfalco* L., Edelfalk, *Astur palumbarius* Behst., Habicht.

II. Unterordnung. *Nocturni, Nachtraubvögel.* Gedrungene Tiere mit weichem, locker abstehendem Gefieder, großen, von einem Kreis von Federn (Schleier) umstellten, nach vorn gewandten Augen; sie stehen anatomisch den *Caprimulgiden* (*Coraciformes*) näher als den Tagraubvögeln. *Bubo maximus* Sibb., Uhu; *Syrnium aluco* L., Käuzchen, *Athene noctua* Gray, Steinkauz, *Strix flammea* L., Schleiereule.

III. und IV. Unterklasse. Saururen und Odontornithen.

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 *Odontolcen* (*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 Schiefern (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 amphicoele 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

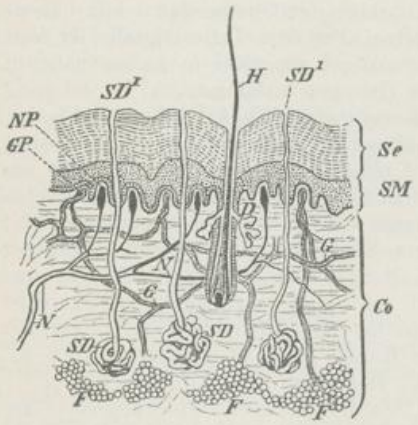


Fig. 557. Schnitt durch die Haut des Menschen (aus Wiedersheim). *Sc* Stratum corneum, *SM* Stratum Malpighii, *Co* Corium, *F* subkutanes Fett, *NP* Nervenpapillen, *GP* Gefäßpapillen, *N* und *G* Nerven und Gefäße des Corium, *SD* Schweißdrüsen, *SD*¹ Ausführgänge derselben, *H* Haar mit Talgdrüsen *D*.

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 darüber-

liegende 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 (Plattnägel, Lamnae) unterschieden (S. 465, Fig. 473).

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 Wasser bewohnender Wirbeltiere hervorgegangen sind, indem diese Sinnesorgane beim Übergang zum Landleben functionslos 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 in den Haarbalg münden, öfters jedoch sind sie von ihm unabhängig; sie sind einfache tubulöse Drüsen mit aufgeknäultem hinterem Ende, welche ein flüssiges Secret, 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 be-

deckte Feld (Areola mammae) 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 (*Echidna*). Wenn nun weiter die Umgebung der Mammartasche ebenfalls zu einer Papille ausgezogen wird, so entsteht die Pseudozitze (*B*), in deren Innerem ein gemeinsamer Ausführgang 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 Drüsensecret, die Milch, nötig ist.

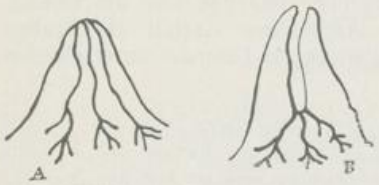


Fig. 558. *A* wahre, *B* falsche Zitze (aus Wiedersheim nach Gegenbaur).

Skelett, Schädel.

Ein Hautskelett ist nur bei wenigen Arten vorhanden, wie z. B. in Form festgefügter 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 hintern 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 Basioccipitale das Keilbein, Os sphenoiceum, 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 Alisphenoiden (*Als*) (den großen Keilbeinflügeln, Alae temporales), das vordere aus dem Präsphenoid (*Ps*) (Körper) und den Orbitosphenoidea (*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

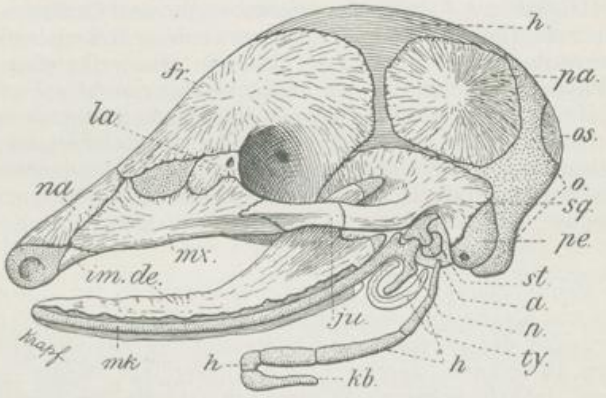


Fig. 559. Kopfskelett eines Embryo von *Tatusia hybrida* (nach Parker und Wiedersheim); knorpeliges Primordialcranium punktiert, häutiges schraffiert (*h*). 1. Belegknochen: *na* Nasale (davor Nasenkapsel und Nasenöffnung), *la* Lacrymale, *fr* Frontale, *pa* Parietale, *im* Intermaxillare, *mx* Maxillare, *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.

betrachtet und zugleich von embryonalen Verhältnissen ausgeht (Fig. 559). Man findet dann als Grundlage des Knochens die knorpelige Gehörkapsel, die Anlage des Petrosum (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 Reduction des Quadratum vergrößert hat, und schließlich unterhalb des Sqamosum 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) anwachsenden 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 Glasersche Spalte, Fissura petroso-tympanica, bildend, auf den Kieferbogen trifft, bringt es mit sich, daß auch das obere Ende des Mandibulare (*n*), 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 beiden korrespondierenden primären Stücken: Quadratknochen und Articulare. Physiologisch ist die neue Gelenkbildung wohl so zu verstehen, daß die bei den *Säugetieren* erfolgende Vervollkommnung der Bezahnung einen festeren Anschluß des Dentale, des die Zähne tragenden Knochens, an die Schädelkapsel erforderte. Auch sonst tritt das Squamosum vicarierend 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 functionellen Ersatz eines so unentbehrlichen Gelenks durch ein anderes für unmöglich halten. Dieser Einwurf verliert an Bedeutung, wenn man annimmt, daß der Functionswechsel 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 Petrosum. 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, umfaßt, 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 eingeengt: die Vomeres 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 der Processus pterygoidei, als die Lamina interna. Im hinteren Keilbein sind somit, ganz wie im Schläfenbein, craniale und viscerale Teile vereint.

