Herrn Goesslich
m. d. Dank
d. W. F. G.

Senckenbergiana biol. | 50 | (5/6) | 433—471 | Frankfurt a. M., 28. 11. 1969

Die Entstehung des Vertebraten-Kopfes, ein phylogenetisches Modell.

Von

WOLFGANG FRIEDRICH GUTMANN,
Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main.

Mit 13 Abbildungen.

1. Einleitung. 433
2. Die Promorphologie der Wirbeltiere. .. 440
3. Das Cephalogenese-Modell. 442
4. Diskussion. 457
5. Zusammenfassung. 466
6. Schriften. 467

Übersicht.

Im Anschluß an die „Wurm-Theorie", die die Chordaten von metameren Antezedenten herleitet, wird eine kontinuierliche phylogenetische Konzeption für die Genese des Vertebraten-Kopfes geboten und zu den morphologischen Sachverhalten in Beziehung gesetzt. Das weitgehend neue Cephalogenese-Modell überbrückt den Gegensatz zwischen metamerer und ametamerer Kopf-Deutung.

1. Einleitung.

Die Frage, wie der Vertebraten-Kopf entstanden sei und welche Strukturen in ihm als phylogenetisch alt und welche als neu angesprochen werden müssen, ist eines der bedeutendsten Probleme der vergleichenden Anatomie; es ist gleichzeitig eines der wichtigsten ungelösten, für das es jedoch viele Lösungsvorschläge gibt.

Die vorliegende Schrift ist Teil eines Versuches, die Chordaten-Phylogenie zu rekonstruieren. Der Verfasser glaubt zwingend nachweisen zu können, daß die allgemein bekannten morphologischen und funktionellen Sachverhalte des Chordaten-Bereiches in ganz anderer Weise und vor allem sehr viel eingehender phylogenetisch interpretiert werden müssen, als dies bisher geschah. Der Verfasser hat das Ergebnis der Bemühungen, eine andere Lesart für die Evolution der Deuterostomier aufzuzeigen, als „Wurmtheorie" bezeichnet. In ihr werden nur bekannte morphologische Sachverhalte verwendet und in einen neuen historischen, d. h. evolutiven Zusammenhang gebracht. Das hier gebotene Cephalogenese-Modell ist eine Erweiterung der „Wurmtheorie", durch die auch der Komplex funktioneller und morphologischer Sachverhalte des Vertebraten-Kopfes in den Rahmen der Chordaten-Phylogenie einbezogen wird.

Trotz des hypothetischen Gehaltes, der sich nicht wegdiskutieren läßt, ist das Ziel auch der vorliegenden Schrift ein praktisches. Es soll nämlich der Ansatz für eine auch funktionell haltbare Neuinterpretation der Gegebenheiten im Kopf der niederen Vertebraten entwickelt werden. Der Versuch, durch eine immer genauere Erfassung der ontogenetischen Sachverhalte eine Lösung zu finden, erscheint angesichts der 3- bis 4-fach-Bearbeitungen gleicher Objekte wenig erfolgversprechend. Daher dürfte eine erneute Diskussion der morphologischen und funktionellen Grundlagen angebracht sein. Es existiert bisher keine wirklich kontinuierliche Vorstellung für die Entstehung des Kopfes der Vertebraten, in der alle Bau-Abwandlungen als morphologisch kontinuierlich und auch funktionell sprunglos aufgezeigt sind. Allmähliche Abwandlungen bei entsprechendem Funktionswechsel müssen wir aber für alle phylogenetischen Abläufe voraussetzen. Es fragt sich, ob nicht das Problem der Kopf-Entstehung durch eine strikt phylogenetische Behandlung der Lösung nähergebracht werden könnte. Das Kriterium für die Stichhaltigkeit des nach diesen Voraussetzungen entwickelten Modells sollte darin bestehen, daß sich einerseits die schon bekannten Sachverhalte in einen kohärenten Zusammenhang einbringen lassen, andererseits aber entscheidbare Fragen und Probleme sich ableiten lassen, womit der heuristische Wert der Vorstellung nachgewiesen wäre. Der Verfasser hofft, daß das im Folgenden entfaltete Cephalogenese-Modell diesen Anforderungen gerecht wird.

Die im Schrifttum niedergelegten Ansichten zur Entstehung des Vertebratenkopfes, die STARCK (1963) und WEDIN (1949, 1955) erst kürzlich zusammengefaßt haben, lassen sich in zwei Grundkonzeptionen darlegen: der Segment-Theorie und der Ametamerie-Interpretation. Beide stehen bis heute weitgehend unvermittelt nebeneinander.

1.1 Die Segment-Theorie.

Die Segment-Theorie behauptet, der Kopf stelle einen segmental gegliederten Körper-Bereich dar. Die Branchial-Nerven werden als dorsale Spinal-Nervenwurzeln gedeutet; die in der Ontogenese auftretenden Kopfhöhlen als Myomere. Im allgemeinen wird eine Entsprechung von Kiemenbogen-Gliederung (Branchiomerie) und Körpersegmentierung (Myomerie) gefordert, Branchiomerie und Metamerie/Myomerie werden also gleichgesetzt (Abb. 1).

Die Segment-Theorie wurde und wird von einer großen Zahl von Autoren vertreten, von denen nur einige genannt werden können: BALFOUR 1878, DOHRN 1875, NEAL 1896, 1918, SEWERTZOFF 1898, 1931, GOODRICH 1958, DE BEER 1937 u. a.

Gegen die Segment-Theorie werden von Seiten der Ametamerie-Konzeption (Abb. 2) gewichtige Einwände vorgetragen. So läßt sich die seriale Homologie von Branchial-Nerven und dorsalen Spinal-Nervenwurzeln des Körper-Bereiches nicht sichern; die Austrittsstellen am Neuralrohr sind verschieden (STARCK 1963) (Abb. 3).

Die Gleichsetzung von Kopfhöhlen und Somiten kann nicht als gesichert gelten. Nicht nur fehlt wie im Rumpf eine klare Trennung zwischen Myomer und Seitenplatte, es gibt auch keine kontinuierliche Überleitung aus der Myomerie des Rumpfes in die Kopfhöhlen-Gliederung des Kopfes.

Die Deutung der Kopfhöhlen als Somiten hat durch die Arbeiten WEDINS einen schweren Schlag erlitten. WEDIN (1955) konnte im vorderen Kopf-Abschnitt Somite nachweisen, die nicht in Beziehung zu den Kopfhöhlen stehen und noch vor deren Ausbildung aufgelöst wurden.

Die Segment-Theorie hat auch Schwierigkeiten, die hinteren Branchial-Bögen in das Metamerie-Schema einzufügen. Über den hinteren Kiemenbögen liegen die Myomere samt metameren Spinalnerven noch vor, von einer Beziehung zu den Branchialbögen und ihren Nerven (Vagus) ist aber nichts zu bemerken (GIERSBERG & RIETSCHEL 1967).

Auch die Annahme, die Kiemenbogen-Gliederung (Branchiomerie) entspreche der Rumpf-Gliederung (Myomerie), läßt sich nicht leicht begründen. Zwar wird immer wieder eine numerische Übereinstimmung von Kopfsomiten und Kiemenspalten, bei *Branchiostoma* eine vorübergehende Entsprechung mit Coelomsegmenten behauptet. Aber gerade *Branchiostoma* zeigt trotz der zweifelhaften numerischen Übereinstimmungen von Myomerie und Branchiomerie bei der Larve die völlige Beziehungslosigkeit beider Gliederungen. So werden in der Ontogenese zuerst die Coelomsegmente im Seitenplatten-Bereich aufgelöst, dann

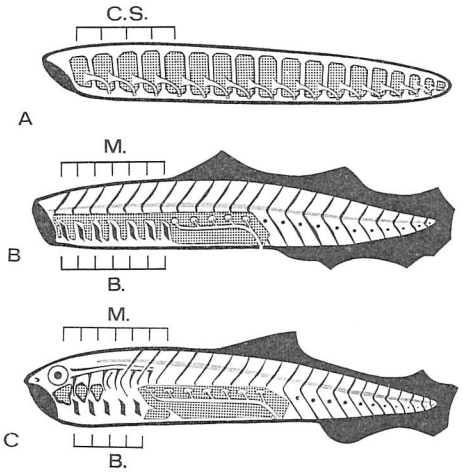


Abb. 1. Einfache Segment-Theorie (GOODRICH, DE BEER u. a.).

A. Metamerer Chordaten-Vorläufer (CS = Segmentierung).

B. Chordat: Branchiomerie (B) und Myomerie (M) entsprechen einander. Nieren von Metanephridien hergeleitet.

C. Vertebrat. Der Kopf ist aus dem metameren System entstanden: die Kopfhöhlen (gerastert) sind Somite, die Branchialnerven dorsale Spinalnerven-Wurzeln.

Problematische Punkte:

Entsprechung von Myomerie und Branchiomerie nicht belegt und nicht begründet. Inhomologien von Somit und Kopfhöhle sowie von Spinal- und Branchialnerven nicht beachtet.

Metamerie-Schema gestattet keine Überleitung vom Hinter-Kopf in den Rumpf. Daß die Ontogenese den Ablauf der Kopfentwicklung in nicht rekapitulatorischer Manier abgewandelt haben dürfte, wird nicht in Betracht gezogen. Eine Vorstellung für die Entstehung der Hemichordaten fehlt.

erst treten die Kiemenspalten auf. Die Branchiomerie weicht der Myomerie geradezu aus. Zudem zeigt das adulte *Branchiostoma*, daß die Spinalnerven-Gliederung der Branchiomerie nicht entspricht und die nervöse Versorgung durch distale branchiomere Aufspaltung der dorsalen Spinalnerven-Äste gesichert wird. Aus den aufgeführten Gründen kann der Schluß gezogen werden, daß Branchiomerie und Myomerie funktionell different sind und ursprünglich keinerlei morphologische Verquickung miteinander zeigen.

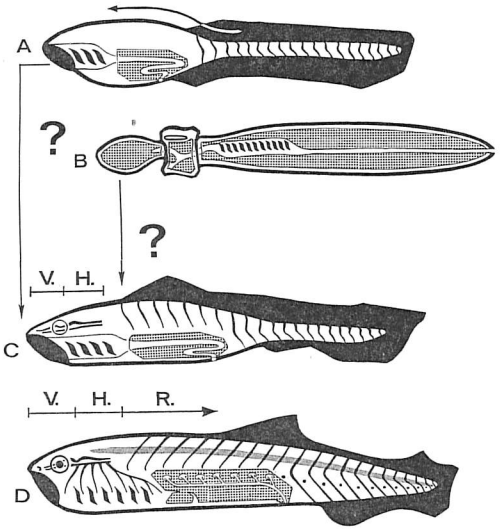


Abb. 2. Ametamerie- und Larvenschwanz-Theorie (Dart, Veit, Starck).

A. Tunicaten-Larve als Ausgangspunkt der Chordaten-Evolution?

B. Hemichordat als Ausgangspunkt der Chordaten-Evolution?

C. Myomere des Schwanz-Abschnittes wandern nach vorne über den Rumpf. Der Kopf bildet sich rostral aus. V = Vorder-Kopf (bezogen auf große Kopf-Sinnes-Organe), H = Hinter-Kopf (branchialbezogen), R = myomerer Rumpf.

D. Vertebrat; Kopf ametamer, branchiomerer Körper-Abschnitt vor dem myomeren Rumpf. 3-Gliederung des Körpers (Starck).

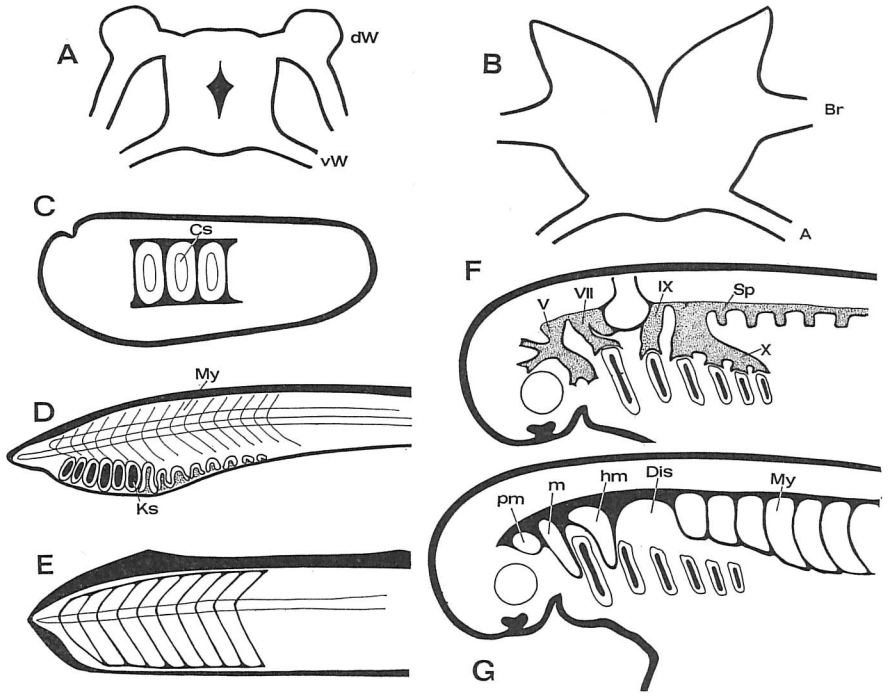
Problematische Punkte:
Unklarheit über Chordaten-Vorläufer (Tunicaten-Larve oder Hemichordaten). Die Kopf-Situation ist zutreffend (ametamer) beschrieben aber phylogenetisch nicht kontinuierlich hergeleitet.

▶

Abb. 3. Die Homologie-Beziehungen im Bereich des Vertebraten-Kopfes.

A. Querschnitt durch das Rückenmark im Rumpf-Bereich.

B. Querschnitt durch die Medulla oblongata (dw = dorsale und vw = ventrale Wurzel des Spinalnerven; Br = Branchialnerv, A = Augen-Muskel-Nerv). Die Segment-Theorie sieht eine Homologie zwischen dorsaler Wurzel und Branchialnerv und



ventraler Wurzel und Augen-Muskel-Nerven. Diese Homologie ist wegen des verschiedenartigen Austritts der dorsalen Spinalnerven-Wurzeln und des Branchialnerven nicht haltbar; die Inhomologie von Branchialnerven und dorsalen Spinal-Nerven-Wurzeln liegt der Kopfdeutung dieser Schrift zugrunde.