Wirbelsäule und Extremitäten.

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 geltenden Zahlen ist eine beschränkte. Namentlich haben 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 auseinander halten: 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*, *Primaten*) 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

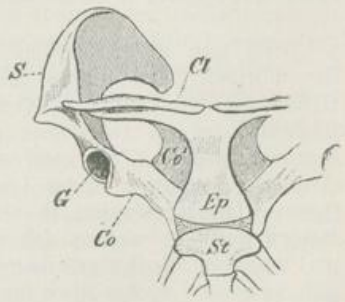


Fig. 560. Sternum- und Schultergürtel von *Ornithorhynchus anatinus*, linke Hälfte nur zum Teil dargestellt (aus Wiedersheim). *St* Manubrium sterni (oberes Ende des Brustbeins), *Ep* Episternum, *Cl* Clavicula, *S* Scapula, *G* Gelenkfläche, für den Oberarm, *Co*, *Co*¹ Coracoid.

an ein gut entwickeltes Episternum (*Ep*), sonst scheint sie mit dem Sternum zu articulieren; tatsächlich ist sie aber von ihm getrennt durch die Cartilagines interarticulares (früher als Reste des Episternum, jetzt als „Praeclavia“ gedeutet). Am Becken sind Darm-, Sitz- und Scham-

beine 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.

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 Extremität wichtig. Abgesehen davon, daß dieselben durch Opponierbarkeit des Daumens und der Großzehe zu Greifhänden und Greiffüßen werden können, entwickeln sie sich meist 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 aufruhen (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.

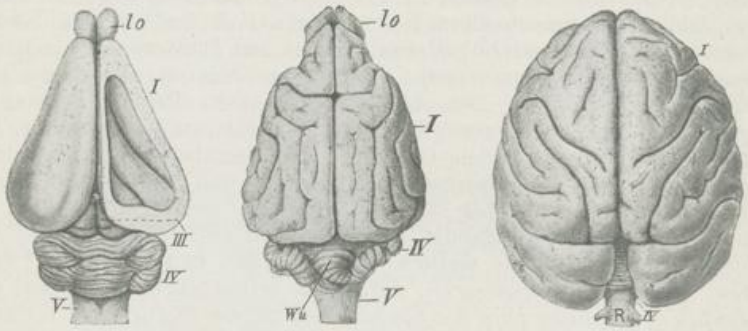


Fig. 561. Gehirn des *Kaninchens* (nach Gegenbaur).

Fig. 562. Gehirn des *Hundes* (nach Wiedersheim).

Fig. 563. Gehirn des *Pavians*.

I Großhirn, *III* Mittelhirn (Corpora quadrigemina), *IV* Kleinhirn, *V* Nachhirn (Medulla oblongata), *R* Rückenmark, *lo* Lobus olfactorius.

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, Insekten-*

fressern 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 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 Commissuren, die sich immer mehr als besondere Hirnteile hervorheben. So werden innerhalb der Säugetierklasse zwei quere Commissuren 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 Commissurensystem 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.

Sinnesorgane.

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, am Auge die oberen und unteren Augenlider, neben denen die Nickhaut in mehr oder minder rudimentärem Zustand fortbesteht, am 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 Cement (Knochengewebe) umhüllte Wurzel abgeteilt. Die Wurzeln sind in besondere Höhlungen des Kiefers, die Zahnalveolen, eingekeilt 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 (*Beuteltiere*, vielleicht auch *Zahnwale*), sei es, daß die erste Dentition mehr oder minder rudimentär

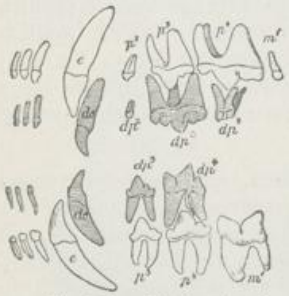


Fig. 564. Bleibendes Gebiß und Milchgebiß der Katze, *c* Eckzähne, p^2–p^4 Prämolarzähne, m^1 Molarzahn, Schneidezähne ohne Nummern, *d* bedeutet das Milchgebiß (aus Boas).

wird (*Edentaten*, manche *Nager*, *Insektenfresser*, *Fledermäuse*, *Pinnipedier* (monophyodonte S.). Außer den zwei typischen Dentitionen können noch Reste von einer, selbst zwei weiteren Dentitionen vorkommen. Eine niemals functionierende, 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 Function 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 ihrer 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*), ja sogar ihren Ursprung im Oberkiefer haben können. 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 Prämolar). Nach hinten von ihm folgen die Backzähne, meist breite, zwei- bis mehrwurzelige Zähne mit höckeriger Mahlfläche: 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: $\frac{2\,1\,2\,3}{2\,1\,2\,3}$, die der Rinder, denen im Oberkiefer die Schneide- und Eckzähne fehlen: $\frac{0\,0\,3\,3}{3\,1\,3\,3}$. — 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: $\frac{4\,1\,4\,4}{4\,1\,4\,4}$.

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 Cement ausgefüllt werden, entstehen breite Mahlflächen, 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 Falten sich abschnüren, können auf der Mahlfläche 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 Cement 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 Gesetzmäßigkeit herrscht. Man unterscheidet triconodonte und tuberculare 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 entwickelten 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 Milchgebiß der ersten Dentition angehören. Sie sind verspätet angelegte 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 Dünndarm 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 Caliber und abweichende Structur (Reichtum an Lymphfolikeln), so entsteht der Wurmfortsatz oder Processus vermiformis

(*Primaten*, *Nager*). In die Mundhöhle münden 3 Paar Speicheldrüsen, in den Dünndarm (Duodenum) Leber und Pancreas.

Respirationsorgane.

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, Bronchen und Lungen, in der Leibeshöhle alle übrigen vegetativen Organe. Die Scheidewand ist muskulös und in die Brusthöhle hinein kuppelförmig gewölbt; bei der Contraction 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 (Exspiration). Außerdem kann Heben des Brustkorbes die Inspiration, Senken die Exspiration unterstützen. — Die Atmungswege (Fig. 497, *3* und *4*) beginnen mit dem zur Stimmbildung dienenden Kehlkopf, der durch die für die Säugetiere charakteristische Cartilago thyreoidea vervollkommnet 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 Aussackungen, 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.

Urogenitalsystem.

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 oder Vornierengängen (*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 (*od*). 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 (*i*) 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*; werden After und Urogenitalöffnung durch Ausbildung des Dammes (Perineum) vollkommen getrennt.

Männliche Geschlechtsorgane.

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

Fig. 565.

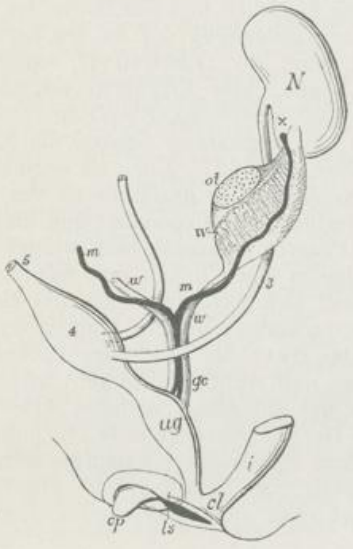


Fig. 566.



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 Hodensackes (der großen Schamlippen), *ot* Geschlechtsdrüse, *W* Wolffscher Körper, *x* dessen oberes Ende, *w* Wolffsche Gänge, *m* Müllersche Gänge, *gc* Vereinigung beider zum Genitalstrang.

Fig. 566. Urogenitalsystem des männlichen *Bibers* (aus Blanchard). *o* Harnblase mit Uretern, *n* Hoden, *m* Samenleiter, *l* Samenbläschen, *k* Cowpersche Drüsen, *i* Corpora cavernosa des Penis, *c* Eichel des Penis, *a* Bibergeilsäcke, *b* deren Mündung in den aufgeschnittenen Vorhautkanal, *d* Mündung des Vorhautkanals, *e* Analdrüsen, *f* deren Mündung, *g* After, *h* Schwanzwurzel.

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,* 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. 556 *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 zurückgleiten (*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.

Weibliche Geschlechtsorgane.

Im weiblichen Geschlecht bilden sich allgemein der Wolffsche Körper und Gang zurück; der Geschlechtshöcker (Clitoris) und der Sinus urogenitalis wachsen nicht in die Länge; die Ovarien erfahren eine geringe Verlagerung und treten nicht aus der Leibeshöhle heraus, die Müller-

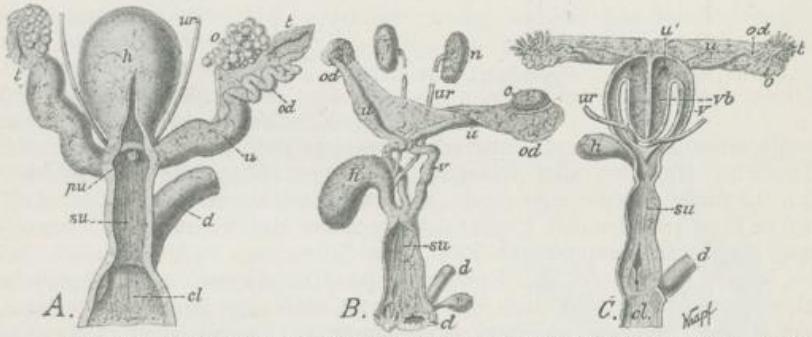


Fig. 567. Weiblicher Geschlechtsapparat *A* von *Echidna aculeata*, *B* von *Didelphys dorsigera*; *C* von *Phascolomys Wombat* (*B* und *C* nach Wiedersheim). *cl* Kloake, *d* Darm, *h* Harnblase, *n* Niere, *o* Ovar, *od* Oviduct, *pu* Mündung der Ureteren, *sn* Sinus urogenitalis, *t* Ostium abdominale tubae (Mündung des Eileiters in die Leibeshöhle), *u* Uterus, *u'* Mündung desselben in die Vagina, *ur* Ureter, *v* Vagina, *vb* Vaginalblindsack.

schen Gänge endlich werden zu den Ausführwegen. 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 (*B*) und verwachsen bei einem Teil der Arten (*C*) zu einem unpaaren Blindsack (*vb*), der sogar als eine dritte 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 noch 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 vervollkommnet 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*".

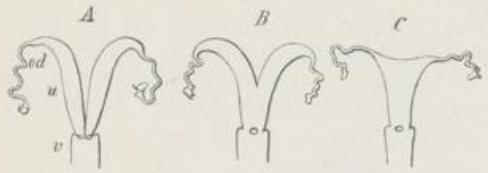


Fig. 568. *A* Uterus duplex, *B* Uterus bicornis, *C* Uterus simplex (aus Gegenbaur). *od* Oviduct, *u* Uterus, *v* oberes Ende der Vagina.