C. Keim von *Branchiostoma* (Cs = Coelomsegmente, My = Myomere, Ks = Kiemenspalten).

D. Larve von *Branchiostoma* mit einer Kiemenreihe. Die Segment-Theorie setzt Coelom-Segmentierung, Myomerie und Branchiomerie gleich. Die Homologie von Myomerie und Coelom-Segmentierung liegt der hier entwickelten Deutung zugrunde. Die Übereinstimmung von Myomerie und Branchiomerie ist nicht begründbar.

E. Schema des Vorderendes von niedersten Chordaten. Die Chorda reicht ebenso wie die Myomerie bis zum Rostral-Ende. Die Kiemenspalten traten erst nach den Myomeren auf. Dies ist ein wichtiger Punkt der Wurmtheorie und des Cephalogenese-Modells.

F. und G. Schema der Kopfgliederung (nach Vorlagen von Selachiern nach Goodrich).

F. Die Nerven-Anlagen des Kopf-Abschnittes (V = Trigeminus, VII Facialis, IX = Glossopharyngeus, X= Vagus). Die Branchiomerie-Gliederung der Kiemen-Nerven ist deutlich und der disharmonische Übergang in die Spinalnerven-Gliederung (Sp = Spinalnerv). Dennoch behauptet die Segment-Theorie eine Entsprechung.

G. Die Kopfhöhlen (pm = Prämandibular-, m = Mandibular-, Hm = Hyomandibular-Höhle) werden als Somiten gedeutet und damit den Rumpfmyomeren (My) gleichgesetzt. Diese These der Segment-Theorie steht der disharmonischen Überleitung von den Myomeren in die Kopfhöhlen, der Nichtentsprechung von hinteren Kiemenspalten und Myomeren entgegen (Dis). Die vorliegende Theorie geht von der Inhomologie von Kopf-Höhlen und Somiten und Branchiomerie und Myomerie aus.

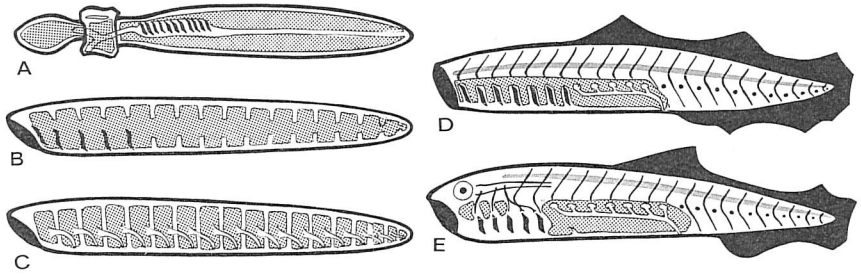


Abb. 4. Überleitung aus der Oligomerie-Theorie in die metamere Kopfdeutung (Siewing 1967).

A. Hemichordat als Chordaten-Vorläufer postuliert; Branchial-Apparat schon vor Myomerie ausgebildet.

B. Metamere Chordaten-Vorläufer. Das einheitliche Coelom wird in metamere Abschnitte zerlegt, die Metamerie paßt sich der Branchiomerie an.

C. Segmentierter Chordaten-Vorläufer mit Metanephridien (die behauptete Branchiomerie ist nicht eingezeichnet).

D. Chordat: Myomere Muskeln und einheitliche Leibeshöhle sind ausgebildet; die metameren Metanephridien zum Ur-Nieren-Kanal verschmolzen.

E. Vertebrat. Der Kopf hat die vorderen Myomere unterdrückt; die Kopfhöhlen werden als Somiten gedeutet.

Problematische Punkte:

Fehlende Erklärung für die Metamerisierung des Coelom-Raumes; fehlender Beleg und Erklärung für Entsprechung von Myomerie und Branchiomerie; Entstehung der Kiemenspalten in einem funktionierenden Hydroskelett behauptet, Nichtbeachtung der Inhomologiebelege für „Kopfsegmente, Somite und Branchialnerven".

Kürzlich hat Siewing (1967) versucht, aus der Oligomerie-Konzeption für die Coelomaten-Entstehung eine Überleitung zu den Vertebraten und ihrer Kopfgliederung zu finden. Diese Theorie (Abb. 4) beruht auf der Annahme, das Coelom sei ursprünglich oligomer gegliedert gewesen. Die funktionsmorphologischen Einwände (Gutmann 1967 e) gegen das Postulat einer Metamerisierung beachtet Siewing nicht, und leitet ganz in Entsprechung zur Metamerie-Theorie den Kopf von einem metamer-branchiomer gegliederten Körperabschnitt, ohne Beachtung der Befunde Wedin's und der Homologie-Diskussion Starck's (1963), ab.

1.2 Die Ametamerie-Interpretation.

Die ametameren Kopf-Interpretationen (Starck 1955, 1963, Veit 1947, Wedin 1949, 1955) zeichnen sich dadurch aus, daß sie die morphologischen Sachverhalte und vor allem die ontogenetischen Abläufe eingehender behandeln als die Segment-Theorie. Während nun die „Segment-Theorie" in gewisser Hinsicht und trotz der morphologischen Unstimmigkeiten einen leichteren Anschluß an die Vertebraten-Vorläufer gestattet, bietet die ametamere Kopf-Interpretation

eine zutreffendere Deutung für die Kopf-Konfiguration an der Vertebraten-Basis, erschließt aber die tiefgreifende Umgliederung (Starck 1963) bei der Kopf-Entstehung an der Vertebraten-Wurzel nicht.

Die größte Schwierigkeit der Ametamerie-Konzeption besteht darin, daß sie keinen überzeugenden Anschluß der Vertebraten an die niederen Chordaten und die ursprünglichen Coelomaten aufzeigen kann. Die Ametamerie-Theorie geht davon aus, daß der Kopf primär ametamer angelegt ist; d. h. die Kopforgane, Sinnesorgane, Gehirn, Kiemen und Branchialnerven entsprechen nicht der Myomerie des Körpers. Sie sind als rostrale Neubildung entstanden (Dart 1924, Veit 1947, Starck 1963 u. a.).

1.3 Zusätzliche Gesichtspunkte.

Bevor eine neue Ordnung der Sachverhalte versucht wird, ist Kritik an einer Teilinterpretation zu üben, die Eingang in wohl alle Kopf-Theorien gefunden hat, nämlich an der Deutung der Branchialmuskeln als Darm-Muskel-Derivate. Gegen diese These, die Schneider (1879) als erster vertrat, steht, daß *Branchiostoma* keine Branchialmuskeln besitzt und daß in einem niederen Chordaten mit *Branchiostoma*-ähnlichen Kiemenbögen (Branchiocoel) Muskeln sinnlos gewesen wären. Es gibt auch keinen Hinweis darauf, daß Muskeln des Oesophagus sich nach vorne geschoben und die Kiemenspalten übersprungen haben könnten, eine Annahme, die recht schwierig wäre. Es ist im folgenden zu prüfen, ob es eine mögliche Derivation der Branchialmuskeln von somatischen Muskeln gibt.

Diese Denkmöglichkeit wird durch die morphologischen Sachverhalte unterstützt. Im Kopfbereich sind die Somiten nicht klar von der Seitenplatte getrennt. Die fast von allen Autoren auf Myomere zurückgeführten Augen-Muskeln und die Branchialmuskeln entstehen aus der Wand der Kopfhöhlen und sind nicht voneinander geschieden. Dies hat Dohrn (1896) zu der Ansicht geführt, die Augen-Muskeln seien Visceral-Muskeln. Dem ist hier die näherliegende Möglichkeit entgegenzusetzen, die Myomere seien in ventral abgegliederte Visceral-Muskeln und dorsale, stark abgewandelte, Augen-Muskeln zerlegt worden.

Die Annahme, der Kopf sei schon bei den Vertebraten-Vorläufern völlig ametamer gewesen, widerspricht der Tatsache, daß niedere Coelomaten bei der Fortbewegung den gesamten Körper schlängelnd oder in der Peristaltik einsetzen. Auch *Branchistoma* schlängelt beim Schwimmen mit dem gesamten Körper. Der Einsatz des gesamten Körpers ist dadurch erzwungen, daß die wenig straff beweglichen, leicht verformbaren Hautmuskelschläuche keine Übertragung der Zugkraft auf begrenzte Antriebsorgane (wie Flossen) gestatten; sie müssen beim Antrieb die Muskelkraft im Bereich ihrer Erzeugung verbrauchen. Selbst das Chorda-Myomeren-System von *Branchiostoma* ist durch Sklerocoele aufgelockert und nicht straff genug beweglich, um eine wirkliche Schwanzflosse und einen steifgestellten Kopf möglich zu machen.

Wenn aber ein funktioneller Zwang besteht, daß die Chordaten-Vorläufer und auch die niederen Chordaten des Acranier-Niveaus mit dem gesamten Körper schlängeln mußten, so ergibt sich daraus zwangsläufig der Schluß, daß die von den Anforderungen des Bewegungsapparates bestimmte Metamerie und Myomerie den Körper der Wirbeltier-Vorläufer auf der ganzen Länge gegliedert haben und auch den Kopf-Abschnitt einbegriffen haben müssen.

Damit ist der Ausgangspunkt der Überlegungen gegeben und gleichzeitig das Dilemma. Der Segment-Theorie muß im Metamerie-Ansatz der Derivation des Vertebraten-Körpers von einer metameren Vorläufer-Konstruktion zugestimmt werden, während man die von ihr als Beleg herangezogenen Strukturen, die Kopfhöhlen, als irrelevant (d. h. nicht-metamer) zurückweisen muß. Gleichzeitig sind die Homologie-Aufweise der Ametamerie-Konzeption zu akzeptieren, das Postulat eines ursprünglich vollkommen ametameren Kopfes, das dieser Konzeption zugrunde liegt, muß aber in Abrede gestellt werden.

Die Aufgabe des folgenden Kontextes besteht also darin, die Entstehung des ametameren Kopfes in einer metameren (myomeren) Vorläufer-Konstruktion zu erklären. Der grundsätzlich ametamere Kopf müßte sich unter Einbeziehung branchiomerer Organe im myomer gegliederten vorderen Körperbereich gebildet haben.

Es wird nun versucht, ein kontinuierliches phylogenetisches Modell zu formulieren, das widerspruchsfrei zu den morphologischen Sachverhalten steht, aber möglichst alle einbezieht. In dem Modell müssen, wie in allen promorphologischen Versuchen des Verfassers, die dem Grundgedanken des „organic design" entsprechen, funktionelle Erklärungen für alle morphologischen Abwandlungen geboten werden. Den Ausgangspunkt bietet die „Wurmtheorie".

2. Die Promorphologie der Wirbeltiere.

2.1 Die „Wurmtheorie" für die Chordaten-Evolution.

Nach der in den letzten Jahren in mehreren Artikeln eingehend dargestellten „Wurmtheorie" stammen die Chorda-Tiere von wurmartigen Vorläufern ab. Diese waren typische Coelom-Tiere, deren Leibeshöhle eine Flüssigkeitsfüllung besaß, um die sich der (Haut-)Muskelschlauch legte. Die Bewegung einer solchen Tier-Konstruktion, die Hautmuskelschlauch oder neuerdings Hydroskelett genannt wird, kommt dadurch zustande, daß die Muskeln die Flüssigkeit verformen. Die Vorfahren der Chorda-Tiere dürften schlängelnd-schwimmende Würmer gewesen sein, deren Coelom segmentiert war. Im Darmdach bildete sich ein Stab turgeszenter Zellen aus, der dazu beitrug, das schlängelnde Tier längenkonstant zu halten. Dieser Zellstab wurde, als er sich vom Darm trennte, zur Chorda. Die Muskeln des Schlauches bildeten sich zu dicken Längsmuskelpaketen um. Diese wirkten, je dicker sie wurden, immer weniger auf die Flüssigkeitsfüllung, dafür mehr auf die Chorda-Achse ein. Die Scheidewände zwischen den Coelomsegmenten, die Dissepimente, dienten als Einrichtungen, die die Zugkraft der Muskeln auf die Skelett-Achse übertrugen. Die Metanephridien, die die Coelom-Räume der Wurm-Vorfahren reinigten, wurden bei den Chorda-Tieren zu metamer-myomeren Pronephroskanälen umgewandelt. Die Ausführgänge jeder Seite verschmolzen zu Ur-Nierenkanälen. Muskeln der Körperwand legten sich um diese Kanäle und trieben durch Peristaltik den Harn aus. Die hier skizzierten Beziehungen sind sehr eingehend und unter Einbeziehung der wesentlichen morphologischen Strukturen in einer Reihe von Schriften dargelegt (Gutmann 1966 b, c, d, 1967 b, c, d, 1968 b, 1969 a, b). Erst ihre Lektüre macht das hier Entfaltete voll verständlich.

2.2 Das Acranier-Stadium.

Erst als das Hydroskelett zurückgebildet und auch die Dissepimente um den Darm reduziert waren, entstanden in der Körperwand des rostralen Abschnittes die Kiemenspalten, die als Reusen-System der Nahrungsaufnahme dienten. Es gibt keine funktionellen Gründe für eine Übereinstimmung in der Gliederung des Reusensystems und den zugübertragenden Strukturen des Muskel-Apparates.

Branchiostoma, das Lanzettfischchen, vertritt ein niederes Chordaten-Niveau. An die wurmartigen Vorläufer erinnert in der Embryonal-Entwicklung, daß vollständige Coelomsegmente auftreten, aus deren Wänden sich die typischen Myomere (Muskelblocks) der Chordaten ausbilden. Selbst beim erwachsenen Lanzettfisch bleiben kleine metamere Restcoelome in den Myomeren erhalten: die Sklerocoele. Der Kiemenkorb des Lanzettfischchens ist sehr einfach ausgebildet; die Kiemenbögen besitzen jeweils einen Coelomhohlraum.