Die Sorge für die Nachkommenschaft ist allen Säugetieren gemein und wird vorwiegend oder ausschließlich vom Weibchen ausgeübt, welches seine Jungen nicht nur mit dem Secret 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 (Homöiothermie, 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, Murmeltiere* 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.

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 Secret enorm vergrößerter Schweißdrüsen, die links und rechts von der Mittellinie des Bauches zwei Drüsenpakete bilden, die Mammardrüsen. Jedes Drüsenpaket mündet auf einem besonderen Bezirk der Bauchhaut, der bei *Ornithorhynchus* ein wenig schlitzartig vertieft ist, bei *Echidna* die Mammartasche 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 Umänderung 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*), an denen das kräftigere linke Ovar allein functioniert 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 Beutelknochen 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 kaum sichtbare Ohrmuschel erweitert. — Die Kiefer sind zahnlos und von Hornscheiden umschlossen; doch finden sich bei jungen *Ornithorhynchen* jederseits im Oberkiefer zwei, im Unterkiefer drei 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 Eischalen.

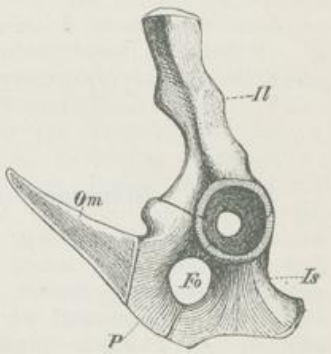


Fig. 569. Linksseitige Ansicht des Beckens von *Ornithorhynchus anatinus* (aus Wiedersheim). *Il* Ilium, *Is* Os ischii, *P* Os pubis, *Om* Os marsupiale, *Fo* Foramen obturatum.

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 bruijni* 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 breiter, besonders an den Vorderfüßen gut entwickelter Schwimmhaut. *Ornithorhynchus anatinus* Shaw, in Südaustralien (Fig. 570). Die Männchen der *Monotremen* besitzen einen Sporn an den Hinterfüßen, durch den eine mächtige am Oberschenkel gelegene Drüse mündet und der wahrscheinlich 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 multituberculären Zähne erinnern an die hinfälligen 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.



Fig. 570. *Ornithorhynchus anatinus* (aus Schmarda).

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. 571 *a*), und der rudimentäre Zahnwechsel. Bei den Beuteltieren wird nur der letzte (3.) Prämolar gewechselt. 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 functionierenden Zähne für die I. Dentition; eine zweite Auffassung hält dagegen die „prälacteale“ Reihe für das rudimentär gewordene Milchgebiß, die functionierenden Zähne für die II. Dentition. — Infolge mangelhafter Ausbildung des Dammes 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.



Fig. 571. Unterkiefer von *Thylacinus cynocephalus* von innen, *a* der für die Beuteltiere charakteristische Unterkieferfortsatz; *cd* Gelenkfläche (nach Flower).

Aus der Secundär- 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 secundär wieder nach Nordamerika vorgedrungenen *Beutelratten*, Gattung *Caenolestes*) in Südamerika und in reichlicher Entfaltung in Australien. 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 (*Raubtieren*, *Nagetieren*, *Insektenfressern*, *Huftieren*) 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. Insectivorenähnlich sind die *Perameliden*: *Perameles nasutus* Geoffr. — 3. Dem Gebiß nach den Raubbeutlern ähnlicher als den Insectivoren sind die auf Amerika (vorwiegend Südamerika) beschränkten *Didelphyiden* oder Beutelratten, 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, Riesenkänguruh. — Am wenigsten ausgesprochen ist das herbivore Gebiß bei den *Phalangistiden*, welche nach Art der Eichhörnchen vorwiegend von Früchten leben. *Petaurus sciureus* Desm., Beuteleichhorn, mit einer Flughaut, welche vordere und hintere Extremitäten verbindet. Die Diprotodontien wurden bisher fossil nur in Australien und Südamerika gefunden; die südamerikanischen Epanorthiden wie die recente Gattung *Caenolestes* leiten zu den *Polyprotodontien* 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 Pl. 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 Gebäraktes sich die Placentarzotten aus der Uterinschleimhaut herausziehen lassen, ohne daß diese dabei verletzt wird (*Indeciduaten*), wird bei der Ring- und Scheibenplacenta gewöhnlich der oberflächlichste Teil der Schleimhaut, die hinfällige Haut oder Decidua, mit abgelöst und die Placenta uterina in eine große blutende Wunde verwandelt, deren Verschluß durch die energische Kontraktion des Uterus angebahnt wird (*Deciduaten*).

Fig. 572.

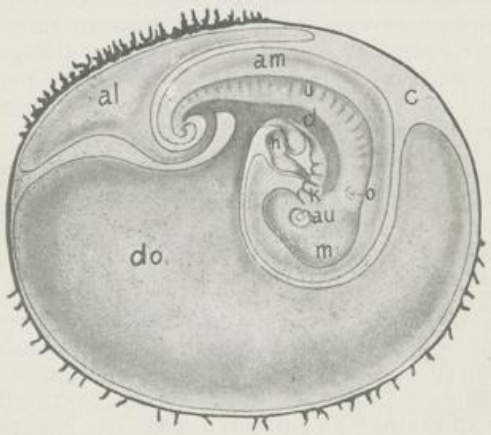


Fig. 572. Embryo eines *Kaninchens* mit Eihüllen (nach van Beneden und Julin). *al* Allantois, *am* Amnios, *do* Dottersack, *c* extraembryonales Cölom; schwarz: Chorion, mit Zotten, aus denen sich die Placenta entwickelt; *u* Urwirbel, *d* Darm, *h* Herz, *k* Kiemenspalten, o Gehör, *au* Auge, *m* Mittelhirn.

Fig. 573.

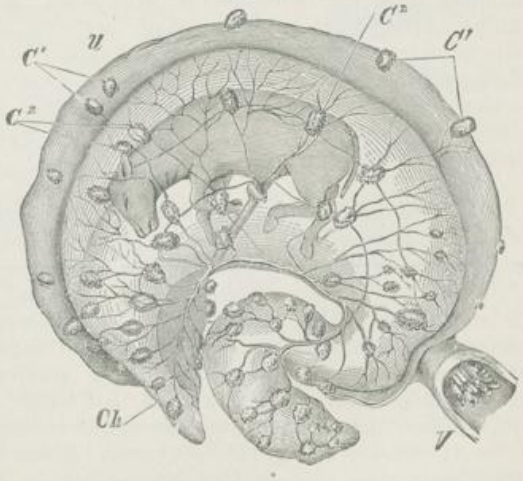


Fig. 573. Trächtige Gebärmutter einer *Kuh* geöffnet (aus Balfour nach Colin). *V* Vagina, *U* Uterus, *Ch* Chorion, C^1 Cotyledonen der Uterinplacenta, C^2 Cotyledonen der Fötalplacenta.

Da der Säugetierembryo bei der Geburt mit der Placenta foetalis und den übrigen Abschnitten der Eihäute durch die Nabelschnur (Funi-

culus 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 *Indeciduaten* und *Deciduaten* 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 ausgesprochener sind als bei den Beuteltieren und daher auch in erster Linie zur Abgrenzung der Ordnungen verwandt werden.

IV. Ordnung. Edentaten, Zahnlücker

Einige wenige, artenarme Familien werden unter dem Namen Edentaten, Zahnlücker, zusammengefaßt, weil die Bezahnung fehlt oder — was viel häufiger zutrifft — in offenkundiger Rückbildung begriffen ist. Nie treten dauernd functionierende Schneidezähne, selten (*Bradypus*) Eckzähne auf; Backzähne können zwar in großer Zahl vorhanden sein — *Dasypus* (*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- oder Knochenplatten gepanzert; zahlreiche Backzähne. *Dasypus 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 Baumästen 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 bohnengroßen 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 manchen *Maulwürfen* $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$, bei *Spitzmäusen* $\frac{3}{2}\frac{1}{0}\frac{1}{1}\frac{3}{3}$). Auch im Zahnwechsel herrscht noch große Variabilität, insofern bei manchen Formen (*Centetes*) das Milchgebiß sehr lang 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 testiculorum. Am Schwanz findet man häufig noch Schuppen zwischen den Haaren; eine Clavicula ist vorhanden, die Zehen finden sich meist in Fünfzahl und sind mit Krallen bewaffnet. Die durchschnittlich kleinen, weich behaarten Tiere besitzen meist eine rüsselartig ausgezogene, zum Tasten dienende Schnauze.



Fig. 574. Schädel der *Spitzmaus* (aus Leunis-Ludwig).

Soriciden, Spitzmäuse: *Sorex vulgaris* L.; *Talpiden*, in der Erde wühlend, daher mit rudimentären, functionslos 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 gemäßigtem 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 $\frac{2\,1\,3\,3}{3\,1\,3\,3}$.

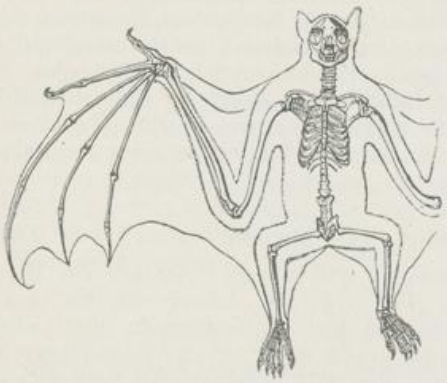


Fig. 575. Skelett und Flughaut des fliegenden Hundes (nach Huxley).

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 des amerikanische Vampyr, *Vampyrus spectrum* L., mit Unrecht als Blutsauger gefürchtet.

II. Unterordnung. *Macrochiropteren* (Frugivoren), fliegende Hunde, haben stumpfhöckrige 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, scharfkralligen Extremitäten und ihren schneidenden Zähnen überwältigen. Aus dieser Lebensweise er-

klärt 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 Nädelchen 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 Lauf und 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 in dem vor dem Reißzahn gelegenen Abschnitt des Gebisses 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. lacerantes od. 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: $\frac{p^1p^2p^3\mathbf{p^4}(1),\ \mathbf{m^1m^2}}{p^1p^2p^3p^4\mathbf{m^1}(1)\mathbf{m^2m^3}}$, Löwe: $\frac{p^2\mathbf{p^3p^4}(1),\ m^1}{p^2p^4,\ \mathbf{m^1}(1)}$. Der Dens lacerans ist durch ein zugefügtes l, die relative Größe durch Abstufung der Schrift ausgedrückt). — Weitere Merkmale der Carnivoren sind beim Männchen der Penisknochen, im weiblichen Geschlecht die abdominale Lage der Milchdrüsen und der Uterus bicornis; dazu kommt die Placenta zonaria. Sehr verbreitet sind Analdrüsen, welche ein stinkiges Secret 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 Reduction 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 Kralle erhalten sind), Krallen nicht retractil: *Canis familiaris* L., Hund; *C. lupus* L., Wolf; *C. vulpes* L., Fuchs. 4. *Feliden*, Zehen vorn 5,

hinten 4, Krallen retractil; *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), *Vivorra zibetha* L., Zibethkatze, *Paradoxurus hermophrodita* 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 Function zu treten, rückbildet, wird Monophyodontie angebahnt. — 1. *Otariden*, Ohrenrobben: *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 zwischen 2 Extremen schwankt:

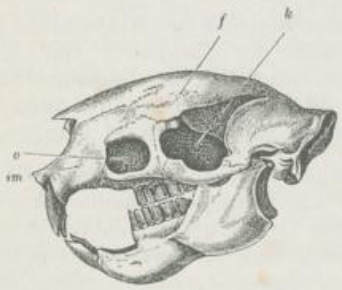


Fig. 576. Schädel eines *Stachelschweines* (aus Schmarda). *f* Stirnbein, *im* Zwischenkiefer, *o* Foramen infraorbitale, welches durch eine in ihm verlaufende Portion des Kaumuskels (Masseter) enorm ausgedehnt ist, *h* Schläfengrube, welche nach vorn kontinuierlich in die Orbita übergeht.

$\frac{2\,0\,2\,3}{1\,0\,2\,3}$ und $\frac{1\,0\,0\,3}{1\,0\,0\,3}$. Eine sehr auffällige Bildung ist der Infraorbitalkanal der *Muriden* und *Hystriciden*, eine große Öffnung vor der Orbita, in welcher ein Teil des Kaumuskels entspringt (Fig. 576*o*). — 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 gute Ausbildung der Clavicula, die der großen Fruchtbarkeit entsprechende große Zahl der Milchdrüsen, die Anwesenheit stark riechender Drüsensäcke, die in das Praeputium (Bibergeildrüse) oder am After münden (Fig. 566) usw.

Die etwa 900 Arten der Nager zerfallen in zwei nicht unbeträchtlich verschiedene Gruppen. Duplicidentat sind die *Leporiden: Lepus timidus* L., Hase; *L. cuniculus*, Kaninchen; *L. variabilis* L., der im Winter sich weiß verfärbende Alpenhase. — Alle übrigen werden als Simplicidentaten 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) *Hystricognathen:* Hufe anstatt Krallen kommen den *Subungulaten* zu: *Cavia cobaya* Schreb., Meerschweinchen. Mit Stacheln bewaffnet sind die *Hystriciden: Hystrix cristata* L., Stachelschwein. — Im Gebiß, besonders im Bau der Schneidezähne, 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 *Artiodactylen* (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 (Zehenspitzengänger, 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 verwechselt 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. 562) 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*,

A. Perissodactylen. B. Artiodactylen.

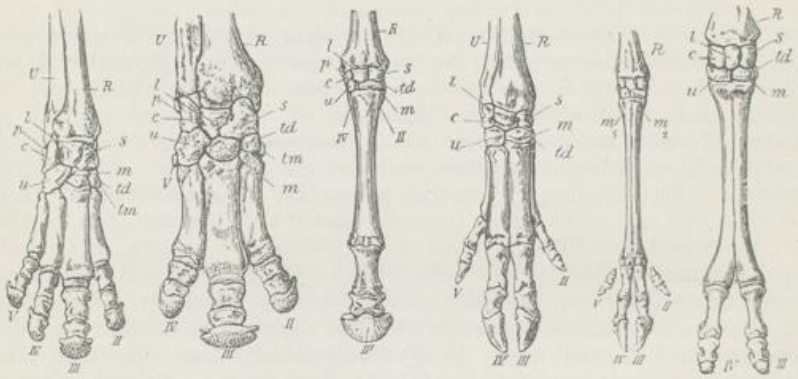


Fig. 577. *Tapir.* Fig. 578. *Nashorn.* Fig. 579. *Pferd.* Fig. 580. *Schwein.* Fig. 581. *Hirsch.* Fig. 582. *Kameel.*

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).

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* 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 Function 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 $\frac{3143}{3133}$, Nase rüsselartig verlängert. *Tapirus americanus, T. indicus* Desm. — 2. *Rhinocerontiden*: 3 Zehen an Vorder- und Hinterfüßen, Zähne $\frac{2043}{2043}$; 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 Elephant 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 $\frac{3133}{3133}$: *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 $\frac{2-3143}{1-3133}$, 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 Rudi-

menten 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 „wiedergekäut“ 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 sehr 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

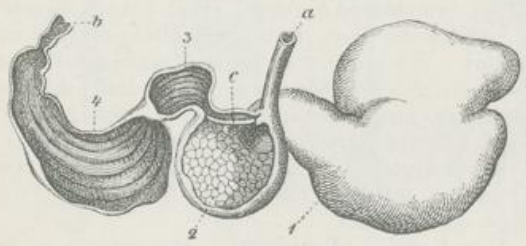


Fig. 583. Magen des *Schafes* (aus Leunis-Ludwig). *a* Speiseröhre, *b* Dünndarm, *c* Klappe, welche die Speise aus der Speiseröhre direkt in den zweiten Hauptabschnitt des Magens überleitet. *1* Pansen, Rumen, *2* Netzmagen, Reticulum, *3* Blättermagen, Omasus, Psalterium, *4* Labmagen, Abomasus.