In den wichtigsten Baueigenheiten kann *Branchiostoma* als Modell der Wirbeltier-Vorläufer dienen. Sicher sind der lange Kiemendarm mit der großen Zahl von Kiemenspalten und möglicherweise der Peribranchialraum Sonderbildungen, die man bei den Wirbeltier-Vorläufern nicht annehmen darf. Die „Kopflosigkeit" von *Branchiostoma,* die Tatsache, daß das Chorda-Myomeren-System bis zum Vorderende reicht, ist dagegen als ursprünglich anzusehen. Das Tier schlängelt mit dem gesamten Körper und entspricht darin den niederen Coelom-Tieren, die fast immer den gesamten Körper bei der Lokomotion einsetzen (Gutmann 1970).

Mit *Branchiostoma* läßt sich trotz der undeutlichen, immer wieder behaupteten anfänglichen zahlenmäßigen Übereinstimmung von Kiemenspalten und Somiten die These stützen, daß Myomerie und Branchiomerie differente Gliederungen darstellen. Die Kiemenbögen werden von Ausläufern der dorsalen Spinalnervenwurzeln versorgt, die aber nicht in das myomere Gliederungsschema des Körpers passen, sondern der viel engeren Branchiomerie sich angleichen.

In der Ontogenese wird zudem erst die Coelom-Metamerie im Seitenplattenbereich verwischt, bevor die Kiemenspalten durchbrechen (Hatschek 1882, Conklin 1932). Die Branchiomerie erscheint nicht nur später, sondern ist eine der Myomerie nicht entsprechende Gliederung. Wie im Schrifttum angesichts der V-förmigen Verzahnung der Myomere schon der Larven (siehe Pflugfelder 1963) immer wieder die Entsprechung der ersten Branchialspalten und der Myomere behauptet werden konnte, gehört zu den völlig unverständlichen Schematisierungen morphologischer Sachverhalte.

Wichtig ist *Branchiostoma* auch darin, daß keine wirklichen motorischen Spinalnerven ausgebildet sind (Flood 1966); zudem führen im Branchial-Bereich die „dorsalen" Wurzeln motorische Fasern. *Branchiostoma* dürfte also ein sehr frühes Evolutionsniveau repräsentieren, das vor der endgültigen Ausformung von getrennten motorischen und sensiblen Spinalnerven-Wurzeln lag.

Wenn hier die „kopflosen" Acranier als Repräsentanten einer vor den Vertebraten einzuordnenden Evolutionsphase angesehen werden, so ist damit nicht das Postulat verbunden, die niedersten Chordaten hätten keine rostralen Sinnesorgane und damit kein betontes physiologisches Vorderende gehabt. Es ist im Gegenteil wahrscheinlich, daß spezifische sensorische Einrichtungen vorgelegen haben. Diese könnten wie die Augen und sensorischen Strukturen der Evertebraten aufgebaut gewesen sein. Sie lassen sich nicht rekonstruieren. Es muß je-

doch abgestritten werden, daß bei den Vorläufern der Acranier vertebratenhafte Sinnesorgane wie Augen, Nase, Gleichgewichtsorgane bestanden haben. Diese Einrichtungen greifen tief in die Körperkonstruktion ein und sind architektonisch bestimmend. Da aber bei *Branchiostoma* das Myomerensystem bis zum Rostralende völlig intakt ist und die typischen Sklerocoele zeigt, so können keine architektonisch bedeutsamen Kopf-Sinnesorgane von Vertebraten-Charakter vorhanden gewesen sein. Wären solche Bildungen vorhanden gewesen, so würden sie Spuren, etwa Verdrängungen im Myomeren-System hinterlassen haben.

Die Hemichordaten, Enteropneusten und Pterobranchier können bei der Besprechung des Kopf-Problems außer acht bleiben. Diese grabenden und tubikolen Tiere lassen sich als früher Seitenast der Chordaten verstehen, der sich im Acranier-Niveau, also bevor ein Kopf auch nur im Ansatz gebildet war, von dem zu den Vertebraten weiterführenden Zweig trennte (GUTMANN 1966, 1967b, c, 1969).

In Anpassung an die grabende Lebensweise bildeten die Hemichordaten Rüssel und Kragen aus, während der hintere Körperbereich zu einem wenig aktiven unpassiv nachgezogenen Teilbewegungsapparat abgewandelt wurde. Die spezielle Ausgestaltung des Vorderendes der Hemichordaten kann nicht als Kopfbildung angesehen werden.

3. Das Cephalogenese-Modell.

Der Kopf der Wirbeltiere liegt rostral und ist ein Körperbereich, der nicht (mehr) in die Schlängelbewegung einbezogen wird. Von der „Wurmtheorie" her muß gefordert werden, daß dieser Abschnitt seine Beweglichkeit verlor und steifgestellt wurde (DAMAS 1944, GUTMANN 1966 d, 1967 c). Auf welche Weise dies geschah, soll in dem im folgenden formulierten Cephalogenese-Modell dargestellt und funktionell interpretiert werden.

3.1 Die Voraussetzungen der Cephalogenese.

Damit der Vertebraten-Kopf überhaupt entstehen, ja die Kopfbildung überhaupt nur beginnen konnte, mußten eine Reihe von Voraussetzungen gegeben sein. Die Sklerocoele auf der Innenseite der Myomere und die Branchiocoele mußten verfüllt werden. Ein durch Coelom-Räume ausgehöhlter und damit aufgelockerter Branchialkorb hätte kaum beweglich gestaltet werden können. Der Myomeren-Apparat hätte bei vorhandenen Sklerocoelen wegen dieser Auflockerung kaum die notwendige Effizienz der Schlängelbewegung erreichen können, um den Antrieb so weit am Hinterende zu konzentrieren, daß ein am Vorderende steifgestellter Kopf-Bereich auftreten konnte. Die Steifstellung des Kopfes hatte zudem zur Voraussetzung, daß eine knorpelige Versteifung auftreten konnte; diese wäre bei Auflockerung der Körperwand durch Sklerocoele im prospektiven Kopf-Bereich nicht denkbar. Erst durch die bindegewebige Verfüllung der Sklerocoele und Branchiocoele war die Festigkeit der Körperkonstruktion und der Mutterboden für die Entstehung von knorpeligen Skelett-Elementen gegeben.

Auch das Neuralrohr konnte sich mit seinen Ausstülpungen in Nase und Augen sowie mit den Auftreibungen der einzelnen Gehirn-Teile erst nach Verfüllung der Sklerocoele entwickeln. Eine Ausfaltung und Auftreibung in Sklerocoele hinein wäre mechanisch nicht möglich gewesen.

Bei der im folgenden als kontinuierliches Modell zu beschreibenden Kopf-Bildung sind folgende wichtige Komplexe von Abwandlungen zu unterscheiden:

a) die Ausbildung der rostralen Fernsinnesorgane mit den ihnen zugehörenden zentralen Nerven-(Gehirn-)Abschnitten;
b) die Verwandlung des Branchial-Apparates in einen mit Muskeln versehenen, knorpelig ausgesteiften Kiemenkorb;
c) die Verdrängung der Myomerie durch die großen Kopfsinnesorgane im Vorderkopf- und durch die Branchiomerie im Hinterkopf-Bereich;
d) die zunehmende Versteifung des rostralen Körper-Bereiches durch das sich entwickelnde Sklelett und die damit verbundene Reduktion der Myomere.

3.2 Die Entstehung des Vorderkopf-Abschnittes.

Man kann sich die Ausbildung des Vertebraten-Kopfes am einfachsten so vorstellen, daß vom Rostralende her das Myomeren-System samt seiner Verspannung durch die Myosepten aufgelöst wurde. Der rostrale Neuralrohr-Abschnitt wurde aus der dominierenden Myomeren-Gliederung freigesetzt. Daher konnte sich das Neuralrohr samt den Sinnesorganen des Kopfes und in Beziehung zu diesen vollkommen neu durchgliedern und das Gehirn bilden. Die notwendige Parallele dieser Umgestaltungen durch enorme räumliche Komplizierungen des Neuralrohres muß eine Versteifung durch knorpelige Skelettbildungen gewesen sein. Eine unversteifte Durchgliederung der weichen Organe des Kopfbereiches, in dem ja das durch die Chorda nur in der Längsachse versteifte Myomeren-System einen fest verspannten Komplex gebildet hatte, scheidet aus.

Im rostralen Körper-Bereich entstanden bei den niederen Vertebraten, die „aktiver" lebten als die Chordaten des Acranier-Niveaus, die Fernsinnesorgane Augen und Nase. Beide Organe sind Gehirnteile. Die Augen bildeten sich aus Ausstülpungen des rostralen Neuralrohr-Bereiches. Die Ausbildung der becherartigen Ausstülpungen wurde möglicherweise dadurch erzwungen, daß in der sich entwickelnden Vertebraten-Konstruktion die Körperwand dicker und lichtundurchlässiger wurde. Dadurch wurden lichtempfindliche Zellen des Neuralrohres zunehmend gegen Licht abgeschirmt. Die nach außen sich stülpenden Augenbecher brachten die photosensiblen Zellen wieder in eine Lage, in der genügend Licht auf sie fallen konnte.

Die Ausstülpung von Augenbechern geschah nach lateral und nach dorsal. Dies läßt sich durch die Verhältnisse bei allen Vertebraten mit Hinweis auf das Vorhandensein von vestigialen Dorsal-Augen belegen. Dabei kann die Frage, ob ein Paar Dorsal-Augen hintereinander oder nebeneinander vorlag, im hier entwickelten Modell ausgeklammert werden.

Das zuletzt von WALLS (1963) dargestellte und detaillierte Evolutions-Modell für die Entstehung der Augen und ihrer „Inversion" paßt sich zwanglos in das hier vorgelegte Cephalogenese-Modell ein.

Die Bedeutung der anfänglich bewegungslosen Augen lag darin, neben der Meldung von Gefahr die Einstellung des Tieres im Wasser, die Orientierung zur hellen Wasseroberfläche, zu sichern. Diese These läßt sich leicht mit Hinweis auf die Dorsal-Augen belegen, die vielleicht wie das Nauplius-Auge der Krebslarven die Orientierung im Raum, die Einstellung zur hellen Wasser-Oberfläche ermöglichten (JANDER 1966).

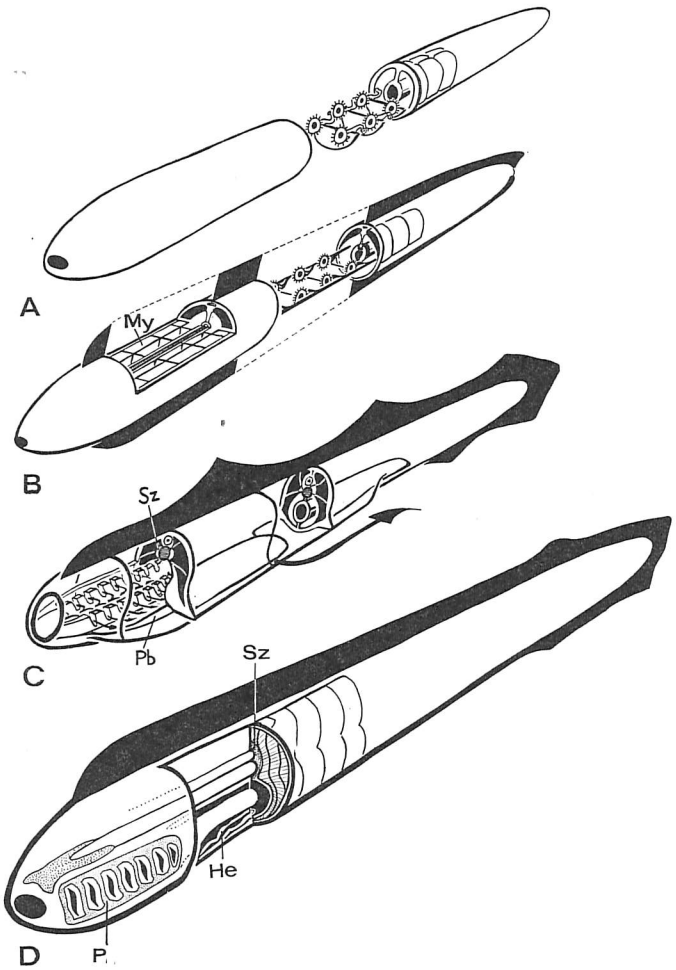


Abb. 5. Modell der Kopfentstehung. Anschluß an die „Wurmtheorie".

A. Metamerer Urcoelomat mit Metanephridien.

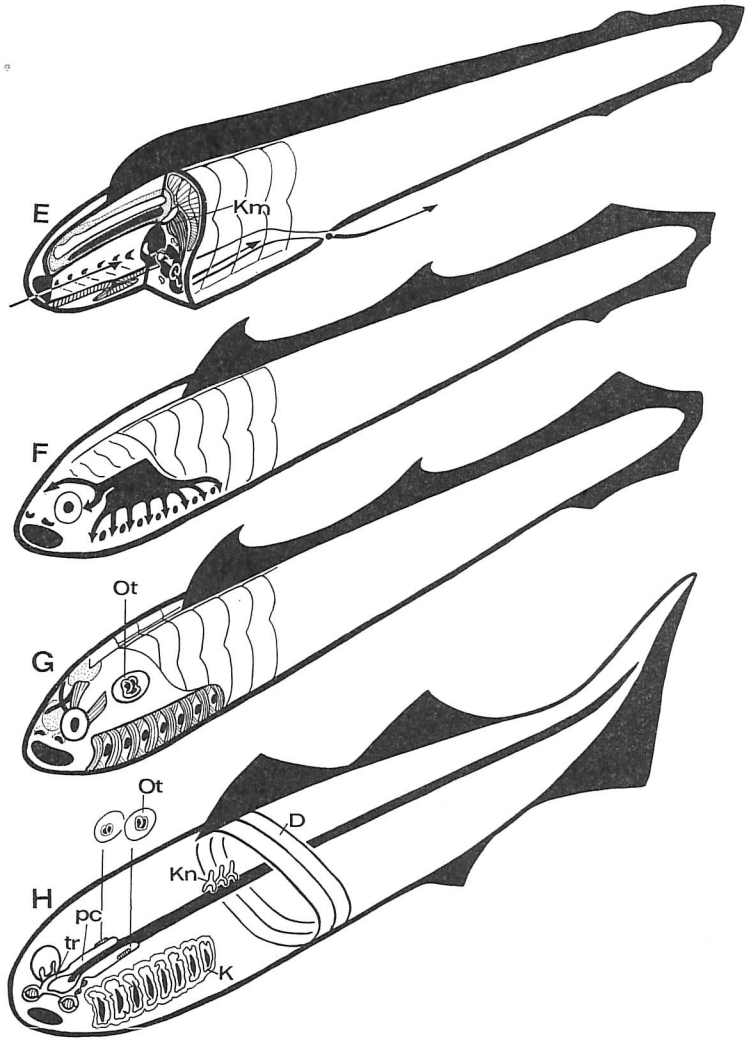
B. Ursprünglicher Chordat; entsprechend den Coelomsegmenten haben sich Myomere (My) ausgebildet.

C. Acranier-Stadium: Kiemenspalten sind ausgebildet. Die Myomere reichen bis zum Rostralende; sie sind in der Wand des Peribranchialraumes (Pb) über die Kiemenspalten hinweggezogen. In den Myomeren sind Sklerocoele (Sz), Resträume der Coelomsegmente, erhalten geblieben.

D. Anfang der Vertebraten-Entwicklung. Die Sklerocoele (Sz) und Branchiocoele (P) sind durch Bindegewebe verfüllt, Nieren, die das Blut von Exkretionsstoffen reinigen und leistungsfähiger Blutkreislauf mit Herz (He) sind ausgebildet.

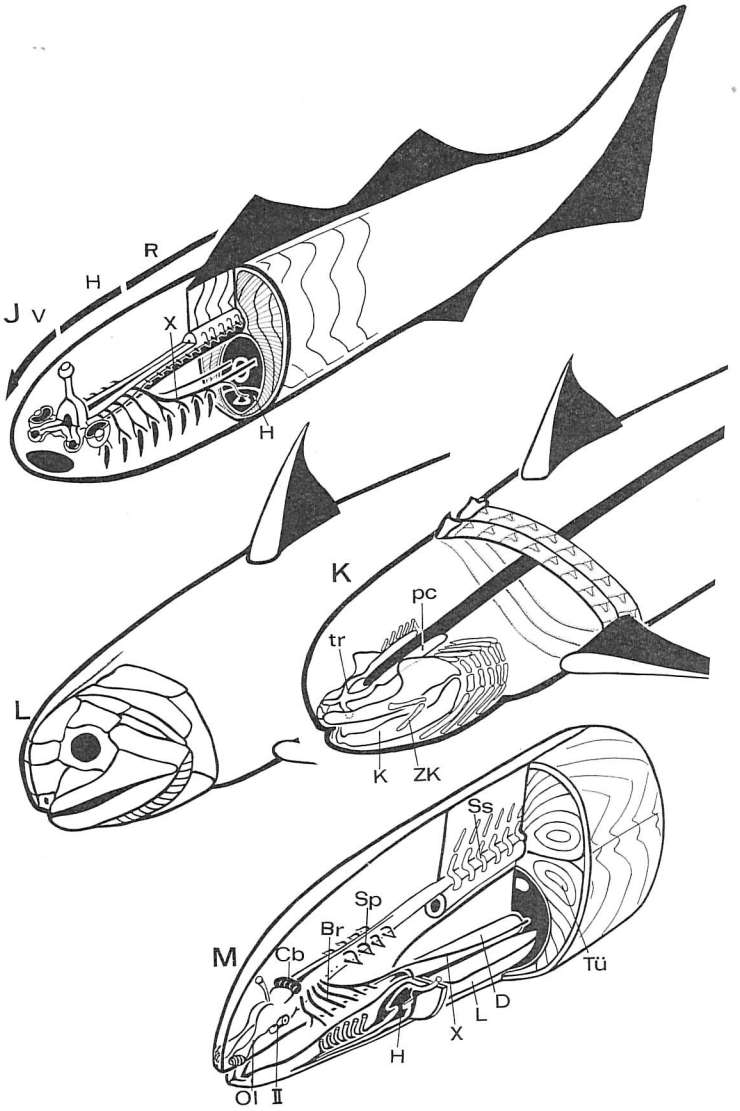
E. Myomeren-Flügel des Kopf-Bereiches greifen als Kiemen-Muskeln (Km) auf die Kiemenbögen über.

F. Die Myomere verfallen von rostral her der Reduktion; die ventralen Flügel, die auf den Kiemenkorb übergreifen, bleiben erhalten (Pfeile nach unten). Teile ordnen sich den Augen zu (Pfeile nach vorne).



G. Gleiches Stadium wie F. Die Myomere des Kopfes sind reduziert, Augen und Kiemen mit Muskeln versorgt, die Otikalkapsel (Ot) ausgebildet.

H. Agnathen-Stadium. Die Skelett-Elemente des Körpers sind dargestellt. Die Chorda (schwarz) bildet eine biegsame Längsversteifung, der erste Knorpel-Elemente (Kn) aufsitzen. Das Dermalskelett im Rumpf als ein System von Schuppenringen ist ausgebildet, versteift den Querschnitt (D). Knorpelige Spangen stützen die Kiemen (K). Der vordere Kopf-Abschnitt wird durch die Trabekel (tr) versteift; Knorpel-Kapseln für die Nase und ein Rahmen für die Augen liegt vor. Die Parachordalia (pc) als Versteifungen des Hinter-Kopf-Abschnittes liegen der Chorda an. Knorpelkapseln für die Labyrinth-Organe (Ot) sitzen ihm auf. Die Skelett-Elemente des Kopfes bilden keine Kapsel, sondern ein System von Streben.



I. Die Untergliederung des Vertebraten-Körpers in Vorder-Kopf (V) mit Nasen- und Augenorganen, Hinterkopf-Abschnitt (H) mit den branchiomer gegliederten Nerven und Rumpf (R). Die Darstellung deutet die Ableitung der Nase vom rostralen Neuralrohr-Abschnitt, der Augen aus dem Diencephalon an. Diese Organe entstanden viel früher in der durch die Modelle repräsentierten Abfolge. Der Vagus (X) hat sich nach caudal weit ausgedehnt und koppelt Kreislauf (Herz = H) und Darm mit dem Branchial-Zentrum des Gehirns (der Medulla).

K.-M. Gnathostomen-Niveau.

K. Skelettsysteme: Dermalskelett und Versteifung an der Basis des Hirns sind erhalten. der Branchialkorb ist in Skelettstäbe zerlegt, die hebelnd gegeneinander bewegt

werden. Einer der vorderen Bögen ist zum Kiefer-Apparat (K) geworden. Die Zungenknorpel (Zk) sind möglicherweise Reste eines prämandibulären Bogens, der im Übergang zu den Gnathostomen den Mundverschluß sicherte.

L. Der Kopf ist durch ein System von Dermalskelett-Platten versteift.

M. Die Gliederung des Kopfes ist vom Agnathen-Niveau her gleichgeblieben. Die Nase ist durch längere olfaktorische (Ol) Nerven mit dem Telencephalon verbunden; das Cerebellum (Cb) ist stärker entwickelt, die Branchialnerven sind eng zusammengerückt. Im Rumpf sind die komplizierteren vertüteten Myomere (Tü) und die Skelett-Versteifung (Ss) der Achse aufgetreten; (H = Herz, L = Leber, D = Darm, Br. = Branchialnerven, Sp = Spinalnerven, II = Opticus, X = Vagus).

Die zuerst unbeweglichen Augen gestatteten nur in einer solchen Anordnung einen zulänglichen Rundblick. Auch die Nase entstand rostral, in einem Bereich, in dem das Neuralrohr mit der Körperwand Kontakt hatte. Dort ausgebildete Chemorezeptoren wurden in Einsenkungen verlegt, hinter denen sich nervöse Zentren ausbildeten.

Da anfangs die Myomere des Kopfes noch weitgehend funktionstüchtig waren, mußten sich Nase und Augen nach vorne auswölben. Als aber im Verlaufe der Funktionsintensivierung von Nase und Augen auch die zugehörigen Gehirnteile eine Vergrößerung erfahren mußten, um die Sinnesempfindungen integrieren und auswerten zu können, wurde durch die Vergrößerung des rostralen Neuralrohr-Abschnittes das Myomeren-System mit seiner Myosepten-Verspannung immer weiter verdrängt. Die Reduktion der Myomere griff von vorne nach hinten über.

In der sich vergrößernden, nach vorne ausladenden Kopfbildung reichte die Versteifung durch die schmale Chorda nicht mehr aus. Eine Verfestigung wurde nötig. So bildeten sich im Bindegewebe unter dem in Entstehung begriffenen Vorderhirn-Abschnitt knorpelige Längsversteifungen, die Trabekel, aus, die sich rostral der Chorda angliederten. Weiter hinten, über den Branchialbögen traten die Parachordalia auf, die dem Achsenskelett geradezu „aufgeschuht" waren. Insgesamt entstand auf diese Weise synchron mit der Myomeren-Reduktion eine knorpelige Versteifung des Kopfes, die weniger eine Kapsel als vielmehr eine ventrale Längsversteifung unter dem Gehirn darstellte. Auch die Ausbildung von Nase, Augen (später die Ausgestaltung der Gleichgewichtsorgane) setzte knorpelige Versteifungen in Form von Kapseln voraus, da sich die „weichen" Nervenstrukturen ohne Versteifungen nicht hätten durchgliedern können.

Die in Reduktion begriffenen Myomere erhielten, bevor sie noch völlig verschwunden waren, neue Funktionen. Den Augen ordneten sich Myomeren-Teile zu, die, ebenso wie die sie versorgenden Nerven, ihre metamere Gliederung verloren. Die Myomere wurden zu Augen-Muskeln, die aber nicht mehr in metamerer Form funktionieren konnten.

Das „Beweglichwerden" der Augen kann man sich so vorstellen, daß die von innen an die Epidermis herantretenden Augen zuerst durch die in Rückbildung begriffenen Myomere des Kopf-Bereiches gelegentlich „ungewollt" mitbewegt wurden. Indem diese Bewegung aber darin Vorteile bot, daß sie Feinde oder Nahrung früher zu erkennen gestattete, konnte die Selektion angreifen und jede Verbesserung der Bewegungsmöglichkeiten und der Bewegungskoordination be-

vorzugen. In dem Moment, da die Lateralaugen beweglich wurden und einen größeren Bereich einzusehen vermochten, konnten die nur der Orientierung zur Wasseroberfläche dienenden Dorsal-Augen reduziert werden.

Die Sinnes-Informationen aus Nase und Augen konnten nur dann verwertet werden, wenn entsprechende zentralnervöse Zentren vorlagen. In Beziehung zu den genannten Sinnesorganen bildeten sich durch Auftreibung des Neuralrohres das Telencephalon als Riechhirn, dahinter in Beziehung zum Seh-Apparat Zwischenhirn und Mittelhirn aus. Diese Gehirn-Abschnitte wurden in dem Maße verstärkt gegliedert und vergrößert, in dem die Sehleistung verbessert wurde. Als das Bildsehen und die Beweglichkeit der Augen zustande kam, erforderte dies zwangsläufig eine entsprechende Differenzierung auch in den zugehörigen Gehirnteilen.

Im Verlaufe der Entwicklung wurde das Gehirn und mit ihm der Kopf-Bereich stark aufgetrieben. Dies hatte Folgen für die Augen-Muskeln, die dabei zu den Augen „hinschrumpften". Wenn man annimmt, daß vorher die Augen-Muskeln aus dem gesamten Myomeren-Verband des postorbitalen Abschnittes sich ausgebildet hatten, so mögen die Muskeln auch über die Mittellinie hinweg auf die Augen der Gegenseite eingewirkt haben. Dies wurde bei der Auftreibung des Kopfbereiches unmöglich. Diejenigen Muskeln, die über die Mittellinie hinweg gewirkt hatten, wurden zu den von ihnen bewegten Augen hingezogen, überkreuzten die dorsale Mittellinie und zogen den zugehörigen Nerven, den Trochlearis, mit sich. Dieser kreuzt bei allen Vertebraten dorsal über und versorgt die ihm zugeordneten Augen-Muskeln (M. obliquus superior) der Gegenseite.

Die Annahme, daß bei der Augenbewegung Muskelpartien über die Mittellinie hinweg wirksam wurden, ist nicht so absurd, wie sie zuerst erscheinen mag. Nicht nur bilden bei allen niederen Wirbeltieren die Myomere verspannte Gesamtsysteme, sondern gerade bei den Acraniern bestehen zugfeste Verbindungen, die schräg über die Mittellinie hinwegziehen. Solche zugübertragenden Strukturen gestatten das gekreuzte Wirksamwerden. Der Trochlearis dürfte sich in Beziehung zu einer solchen überkreuzenden Muskel-Bindegewebs-Bildung ausgeformt und sich dann allmählich zu dem Ort hinbewegt haben, auf den seine Zugkraft übertragen wurde.

3.3 Die Entstehung des Hinterkopf-Abschnittes.

Auch im hinteren Kopf-Bereich wurde im Verlaufe der geschilderten Abwandlungen die Myomerie gestört; die Derivate der Kopf-Myomere erhielten in Form von Augenbewegern und Branchial-Muskeln eine vollkommen neue Gliederung.

Das Beweglichwerden des Branchial-Apparates kann man sich so vorstellen, daß Muskeln, die vielleicht an der Seitenwand eines Peribranchialraumes lagen, auf die Kiemenbögen sich auflegten. Im Übergangsstadium mögen die Muskeln ein Suspensorium des Branchialkorbes gebildet haben. Aus der Haltefunktion konnte allmählich eine Möglichkeit der Deformation des Kiemenkorbes sich ergeben, die als Pumpbewegung nutzbar gemacht wurde, indem der elastisch-knorpelige Skelett-Apparat eine Konstringierung erfuhr und sich dann durch seine Elastizität wieder ausdehnen konnte. Es ist nun selbstverständlich, daß beim Übergreifen die Myomere abgewandelt und entsprechend den Anforderungen

der Kiemenbewegung neu zerlegt wurden. Hatten die Myomere des Kopf-Abschnittes in metamerer Gliederung die Schlängelbewegung ermöglicht, so konnten sie nur in branchiomerer Form den Anforderungen des Kiemen-Apparates gerecht werden.