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 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 $\frac{1\,1\,3\,3}{3\,1\,2\,3}$, *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 $\frac{0\,1\,3\,3}{3\,1\,3\,3}$. *Tragulus javanicus* Pall. — B. Blättermagen und Stirnaufsätze vorhanden, typische Wiederkäuer (Pecora). 3. *Camelopardaliden* mit hautbedeckten Stirnhöckern, $\frac{0\,0\,3\,3}{3\,1\,3\,3}$: *Camelopardalis giraffa* Schreb., Giraffe; mit 2 schwachen Stirnhöckern die neu entdeckte *Ocapia Johnstoni* Scl. — *Cavicornier* mit Hörnern, $\frac{0\,0\,3\,3}{3\,1\,3\,3}$: a) *Bovinen: Bos taurus* L. Rind (Urformen: *B. primigenius*, Auerochs,

B. longifrons, B. frontosus): *Bison europaeus* Ow., Wisent (fälschlich auch Auerochs genannt); *B. americanus* Gm., 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 $\frac{0}{0}\frac{1}{1}\frac{0}{0}\frac{3}{3}$: *Cervus elaphus* L., Edelhirsch; *C. capreolus* L., Reh; *C. alces* L., Elch; *Rangifer tarandus* H. Sm., Rentier, 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 aufgehellt 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 in fast lückenloser Reihenfolge 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 Miocänschichten

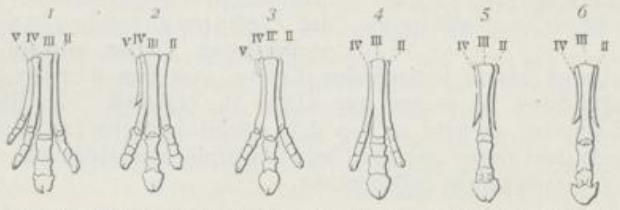


Fig. 584. Vorderfuß der Stammform des Pferdes. *1* Orohippus (Eocän), *2* Mesohippus (unteres Miocän), *3* Miohippus (Miocän), *4* Protohippus (oberes Pliocän), *5* Pliohippus (Pleistocän), *6* Equus. *II—V* zweiter bis fünfter Finger (nach Wiederheim).

Mesohippus und *Miohippus* (*2*, *3*) und das im Gebiß dem Pferde sehr nahestehende *Meryhippus* des oberen Miocäns und das pliocäne *Protohippus* (*4*). Im Pleistocän begannen dann die einzehigen 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 Abtheilungen der *Ungulaten* sind ausgestorben, ohne sich in recente Tierformen fortzusetzen, so die *Toxodontien* 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* war außerdem noch ein Paar kleiner Stoßzähne im Unterkiefer vorhanden. Bei den ebenfalls fossilen *Dinotherien* waren nur die Stoßzähne des Unterkiefers entwickelt. 4 Schneidezähne im Unterkiefer, 6 — davon einer jederseits stoßzahnähnlich vergrößert — im Zwischenkiefer 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 Cement verbundenen Platten zusammengesetzt und unterliegen einem horizontalen Ersatz; von den 3 größen Molaren und 3 Prämolaren ist immer nur einer in Tätigkeit (Fig. 585 *1*); hat er sich abgenutzt, so wird er von dem nächst hinteren (*2*) ersetzt. Den *Elefanten* kommt ferner zu: ein Uterus bicornis, eine Gürtelplacenta ohne Decidua, 2 brustständige Milchdrüsen.

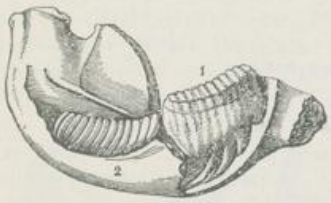


Fig. 585. Linker Unterkiefer von *Elephas indicus* mit aufgemeißelten Zahnalveolen, von innen gesehen. 1 functionierender Zahn, 2 nachrückender nächster Zahn (nach Owen).

1. *Elephantiden: Elephas indicus* L., kleine Ohren; *E. africanus* Blum.; *E. primigenius* Blum., Mammut, behaart, diluvial, im Eis von Sibirien gefunden; *Mastodon giganteum* Cuv., 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., Klippschiefer) genannt, deren vier- resp. dreizehigen 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, Waltiere, 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 an-

gepaßt, 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 infolge 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* offenbar an das Wasser angepaßte *Ungulaten* sind, die *Cetaceen* sich dagegen wahrscheinlich von *Creodontien* aus entwickelt haben, ist die hervorgehobene Ähnlichkeit eine Folge convergenter Züchtung.

I. Unterordnung. *Sirenen*, *Seekühe*. Die Sirenen bewohnen das flache Wasser des Meeres — seltener am Flußufer — und grasen hier die Tangwälder mit ihren gewaltigen, von Hornplatten bedeckten Kiefern ab. Borstige Haare finden sich noch im Umkreis des Mundes. Die Bezahnung (bei dem fossilen *Prorostomus* noch $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{4}{4}$) 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 hat 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 meist 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 Flossen 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 Atemluft beim Ausatmen („Blasen") sich abkühlt, entsteht eine Fontäne feinster Wasserteilchen, die früher für einen Wasserstrahl gehalten wurde. — Da die Riechschleimhaut, meist auch die Riechmuscheln rückgebildet, die Lobi olfactorii rudimentär sind, ist die Nase ausschließliches Atemorgan. — Die Augen sind klein, ihre Linsen wie bei den Fischen kugelig, Ohrmuscheln 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 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.

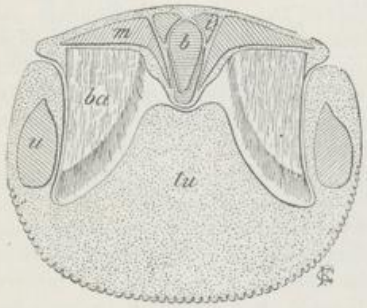


Fig. 586. Querschnitt durch den Vorderkopf eines *Bartenwals* (Schema nach Delage). *b* knorpeliges Septum narium mit Vomer, *i* hinteres Ende des Zwischenkiefers, *m* Oberkiefer, *u* Unterkiefer, *ba* Barteln, *tu* Zunge.