Auch die Nerven mußten entsprechend den neuen Anforderungen ausgebildet werden. Man kann von einer Nerven-Konfiguration ausgehen, die Ähnlichkeiten mit der von *Branchiostoma* oder einem noch urtümlicheren Chordaten hatte, der noch keine motorischen Wurzeln und auch noch keine rein sensiblen dorsalen Wurzeln hatte. Während im Rumpf-Bereich, wo die Myomere komplizierter ausgestaltet wurden und am Achsenskelett versteifende Skelett-Elemente auftraten, die endgültigen Spinalnerven der Vertebraten sich ausbildeten, setzte sich im Hinterkopf-Bereich die branchiomere Gliederung durch. Die Branchialnerven entstanden also nicht aus Spinalnerven. Vielmehr gingen in die Branchialnerven Leitungselemente ein, die auch in den Spinalnerven zu finden sind. Dieser Schluß wird dadurch erhärtet, daß auch die Kolumnen-Gliederung des Neuralrohres mit ganz spezifischen Differenzierungen bis in den Hinterkopf-Abschnitt durchläuft; die nervösen Zuleitungselemente im Kopf und Rumpf dürften daher wenigstens teilweise übereinstimmen. Allerdings traten im Branchialapparat neue Rezeptoren auf, für die neue Leitungselemente entstanden, für die es keine Parallelen in den Spinalnerven gibt. Dadurch ergaben sich Unterschiede zwischen Branchialnerven und Spinalnerven, die also nicht homolog sind.

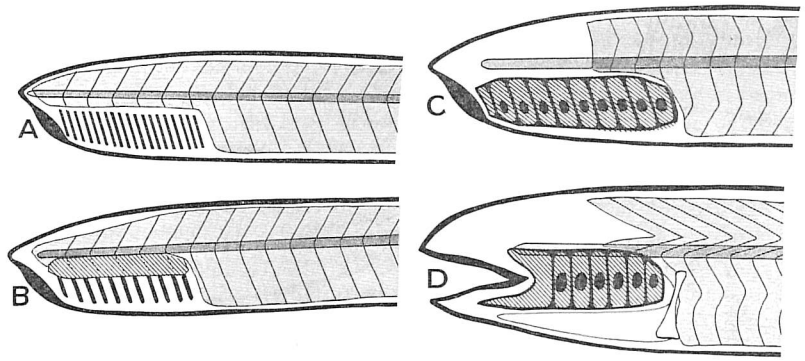


Abb. 6. Schema für die Entstehung des beweglichen Branchial-Apparates.

A. Acranier-Stadium. Die engen Kiemenspalten besitzen keine Muskeln; sie sind vom Coelom (Branchiocoel) ausgehöhlte Stäbe (Branchiocoel nicht dargestellt).

B. Übergang zu den Vertebraten. Im Branchial-Bereich bilden Teile der Stamm-Muskeln ein Suspensorium für den Branchial-Apparat.

C. Agnathen-Stadium. Die Teile der Stamm-Muskeln, die im vorhergehenden Stadium ein Suspensorium gebildet hatten, stellen einen Muskelmantel um den Branchial-Apparat dar, der durch elastische Knorpelstangen gestützt ist. Indem die Muskeln auf den Branchial-Apparat übergriffen, dehnte sich dieser nach caudal in den vorderen Rumpfbereich aus. Die Branchial-Muskeln sind deutlich gegenüber den Somiten abgesetzt.

D. Gnathostomen-Stadium. Der Kiefer ist ausgebildet.

Die Spinalnerven markieren die Intensivierung der Metamerie im Rumpfbereich durch eine stärkere Durchgliederung von Achsenskelett und Myomeren. Die Branchiomerie des Hinterkopf-Abschnittes erfaßte den Bereich, wo die Myomerie zerfiel. Die Kiemenspalten zerschnitten das Feld der Nervenbahnen dieses Körperabschnittes, indem sie sich mit der Myomeren-Reduktion nach dorsal ausdehnten.

In den Branchialnerven trat keine Differenzierung in dorsale und ventrale Wurzeln ein; die Branchialnerven treten seitlich aus dem Neuralrohr aus. Wenn im prospektiven Branchial-Abschnitt schon eine Gliederung in dorsale und ventrale Elemente vorhanden gewesen sein sollte, so wurde sie bei Neugliederung der Branchialnerven rückgängig gemacht.

Eine ähnliche situations- und funktionsgerechte Zergliederung älterer Nervenstrukturen trat auch in den Augenmuskelnerven ein. Mit der Zerlegung von Myomerenbereichen zu Augen-Muskeln wurden auch die diesen zugeordneten metameren Nervenbahnen zu neuen Einheiten, den Augen-Muskel-Nerven, zusammengefaßt.

Die Ausbildung der ametameren Branchial-Nerven fand zu einer Zeit statt, als die Kopf-Konfiguration noch nicht durch Skelett-Elemente fixiert war, einer Neugliederung also keine Hindernisse im Wege standen. Der Kopf dürfte zu

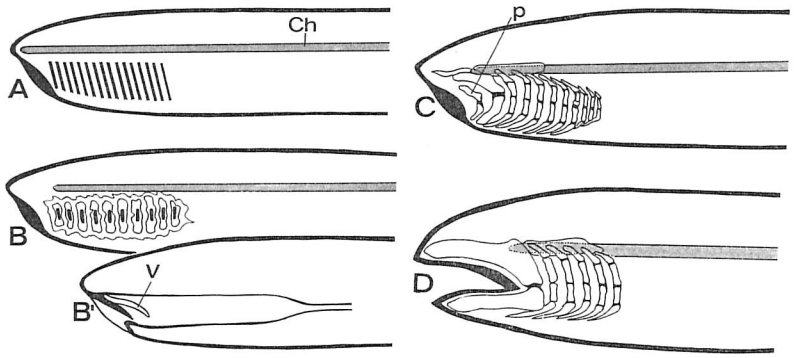


Abb. 7. Schema der Entwicklung des Kiemen-Skelettes.

A. Acranier-Stadium. Der Körper ist nur durch die Chorda (Ch) versteift; die Branchialstäbe sind durch Branchiocoele (nicht dargestellt) ausgehöhlt.

B. Agnathen-Stadium. Im Kiemenkorb, dessen Branchiocoele verfüllt wurden, hat sich ein elastisches Knorpelgitter gebildet. Bei den rezenten (und fossilen) Agnathen bildete sich das Velum (V) aus, das als Rückschlagventil wirkt, wenn der Kiemenkorb durch die Muskeln konstringiert wird. Das Velum wurde zum Antrieb des Atemwasserstromes, indem es eine eigene Beweglichkeit erhielt.

C. Übergang zu den Gnathostomen. Im Branchial-Apparat gliedern sich einzelne Skelettstäbe aus, die hebelnd gegeneinander bewegt werden können. Auf der Grundlage der hebelnden Beweglichkeit bildet sich rostral der Kiefer aus. Vielleicht erleichterten prämandibuläre Bogen-Elemente (p) den Mundverschluß während der Kiefer-Ausbildung.

D. Gnathostomen, der Kiefer-Apparat als hebelnd bewegtes System ist ausgebildet.

der Zeit, da die Branchial-Nerven entstanden, im wesentlichen nur durch die ventral gelegenen Knorpelspangen der Trabekel und Parachordalia versteift gewesen sein.

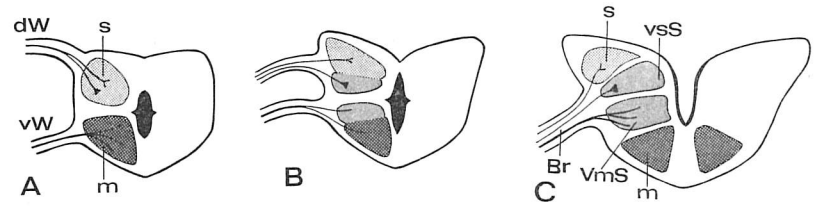


Abb. 8. Die Entstehung der Säulengliederung in der Medulla oblongata.

A. Acranier-Stadium. (Somato-) motorische (m) und (somato)-sensorische (s) Säulen sind ausgebildet; die periphere Verbindung stellen die dorsalen und ventralen Nervenbahnen (dW, vW) dar, die noch keine endgültigen Spinalnerven waren.

B. Übergangsstadium: entsprechend der Umgestaltung in der Peripherie untergliedern sich die in A. beschriebenen Säulen und lassen die in

C. völlig ausgebildeten viscerosensiblen (vsS) und visceromotorischen (VmS) entstehen. Die periphere Verbindung stellen die durch Neugliederung entstandenen Branchial-Nerven (Br) dar. Im Bereich der somatomotorischen Säule (m) bilden sich (neben der Substantia reticularis) die Kerne der Augen-Muskel-Nerven aus.

Der Branchial-Abschnitt des Nervenrohres, das Rhombencephalon samt Teilen des Mesencephalon erfuhr eine gewisse Auftreibung aber keine völlige Neugliederung wie der Vorderkopf-Gehirn-Teil. Der zentralnervöse Branchial-Hirn-Abschnitt entspricht aber schon zu Anfang nicht der Länge des Kiemenkorbes. Dieser greift auch bei den rezenten Vertebraten nach caudal über und kommt unter noch funktionstüchtigen Myomeren zu liegen. Dies läßt sich als Folge des „Beweglichwerdens" des Kiemenkorbes erklären. Als nämlich in der oben beschriebenen Weise Somiten-Derivate über den Kiemenkorb sich legten, mußten die Kiemenbögen verstärkt werden. Die engen Spalten des älteren mit Cilien versehenen Filtriersystems mußten vergrößert werden. Die neuen Kiemenbögen stellten dickere Stäbe, mit einer Knorpelstütze (und ohne Branchiocoele) dar. Auf diese Weise vergrößerte sich der Kiemenkorb und dehnte sich nach caudal aus. Nur die vorderen Kiemenbögen konnten in dieser Situation Branchial- Nerven ausbilden, da dorsal der Weg zum Neuralrohr nicht durch Myomere versperrt war. Anders bei den hinteren Kiemen-Bögen, die unter noch funktionstüchtige Myomere geschoben waren. Sie wurden über den Sammelnerv des Vagus, der das Ergebnis der Ausweitung des Kiemenkorbes nach hinten ist, mit dem Rhombencephalon verbunden.

Der Branchial-Apparat diente als Nahrungsreuse und Atem-Organ. Er war durch Muskeln aktiv beweglich; vielleicht wirkte auch ein Velum an der Ventilation mit. Wenn nun der Vagus, der die hinteren Kiemenbögen versorgt, die keine eigenen Branchialnerven-Verbindungen ausbilden konnten, auf den Vorderarm und das Herz übergriff und diese Organe an den Branchial-Abschnitt des Nervensystems band, so war dies funktionell sehr vorteilhaft. Das Herz bewirkt die

Durchströmung der Kiemen mit Blut, damit ist es der respiratorischen Funktion des Branchialapparates zugeordnet. Der Vorderarm sichert die Weiterleitung der aufgenommenen Nahrung aus dem Branchial-Apparat. Eine nervöse Koppelung der genannten Systeme durch den Vagus ist funktionell sinnvoll: Die Folge davon, daß der Vagus nach caudal übergriff war die Ausbildung eines Respirations-Kreislauf-Stoffwechsel-Zentren-Systems im Bereich der Medulla oblongata.

Bei den niederen Vertebraten dürfte sich auch das Seitenliniensystem ausgebildet haben, das aus Rezeptoren für Wasserströmung samt den dazugehörigen Nerven besteht. Über seine Entstehung ist nichts bekannt, doch ist vorstellbar, daß ursprünglich Schleimfetzen des äußeren Epithels am Körper hängen blieben, die in der Strömung flottierend die Haut samt den darin liegenden Nerven reizten. Die Rezeptoren dürften sich bei zunehmender Funktionstüchtigkeit differenziert haben und über eigene Leitungsbahnen, die sich in den schon vorhandenen Nerven ausbildeten, die Reize zum Zentralnervensystem geleitet haben. Das Seitenliniensystem erlangte offensichtlich nur im Kopf-Bereich eine große Differenziertheit (was nicht besagt, daß nicht auch im Rumpfbereich

Strömungsrezeptoren den Spinalnerven angeschlossen waren). Die Konzentration des Seitenliniensystems im Kopf und der Anschluß der Leitungsbahnen an die Branchialnerven dürfte sich aus der „direkten" Zuleitung zum übergeordneten Gehirn und dem besonderen Wert, den Strömungs-Informationen im Kopfbereich darstellten, erklären. Sicherlich stellt das Seitenlinien-System mit seinen

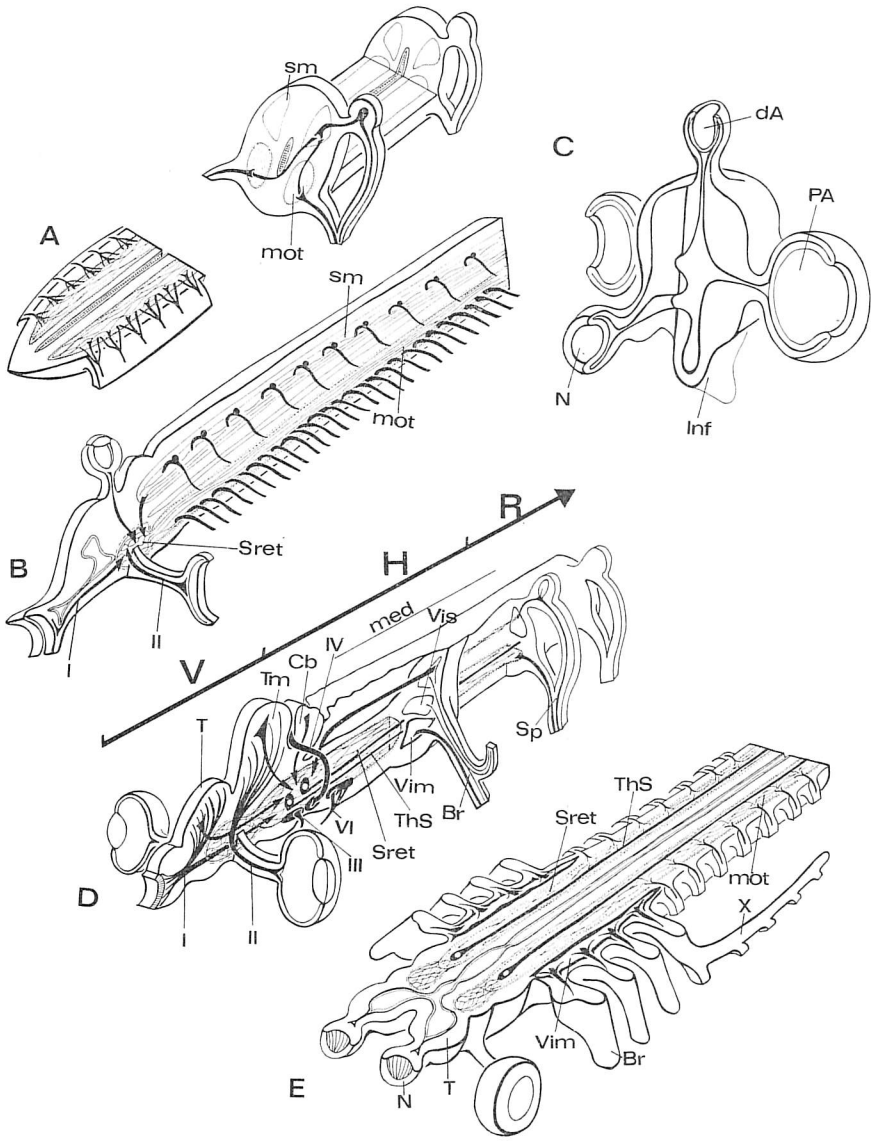


Abb. 9. Evolutionsmodell für die Entstehung des Gehirns.

A. Neuralrohr mit motorischer Säule (mot) und sensorischer Säule (sm). Die motorische ist (wie der Bewegungsablauf) kontinuierlich.

B. Rekonstruiertes ursprüngliches Gehirn. Die motorische und die sensorische Säule reicht nur noch bis in das (prospektive) Mesencephalon. Rostral ist das auf die Olfaktorischen Organe bezogene Telencephalon, dahinter das augenbezogene Diencephalon mit Augenbechern ausgebildet. Im Diencephalon Thalamus-Hypothalamus-Gebiet befindet sich das übergeordnete motorische Koordinations-Zentrum (Sret) der Kopf-Sinnes-Organe, auf das alle Sinnesreize einwirken (Pfeile).

C. Nasen- und Augen-Entstehung als Ausstülpungen des Neuralrohres im rostralen Abschnitt (N = Nase, PA = seitliche Augen, dA = Dorsalauge, Inf = Infudibulum).

D. Schema des Vertebraten-Gehirns (Sagittale Scheibe). Auch der Mesencephalon- und Medulla-Bereich sind aus motorischer Säule ausgegliedert; das übergeordnete motorische Zentrum (Substantia reticularis: Sret) liegt im Mesencephalon und Medulla-Bereich. Meldungen von allen Sinnesorganen (Pfeile) und ihren Zentren werden hier in Motorik umgesetzt. Das Tectum mesencephali (Tm) hat sich zum Seh-Zentrum entwickelt. Die ersten Ansätze des Cerebellum (Cb) sind dem Gleichgewichtsorgan zugeordnet. Im Medulla-Bereich (med), der branchial-bezogen und in seinen peripheren Elementen branchiomer gegliedert ist, hat sich die visceromotorische Säule (vim) aus der motorischen, die viscerosensible (vis) aus der sensorischen ausgegliedert. Die Branchialnerven (Br) sind umgegliederte erweiterte Spinalnerven-Strukturen und mit den Spinalnerven (Sp) nicht homologisierbar. III = Oculomotorius, IV = der überkreuzende Trochlearis, VI = Abducens: die Augen-Muskelnerven, die aus ventralen Spinalnerven hervorgegangen sind.

E. Grundgliederung des Gehirns (entspricht D., aber horizontaler Schnitt). Vorderkopf (V) mit Nase (N) samt Telencephalon (T), Diencephalon und Augen; Hinterkopf in branchiomerer Nervengliederung branchialbezogen. Die motorische Kolumne (mot) des myomeren Rumpf-Abschnittes mit Spinalnerven setzt sich rostral in die Substantia reticularis des Mesencephalon und der Medulla fort. Dort bilden sich through-conducting systems aus (Müller- und Mauther-Zellen Th. S.). Das visceromotorische System liegt lateral des motorischen (aus dem es sich bildete).

Nervenbahnen eine Einrichtung dar, die in der Cephalogenese sehr spät auftrat und die schon vorliegenden Nervenbahnen benutzen mußte.

Das Seitenlinien-System blieb nicht auf den Branchial-Bereich beschränkt, sondern dehnte sich auf den gesamten Kopf und auch über den Rumpf aus. Spezialisierte Abschnitte trennten sich im Kopfbereich als Gleichgewichtsorgane ab, indem Teile der Kanäle, in denen die Rezeptoren lagen, völlig abgeschlossen wurden. Die in ihnen kreisende Flüssigkeit reizte bei Lageänderungen die Rezeptoren und vermittelte Informationen über die Orientierung im Raum und die Veränderung der Lage. Das Gleichgewichtsorgan erforderte, wenn es differenzierte Meldungen übermitteln sollte, eine nervöse Verbindung mit vielen „Kabeln". Zuerst mag der Branchial-Nerv im Körperquerschnitt des Gleichgewichtsorganes entsprechend verstärkt gewesen sein. Indem aber die Gleichgewichtsorgane sich abschlossen, ihre Lage leicht veränderten, trennten sich auch die ihnen zugeordneten Nervenbahnen vom Branchialnerven (VII) und wandelten sich zum 8. Hirnnerven um.

Im Verlaufe der skizzierten Entwicklung wurde von rostral her das Myomeren-System aufgelöst. Damit verlor aber auch das Koordinations-System der Motorik im Neuralrohr seine Funktion. Solange die Schlängelung den gesamten Körper der Chordaten erfaßte, muß das motorische Koordinations-System in den motorischen Kolumnen des Rückenmarks durchgehend gewesen sein. Auch war kein größeres übergeordnetes motorisches Zentrum nötig, da keine spezifischen Reize in der Kopfregion in Bewegung umgesetzt werden brauchten. Diese Situation änderte sich mit der Ausbildung des Kopfes. Von rostral her okkupierten (bei gleichzeitiger Aufwölbung nach vorne) die großen Kopf-Sinnes-Organe die aus dem durchgehenden motorischen Koordinations-System ausgegliederten Neuralrohrabschnitte. Im Hinterkopf-Bereich erfuhren die Muskeln eine Umfunktionierung zu Augenbewegern und Branchialmuskeln. Diese mußten also aus dem motorischen Koordinations-System ausgegliedert werden und eine eigene zentrale Repräsentation erhalten. Dies geschah dadurch, daß in der motorischen Säule die Augen-Muskel-Kerne auftraten (Kerne des Okulomotorius III, des Trochlearis IV, der im Verlaufe der Überkreuzung leicht nach dorsal verschoben wurde, und des Abducens VI).

Die branchiomotorische Säule gliederte sich aus der somatomotorischen als Koordinationssystem der Kiemenbewegungen aus. Eine entsprechende Untergliederung fand in der sensorischen Säule statt, wo in der branchiosensiblen Kolumne die zentrale Repräsentation der spezifischen Sinnesorgane des Branchialapparates entstand (Abb. 8). Nun kam es im Hinterkopf-Bereich (Mesencephalon und Medulla oblongata) keineswegs zu einer Verödung der motorischen Säule und des motorischen Koordinationssystems, das hier nach Reduktion und Umfunktionierung der Myomere keine „motorische Peripherie" mehr besitzt; vielmehr bildete die Substantia reticularis als übergeordnetes motorisches Zentrum sich aus. Dieses hat eine strategisch günstige Lage, da die Reize der Kopfsinnesorgane (Nase, Augen, Gleichgewichtssinn, Branchiosensorik) nach Auswertung in den jeweiligen Gehirnbereichen (olfaktorische Reize im Telencephalon, optische Reize im Tectum mesencephali, Reize des Gleichgewichtssinnes in der Medulla und im Cerebellum) auf die zentral liegende Substantia reticularis einwirken und so die spezifischen Sinnesreize der Kopfsinnesorgane in Motorik und damit in Verhalten umgesetzt werden können. Als schnell leitende Alarmsysteme bilden

sich die Müller- und Mauthner-Zellen aus, die ein sogenanntes Through-Conducting-System bilden, das die motorischen Wurzelzellen des Rumpfes direkt und ohne Verzögerung vom Hirn her zu aktivieren gestattet.

Hier endet der promorphologische Teil des Cephalogenese-Modells. Es beschreibt die Verdrängung der alten Metamerie-Myomerie durch ametamere Neubildungen und branchiomere Umgliederungen.

Wenn nun die Cephalogenese hier in zwei Phasen abgehandelt wurde, so ist damit keine zeitliche Folge nahegelegt. Mag auch die Ausbildung des Vorderkopfes zuerst begonnen haben, so liefen doch im wesentlichen die Umgestaltungen im Vorder- und Hinterkopf-Abschnitt gleichzeitig ab, oder eindeutig ausgedrückt: Vorder- und Hinterkopf entstanden gleichzeitig; ihre Entstehung war das Ergebnis des Cephalogenese-Prozesses.

Erst nachdem die gesamte Kopf-Konfiguration, so auch das ursprünglich an die Branchialbögen angeschlossene Seitenlinien-System vollständig ausgebildet war, bildete sich um das Gehirn mit seiner Knorpelversteifung (Trabekel, Parachordalia, Kapseln der Sinnesorgane) das Dermalskelett als äußerlich gelegene Querschnittsversteifung aus.

Innerhalb des Dermalskelettes hatte davor nur das knorpelige Skelett des Endokranium (Neurokranium und Viscerokranium) vorgelegen. Dieses bestand aus folgenden Teilen:

a) den Trabekeln und Parachordalia, die eine Längsversteifung des Kopfes ventral des Gehirnes bildeten,
b) den Knorpelkapseln um die größeren Sinnesorgane (Nase, Augen, Gleichgewichtsorgane),
c) dem knorpeligen Visceralskelett, das jedoch ein weitgehend getrenntes System bildete.

Die knorpeligen Versteifungen bildeten die conditio sine qua non für die Durchgestaltung des Kopfes; ohne sie wäre weder die räumliche Komplizierung des Gehirns und der Sinnesorgane noch die Ausbildung eines beweglichen Kiemenkorbes möglich gewesen. Die Versteifung des Querschnittes durch das Dermalskelett stellt eine letzte Phase der Verfestigung dar, die im Kopfbereich eine steife Kapsel, im Rumpf aber ein System ringförmiger Spangen aus Schuppen entstehen ließ, die ein bewegliches äußeres Skelett, eine äußere Querschnittversteifung, bei rudimentärer Endoskelett-Versteifung darstellte (GUTMANN 1967d).

Die soweit beschriebenen Abläufe dürften durch Fossilien nicht belegt werden können, da die frühen knorpeligen Versteifungen nicht erhaltungsfähig sind. Die fossilen Panzerfische wie auch die pelagischen Formen mit Dermalskelett vertreten erst ein späteres Evolutionsstadium, in dem der Kopf schon fertig war. Die Entstehung des Kopfes ist ein älterer Vorgang und kann und muß ohne Bezugnahme auf die fossil so gut erhaltungsfähigen Dermalskelett-Bildungen der Cranioten rekonstruiert werden.

3.4 Das Agnathen-Niveau.

Mit den bisher beschriebenen Abwandlungen war das Agnathen-Niveau erreicht. Die typische Kopf-Konfiguration der Vertebraten lag vor.

Wie die rezenten Cyclostomen (trotz ihrer spezialisierten Entwicklung) zeigen, waren in dieser Entwicklungsphase noch keine Wirbelsegmente an den Occipital-Bereich angeschlossen. Schließlich traten wirkliche Wirbel um die Skelett-

achse erst bei den Gnathostomen auf. Der Kopf der Agnathen ist also „kürzer" als derjenige der Gnathostomen; dies zeigen vorallem die funktionierenden postotischen Myomere der Cyclostomen. Im Agnathen-Niveau waren noch keine hebelnd beweglichen Stützen des Branchial-Apparates ausgebildet. Bei den „zentralen" Agnathen dürfte noch ein elastisches Knorpelgitter vorhanden gewesen sein, das durch die Muskeln deformiert wurde, kraft seiner Elastizität aber die ursprüngliche Form wiedererlangte. Außer durch die Pumpbewegung des Branchialkorbes wurde die Ventilation des Kiemenkorbes auch durch die Velar-Bildung bewirkt.

Auf die bei den Agnathen typische Bindung von Nase und Augen an die ihnen zugeordneten Gehirn-Bereiche ist weiter unten einzugehen.

Das Cerebellum als nervöses Koordinationssystem für die Orientierung im Raum ist bei den Agnathen nur rudimentär ausgebildet.

Im Agnathen-Niveau der Vertebraten-Evolution erfolgte eine starke Radiation. Von der Vielfalt der Formen gibt der „fossil record" wahrscheinlich nur eine unzulängliche Vorstellung, da bodennah lebende Formen überwiegen, während die schwächer gepanzerten pelagischen unterrepräsentiert sein dürften, doch sind Fische des freien Wassers in den Anaspiden eindeutig belegbar.

3.5 Der Gnathostomen-Kopf.

Die Gnathostomen stellen eine „Weiterentwicklung" der Agnathen dar. Durch Anschmelzen von Wirbel-Material am Occipital-Ende verlängerte sich der Gnathostomen-Kopf; der gesamte Kopf-Komplex wurde voluminöser, da die Kiefer aus einem der vorderen Branchial-Bögen entstanden.