1. *Zeuglodonten*, tertiäre, ausgestorbene Tiere mit heterodonter Bezahnung. 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 Plattnägel 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 Lemuroideen 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* $\frac{1}{1}\frac{0}{0}\frac{1}{0}\frac{3}{3}$ *Lemur* $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$) 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 alttertiären *Pachylemuriden* stehen den ursprünglichen Säugetieren, daher auch den *Creodontien* und *Insectivoren* sehr nahe durch die große Zahl der Zähne, besonders der Schneidezähne: *Pelycodus* $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$, *Adapis* $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$. 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 — Plattnägel 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 *Catarhinen* eine größere dorsale und eine kleinere ventrale, bei *Platyrhinen* 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 *Platyrhinen* hat es die Formel $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$; daraus läßt sich durch Rückbildung eines Molaren das Gebiß der *Krallenaffen* $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{2}{3}$, durch Rückbildung eines Prämolaren das Gebiß der *Catarhinen* und des *Menschen* $\frac{3}{2}\frac{1}{1}\frac{2}{2}\frac{3}{3}$ ableiten. Doch besteht eine Tendenz zur Variabilität, welche darin zum Ausdruck kommt, daß beim *Menschen* und *Chimpanse* der dritte Molar (Weisheitszahn) in Rückbildung ist, während beim *Orang* oft ein vierter hinzutritt. Überall tragen die Backzähne auf der Mahlfläche 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 *Beutelratten*, 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 Völkerschaften nur sehr mangelhaft erhalten. Daher rührt die selbst jetzt noch vielfach beibehaltene 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. 588 *B*) 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 functionelle Eigentümlichkeiten.

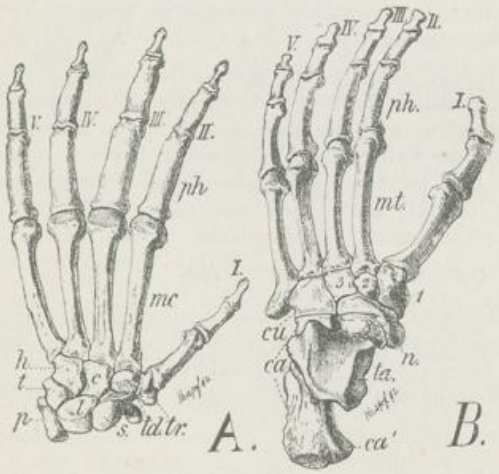


Fig. 588. Hand- (*A*) und Greiffuß (*B*) des *Gorilla*. *I—V* die 5 Finger und Zehen; *ph* die Phalangen, *mc* Metacarpen, *mt* Metatarsen. Carpus: *tr* Trapezium, *td* Trapezoid, *c* Capitatum, *h* Hamatum, *s* Scaphoid, *l* Lunatum, *t* Triquetrum, *p* Pisiforme. Tarsus: *ta* Talus, *ca* Calcaneus, *ca'* Calx desselben, *n* Naviculare, *cu* Cuboid, *1—3* die drei Cuneiformia.

I. Unterordnung. *Platyrhinen*, Affen der neuen Welt, beide Nasenlöcher durch eine breite Scheidewand getrennt, so daß sie nach außen schauen, Gebiß $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{3}{3}$, das Tympanum verlängert sich nicht in einen äußeren knöchernen Gehörgang. *Cebiden*, Rollaffen, mit langem, meist einrollbarem Greifschwanz: *Mycetes niger* Geoff., Brüllaffe. *Cebus Capucinus* L. — Eine sehr abweichende Gruppe bilden die *Hapaliden* oder Krallenaffen mit der Zahnformel $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{2}{2}$, 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 $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{2}{2}\frac{3}{3}$; 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 geringere Beweglichkeit und Kürze der Großzehe (kein Greiffuß), Entwicklung einer articulierten 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 Descendenztheorie 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 *Primaten* bisher eine wenig ergiebige gewesen. Am meisten Aufsehen hat ein Fund im oberen Pliocän 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 gewisse in Höhlen gefundene, wahrscheinlich diluviale Menschenreste (der mit Unrecht lange Zeit für pathologisch erklärte „*Neanderthaler*", die Schädel von La Naulette, von Spy in Belgien, der sog. Schipkakiefer, vor allem die reichen Funde von Krapina in Kroatien etc.). Sie gehörten Menschen an, welche vermöge der geringen Kapazität ihres Schädels, des pithecoiden Charakters ihrer Bezahnung und Kieferbildung den Affen näher standen als die niedersten jetzt lebenden Menschenrassen, so daß die Unterscheidung einer altertümlichen, den Affen sich nähernden Menschenart, des *H. primigenius* Schwalbe, immer mehr Anhänger findet.

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 Kiemenspalten, 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, contractile 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.

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 Function 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 Lauf 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 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 **Anamnien** 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 verknöchertes 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 Unterordnungen: *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, Kasuare, 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 (Bewurzelung, 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. Der Urogenitalapparat ist durch den Damm vom After getrennt, 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 *Proboscidier*, die krallentragenden, meist kleinen *Rodentien.*

50. Teils herbivor, teils insectivor sind die mit Flughäuten (Patagium) 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 (*Platyrhinen*), Affen der alten Welt (*Catharhinen*) und Menschen (*Anthropinen*).