Voraussetzung dafür, daß ein Kiefermechanismus sich ausbilden konnte war, daß die Branchial-Knorpel sich verstärkten und in einzelne von den Muskeln zunehmend hebelnd bewegte Stäbe sich auflösten.

Die Entstehung des Kiefer-Apparates kann man sich so vorstellen, daß bei zuerst leichtem Einknicken der vorderen Branchial-Bögen größere Beuteteile eingeklemmt wurden. Jede Perfektionierung dieses Mechanismus bedeutete einen Selektionsvorteil. Nun konnte anfangs der Verschluß des Mundes nur dadurch erreicht werden, daß der erste Kiemen-Bogen (oder mehrere vordere) im „Mundwinkel" des prospektiven Kiefer-Bogens ein füllendes Polster bildeten. Indem der Scharnieren-Mechanismus im Kieferbogen vervollkommnet wurde, konnte der vordere Bogen zuerst zu Lippen-Knorpeln, dann aber vollständig reduziert werden.

Der Übergang vom Agnathen- zum Gnathostomen-Niveau bedeutete einen Wechsel in der Ernährungsweise von der Mikrophagie durch Ausfiltern des Atemwasserstromes zum Fang größerer Beutetiere. Der Verschlußmechanismus des Mundes und seine funktionelle Verbesserung durch die Kiefer dürfte das Festhalten von größeren „Beutetieren", die in den Atemwasserstrom gerieten gestattet, und den Zugang zur räuberischen Lebensweise eröffnet haben.

Mit der Ausbildung des größeren Gnathostomen-Kopfes mußte eine stärkere Konzentration des Schwimm-Antriebes in der Schwanzflosse am Hinterende eintreten. Die Vergrößerung des unbeweglichen Kopf-Abschnittes forderte bei den fusiformen ursprünglichen Gnathostomen aktive Steuerbewegungen, die durch bewegliche Paarflossen bewirkt wurden. Nur eine entsprechende Koordination der Flossen- und Schlängelbewegungen beim Schwimmen konnte die beweglichen

Paarflossen sinnvoll erscheinen lassen. Als besonderer, für die Koordination verantwortlicher Gehirnteil bildete über den Gleichgewichtssinnes-Organen (d. h. im gleichen Querschnitt-Bereich) das Cerebellum sich aus. Zudem löst sich im Verlaufe der Gnathostomen-Evolution die Querschnittzuordnung von Nase und Augen mit den für sie verantwortlichen Gehirnteilen; beide Sinnesorgane bilden jetzt lange Nerven aus, die die freie, vom Gehirn unabhängige Verlegung der Sinnesorgane ermöglichten. Insgesamt wird bei den niederen Vertebraten das Gehirn relativ zu der sich stark vergrößernden Rahmen-Konstruktion kleiner (Stensiø 1963). Die Querschnittzuordnung von zentral-nervösen Zentren und peripheren Sinnes- und Erfolgsorganen löst sich zunehmend. Der ametamere Kopf-Bereich entbindet die Querschnittbeziehung zwischen Nerven-Zentren und Peripherie, die ursprünglich durch die allgemeine Metamerie des Körpers gegeben und auch bei der ametameren Umgestaltung anfangs erhalten geblieben war.

Die Tatsache, daß bei den Agnathen Nase und Vorderhirn sowie Augen und Zwischen-Mittelhirn-Bereich im Querschnitt noch fest aneinander gekoppelt sind, während sich diese Zuordnung bei den Gnathostomen zunehmend löst, ist aus einer Schrift Stensiø's 1963 zu entnehmen, die durch Ausgüsse oder freie Rekonstruktion die Hirnform der niederen Vertebraten darstellt.

Die ametamere Nerven-Konfiguration des Vertebraten-Kopfes entstand zwar durch Zerstörung der Metamerie, sie wurde aber dadurch fixiert, daß Skelett, Nerven und Blutgefäße sich in sehr komplizierter Weise durchdringen. Eine wirkliche Änderung der Grund-Konfiguration des Vertebraten-Kopfes war nicht mehr möglich, weil zu viele verquickte Strukturen gleichzeitig und in Beziehung zueinander hätten abgewandelt werden müssen. Dies ist der Grund dafür, daß der Vertebraten-Kopf eine im Grunde invariante Organkonfiguration bietet, die bis in die Endäste des Vertebraten-Stammbaumes beibehalten wird.

4. Diskussion.

Das vorgelegte phylogenetische Modell für die Entstehung des Vertebraten-Kopfes schließt sich zwanglos an die „Wurmtheorie" für die Chordaten-Evolution an. Das Cephalogenese-Modell fordert nur allmähliche Abwandlungen. Alle Umkonstruktionen sind funktionell begründet. Die obligatorische Kontinuität der Entwicklung ist in morphologischer und funktioneller Hinsicht aufgezeigt. Eine ähnlich durchgehende, sprunglose Theorie für die Entstehung des Vertebraten-Kopfes existiert bis jetzt nicht.

Der Kopf entstand in einer durchgehend metamer gegliederten niederen Chordaten-Konstruktion. Während bei den niederen Chordaten der gesamte metamer-myomer gegliederte Körper zum Schlängeln eingesetzt wurde, bildete sich beim Übergang zu den Vertebraten ein sehr leistungsfähiger Bewegungsapparat mit Wirbelsäule und fest verspannten Myomeren aus. Der Antrieb verschob sich zunehmend auf das Hinterende des Tieres, der Kopf wurde steifgestellt. Er stellt den Bereich des Körpers dar, in dem das Verspannungssystem von Chorda und Myomeren sowie auch das Gefüge von Spinal-Nerven und Myomeren der Reduktion verfällt, während in dem entmetamerisierten Abschnitt die großen Kopf-Sinnes-Organe und die Branchiomerie der Nerven sich ausbildete. Die Entstehung der von Starck (1963) erschlossenen Kopf-Gliederung in Vorderkopf und Hinterkopf ist als phylogenetisches Modell beschrieben. Der Kopf

ist der ametamer gewordene rostrale Körperbereich, der entsprechend den Anforderungen der ametameren Sinnes-Organe und ihrer Gehirn-Zentren sowie in Beziehung zum branchiomeren Kiemen-Apparat neu gegliedert wurde, wobei jede Spur der alten Metamerie/Myomerie verschwand.

Die vorgelegte Konzeption vermeidet morphologisch nicht absicherbare Postulate und gründet auf der von STARCK (1963) betonten Inhomologie von Spinal- und Branchial-Nerven und der Inhomologie von Kopfhöhlen und Somiten; die Kopfhöhlen lassen sich leicht als verspätet auftretende Branchiocoele deuten, mit denen Polster-Räume in Beziehung stehen, die die Durchgliederung des Kopfes erleichtern (WEDIN 1955).

Die Evolution der Kopfhöhlen, die in der gebotenen Cephalogenese-Vorstellung nicht als Somiten figurieren, kann nur im Ontogenese-Zusammenhang zulänglich beschrieben werden. Die von WEDIN (1949, 1955) und STARCK (1963) nahegelegte Funktion als den Kopf durchgliedernde Polster, kann in die hier entfaltete Deutung einbezogen werden. Auch das zu späte Auftreten der in ihren wesentlichen Teilen als Seitenplatten des Branchial-Bereiches aufzufassenden Branchiocoele ist ontogenetisch erklärlich: der Durchbruch der Kiemenspalten ist zeitlich vorgezogen; weswegen sie nicht auch noch das Coelom zu perforieren brauchen. Dieses tritt erst danach auf.

Die von WEDIN (1955) gefundenen Somite des vorderen Kopf-Bereiches passen ebenfalls in das Cephalogenese-Modell und belegen die Myomerie des Kopf-Bereiches; ihre Auflösung läßt aber nicht mehr die Umgliederung in Augen-Muskeln und Branchial-Muskeln erkennen, sie widerspricht dieser Derivation aber auch nicht.

Die von WEDIN beobachteten Somite werden von rostral her reduziert und im Mesenchym aufgelöst: dies entspricht vollkommen der zentralen These des Cephalogenese-Modells, daß die Myomerie von vorne her der Reduktion verfiel. Im Verlauf der Ontogenese kommt es bei vielen niederen Vertebraten zu einer Verschiebung der Myomere nach vorn. Diesen Sachverhalt hat die Ametamerie-Konzeption (VEIT 1946) als Beleg dafür angesehen, daß die Myomere von caudal her erst über den Rumpf bis auf den Kopf geschoben wurden. Im hier gegebenen Zusammenhang bietet sich eine einfachere und im Sinne des Cephalogenese-Modells rekapitulatorische Lösung an. Es wurde oben eine Ausdehnung des mit Muskeln versehenen und aktiv beweglichen Branchialapparates unter die postcranialen Myomere (eines frühen Stadiums) angenommen. Die Verschiebung der Myomere von hinten her über den Branchialapparat ist aber gleichbedeutend mit der caudalen Ausweitung des Kiemenkorbes. Als Rekapitulation der caudalen Ausweitung des Branchialapparates muß vor allem auch die Tatsache gesehen werden, daß die ontogenetisch sich bildenden Kiemenspalten der niederen Vertebraten nacheinander von vorn her nach hinten unter die vorderen Myomere fortschreitend angelegt werden. Es ist also in der Ontogenese das Acranier-Stadium der engen Kiemenspalten und der Ausdehnungsprozeß eingespart.

Der Branchial-Apparat wird also sofort in nach caudal ausgedehnter Form angelegt, was aus Vorwölbung und Abbiegung der gesamten Kopfanlage (der Mund liegt auf der Ventralseite) erklärlich ist. Im abgebogenen Vorderkopf muß auch der caudal an den Mund sich anschließende Branchialapparat nach hinten geschoben sein. Die „füllenden" Mesektoderm-Bildungen des Kopf-Bereiches wiederholen in der Ontogenese die Massen-Entwicklung des Kopf-Bereiches in der Phylogenese. Da viel Material für die Anlage der Skelett-Strukturen verbraucht wird, reicht das phylogenetisch alte Mesoderm-Material hier nicht aus; das Ektoderm tritt als zusätzlicher Material-Lieferant auf. Den gleichen Prozeß können wir auch für die Phylogenie fordern, wo der massige Kopf erst auftreten konnte, als Branchiocoele und Sklerocoele durch Bindegewebe verfüllt waren und das Bindegewebe die Entstehung von Skelett-Strukturen zuließ.

Den vielleicht wichtigsten Beleg für das Cephalogenese-Modell bietet die Ammocoetes-Larve. Diese rekapituliert nicht nur den Übergang vom Filtrieren mit Zilien zum aktiv durch Muskeln beweglichen Kiemenkorb; im Ablauf der Ontogenese der Ammocoetes-Larve treten auch einfachere Skelett-Strukturen, der Schleimknorpel auf. Diese werden erst später durch richtigen Knorpel verstärkt und abgelöst.

Außerdem zeigt sich bei der Ammocoeteslarve die ursprüngliche Augensituation. Die dorsalen Augen sind funktionstüchtig und werden in dem Moment reduziert, da die Muskeln der Lateral-Augen sich entwickeln (STUDNICKA 1913).

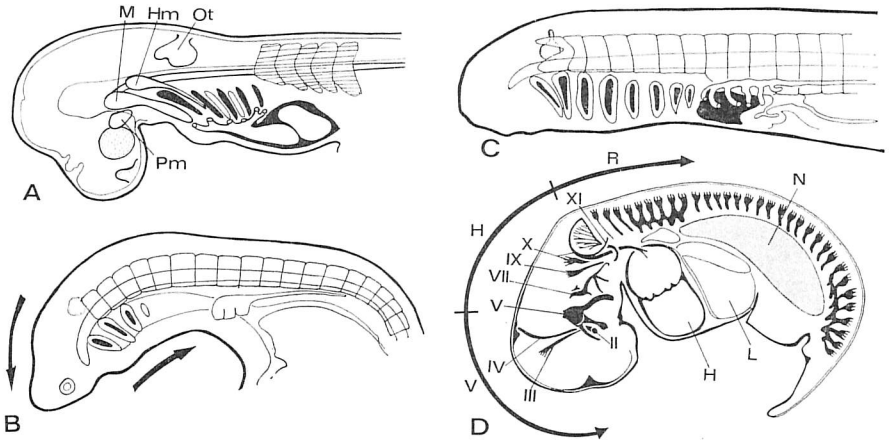


Abb. 10. Kopfsituation in der Ontogenese.

A. Selachier (Abbildung in Anlehnung an GOODRICH). Im Kopf treten außer hinter der Otikalkapsel (Ot) keine eindeutigen Somite auf. Die Kopfhöhlen (pm = Prämandibular-, m = Mandibular, hm = Hyomandibular-Höhle) bilden Polster im Kopfbereich und setzen sich in die Kiemenbögen fort.

B.-C. *Lampetra* — nach Vorlagen von DAMAS (1944). Der Kopf wölbt sich vor; oberer Pfeil — die Kiemenspalten treten nacheinander auf; unterer Pfeil. Dadurch wird die Ausdehnung des Branchial-Apparates nach hinten verschleiert.

D. Säuger-Embryo (nach PATTEN). V = Vorderkopfbereich, H = Hinterkopfbereich mit Branchialnerven (römische Zahlen), R = Rumpf mit metameren Spinalnerven. Im Kopf wird die grundlegende Segmentierung nicht mehr sichtbar, Myomerie und Branchialnerven-Gliederung deutlich different (Gehirn-Nerven I-XII, H = Herz, N = Niere, L = Leber).

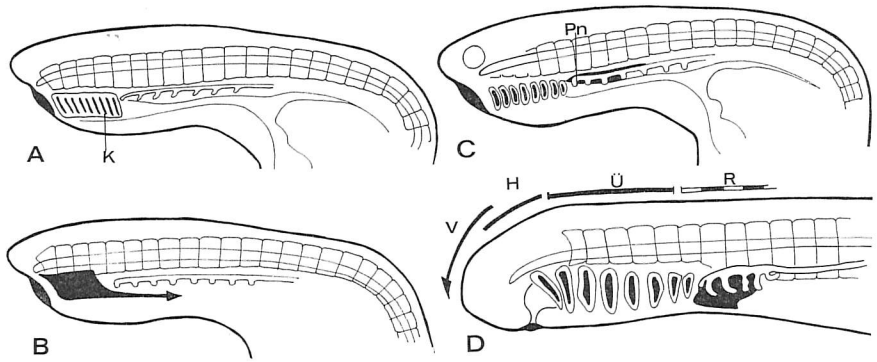


Abb. 11. Rekapitulatorisch gedachte Ontogenese (Schema nach *Lampetra*, ausgehend von Abbildungen von DAMAS 1944).

A. Im Kopfbereich liegen Myomere und Kiemenbögen (K) nebeneinander; Branchiomerie und Myomerie ohne Beziehung zueinander.

B. Der Pfeil zeigt das Übergreifen der Kopfsomite auf den Branchial-Apparat, der sich nach caudal ausdehnt.

C. Der Branchial-Apparat reicht unter die vorderen Rumpf-Somite, die keine Nierenstiele mehr besitzen; die ersten Pronephroskanäle (Pn) liegen postbranchial. Durch Aufwölbung entsteht der Vorderkopf-Abschnitt.

D. Ammocoetes-Larve. Die vorderen Pronephroskanäle öffnen sich in das Pericard; der Branchial-Apparat ist weit unter die Somite geschoben. V = Vorderkopf-Abschnitt; H = branchiomerer Hinterkopf-Abschnitt, R = myomerer Rumpf, Ü = Überschiebungs-Bereich.

Die Derivation der Kiemenmuskeln von Somiten des Kopf-Abschnittes kann nicht mit Sicherheit belegt werden. Im Gegensatz zur Deutung als abgewandelte Darm-Muskeln, die völlig unbewiesen ist, ist die vorgelegte Ableitung funktionell kontinuierlich und fügt sich in ein weit gefaßtes Modell ein.

Obgleich also der Prozeß der Metamerie-Unterdrückung (aus aufzeigbaren Gründen) nur unzulänglich rekapituliert wird, sind die Schlüsse auf eine ursprünglich *Branchiostoma*-hafte Gliederung des Vorderendes auch der Vertebraten-Vorläufer keineswegs frei lanciert. WEDIN konnte (wie auch KOLTZOFF, 1899 und DAMAS, 1944) bei den von ihm untersuchten niederen Vertebraten im vordersten Kopf-Bereich Anklänge an die Acranier in enterocoeler Divertikel-Bildung finden, die er zu recht als Homologien deutet. Weiterhin legen die eingangs schon erwähnten Gegebenheiten der Bewegungsmechanik nahe, daß noch die niederen Chordaten den gesamten Körper schlängelnd einsetzten; daher muß für den Kopfbereich der Vertebraten-Vorläufer das Vorliegen von Myomeren und einer bis zum rostralen Ende reichenden Chorda postuliert werden.

Die Untergliederung des Kopfes in einen nach vorne aufgetriebenen Vorderkopf-Bereich und den Hinterkopf-Bereich wird auch bei der ontogenetischen Ausbildung des Kopf-Skelettes aller Vertebraten deutlich. Die Trabekel rekapitulieren die Versteifung des Vorderkopfes; sie ragen wie dieser über das rostrale Ende der Chorda hinaus (MARINELLI 1936). Im Hinterkopf-Bereich caudal der Hypophyse liegen die Parachordalia. Bei den Petromyzonten wird die Auftreibung des Vorderkopfes samt Trabekeln in der Ontogenese noch erkennbar rekapituliert. Da aber in der Ontogenese des Vertebraten-Kopfes außer den Trabekeln und den Parachordalia auch die Kapseln um die einzelnen Sinnesorgane des Kopfes sowie das Gitter des Kiemenkorbes angelegt werden, treten rekapitulatorisch alle im Cephalogenese-Modell geforderten Stützstrukturen auf (zusammenfassende Darstellung bei DE BEER 1937). Die Entwicklung ging nach der „Wurmtheorie" also von einem Acranier-artigen niederen Chordaten aus, der sich durch das typische Chorda-Myomeren-System jedoch mit Sklerocoelen (als Resten der Coelom-Segmente) und durch einen Kiemenkorb mit Branchiocoelen auszeichnete. Das Chorda-Myomeren-System reicht bis zum Rostral-Ende. Die Anzahl der Kiemenbögen muß sehr viel kleiner als bei *Branchiostoma* gewesen sein. Dies ist daran zu erkennen, daß bei den Vertebraten direkt hinter dem Branchial-Abschnitt voll funktionstüchtige Pronephroskanäle (Metanephridien-Derivate) vorliegen, die von den Kiemenbögen hätten verdrängt werden müssen, wenn eine so große Kiemenzahl wie bei den Acraniern vorgelegen hätte.

Nicht rekapituliert werden zwei wichtige Abläufe, die das Cephalogenese-Modell postuliert:

die Umwandlung der Somite in Branchialnerven und
die Neugliederung der die Myomere versorgenden Nerven zu Branchialnerven.

Daß die Kopf-Metamerie nicht, oder wie die von WEDIN gefundenen Somite zeigen, nur in Form schwacher Vestigien rekapituliert wird, läßt sich leicht erklären. Da der Kopf eine ametamere Konstruktion darstellt, braucht er nicht metamer vorgeformt zu werden. Rekapitulatorische Metamerie gliedert in der Ontogenese Bildungsmaterial entsprechend den Anforderungen des Adultstadium vor (wie vielleicht die Arthropoden am besten zeigen, was aber auch am Vertebraten-Rumpf mit seiner stark abgewandelten Metamerie zu belegen sein wird). Die Raison d'être einer transitorischen Kopf-Metamerie entfällt beim ametameren Vertebraten-Kopf. Das Neuralrohr tritt sofort als sehr stark aufgetriebene Bildung hervor, ohne daß alte metamere Vorläufer-Strukturen verdrängt werden müssen. Die branchiomeren (nicht-myomeren) Strukturen des Hinterkopf-Abschnittes — Kiemenmuskeln und Branchialnerven — wie auch die Augen-Muskeln und die sie versorgenden Nerven entstehen sofort in der endgültigen Konfiguration. Es läßt sich kein Grund für eine Rekapitulation und kein funktioneller Gewinn angeben, den eine transitorische Metamerie besitzen könnte. Damit ist die Begründung für eine Lücke im Beleg des Cephalogenese-Modells aufgezeigt. Daraus läßt sich noch kein sicherer Hinweis für die Richtigkeit der Umgliederung eines ursprünglich metameren Kopfes gewinnen. Das Postulat der Verdrängung der Metamerie, das als Teil der kontinuierlichen Ableitung in die Konzeption paßt, kann mit folgenden Argumenten begründet werden:

a) niedere Coelomaten, damit auch die metameren Chordaten-Vorläufer und noch die Acranier setzen den ganzen Körper bei der Lokomotion ein; sie müssen im Bewegungs-Apparat entsprechend, d. h. metamer-myomer gegliedert gewesen sein (wie die Acranier, deren Myomeren-System bis zum Rostralende reicht);

c) mit der Steifstellung des Kopfes entfiel der funktionelle Sinn der Myomerie;
b) die Chorda reicht in der Ontogenese bis an das Vorderende des Hinterkopf-Abschnittes und ragt in die Fenestra hypophyseos. Da die Chorda eine biegsame Längsversteifung im Myomeren-System ist, müssen auch die Myomere ursprünglich bis hierher gereicht haben;
d) indem die Metamerie/Myomerie sich auflöste, konnten neue situationsgerechte Gliederungen (z. B. die branchiomere) in Nerven und Muskeln sich durchsetzen;
e) wenn schon im Kopf-Abschnitt Somite ihre Funktion verloren, so standen sie bereit, als Augen-Beweger und als Branchial-Muskeln neue Funktionen zu übernehmen.

Eine voll rekapitulatorische Kopf-Ontogenese mit metamer-myomerem Kopf-Abschnitt wäre nur dann zu erwarten, wenn die niedersten Wirbeltiere acranierartige Larven besäßen, die den ganzen Körper beim Schlängeln einsetzen; dann müßten funktionstüchtige Kopf-Myomere vorhanden sein. Dies ist aber nicht der Fall, da eine „ruhende" Ontogenese der dotterreichen Eier vor-

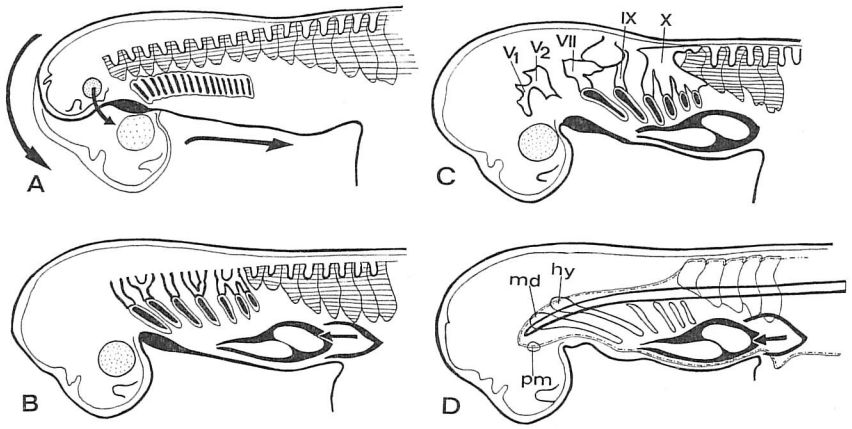


Abb. 12. Rekapitulatorisch gedachte Ontogenese des Kopfes bei Selachiern (Grundlage ist eine Abbildung von GOODRICH).

A. Branchiomerie und Myomerie im Kopfbereich nebeneinander; ohne Beziehung (vorgewölbter Kopfbereich durch Pfeile angedeutet).

B. Die Vorläufer der Spinalnerven werden nach Reduktion der Kopfmyomere branchiomer zerlegt.

C. Die Branchialnerven haben sich gebildet; der Vagus (X) als Sammelnerv macht die Ausdehnung des Branchial-Apparates nach caudal unter den Rumpfbereich deutlich. (V_1 = Trigeminus, Profundus-Anteil, V_2 = Mandibularis-Anteil des Trigeminus, VII = Facialis, IX = Glossopharyngeus, X = Vagus).

D. Mesoderm-Verteilung im Kopf. Die Verschiebung des Pericards unter den Branchial-Apparat ist angedeutet. Die Kiemen-Bögen sind durch das Branchiocoel ausgehöhlt. Die vorderen Branchiocoele stehen mit den Kopfhöhlen in Verbindung (hy = Hyalhöhle, md = Mandibularhöhle, pm = Prämandibularhöhle; dahinter Branchiocoele).

liegt, die das Acranier-Stadium unmöglich macht. Selbst die Ammocoetes-Larve der Neunaugen, die so viele urtümliche Merkmale zeigt, ist schon ein Craniot mit steifgestelltem Kopf-Abschnitt und nicht-rekapitulatorischer Kopf-Ontogenese.

Nach diesen Erwägungen erscheint es angebracht, die ontogenetischen Belege für das Cephalogenese-Modell noch einmal zusammenzustellen:

Phylogenie	Ontogenie
Acranier-artige Vorläufer-Konstruktion	Enterozoelie-Reste im vordersten Kopfabschnitt
Reduktion der Myomere von rostral her	Reduktion der Somiten-Anlagen von vorn her
Durchgliederung des Gehirns: Auge, Nase	rekapituliert in der architektonischen Ausgestaltung des vorderen Neuralrohrabschnittes
Ausbildung der Augenmuskeln	nicht oder nur unzulänglich rekapituliert
Ausbildung der Branchialmuskeln	nicht oder nur unzulänglich rekapituliert
branchiomere Durchgliederung der Spinalnerven im Hinterkopf-Bereich	sofortige branchiomere Anordnung der Branchialmuskeln und -Nerven
keine phylogenetische Parallele	Kopfhöhlen: Flüssigkeitspolster, die die Durchgliederung des Kopfes erleichtern
Vorwölbung des Vorderkopf-Abschnittes	rekapituliert, Trabekel als Versteifung
Längsversteifung des Kopf-Abschnittes	Trabekel und Parachordalia
Versteifung der sich durchgliedernden Sinnesorgane des Kopfes	entsprechende Knorpel-Kapseln
Ausweitung des Branchial-Apparates nach caudal	rekapituliert, „Einschneiden" der Kiemenspalten unter die vorderen Myomere

Diese Aufstellung macht deutlich, daß die wichtigsten Phasen der Kopf-Bildung ontogenetisch rekapituliert werden. Daß und wie die Branchial-Nerven entstanden, läßt der Ontogenese-Ablauf nicht erkennen.

In dem gebotenen Cephalogenese-Modell wird im Ansatz die alte Segment-Theorie für den Wirbeltierkopf (in der Version, die der „Wurmtheorie" entspricht) übernommen, diese aber in die Ametamerie-Konzeption in der von STARCK formulierten Art übergeleitet. Es erweist sich, daß die Segment-Theorie den besseren promorphologischen Ansatz, die Ametamerie-Konzeption jedoch die zutreffende Situationsbeschreibung für die Verhältnisse an der Vertebraten-Wurzel liefert. Die Segment-Theorie ist zu simpel, indem sie die Abwandlungen des Kopfes durch die enorme Vergrößerung und die dabei sich notwendigerweise ergebenden nicht-rekapitulatorischen Neuerungen der Ontogenese nicht beachtet. Sie verfährt zu schematisch, wenn sie in den Kopfhöhlen Somiten und in den Branchialnerven dorsale Spinalnerven-Wurzeln sieht. Die Ametamerie-Theorie hat die Inhomologie der genannten Strukturen erkannt, die Bedeutung der Ontogenese für die Kopfgestaltung gesehen (besonders STARCK 1955, 1963), aber keinen befriedigenden Anschluß an die Chordaten-Vorläufer finden können.

Mit dem gebotenen Cephalogenese Modell wird in gewisser Hinsicht der alte Gegensatz von „Segment-Theorie" und „ametamerer Kopf-Deutung" aufgehoben, indem über die „Wurmtheorie" ein „metamerer Anschluß" der Chordaten an die niederen Coelomaten aufgezeigt, die Unterdrückung der Metamerie des Kopf-Bereiches der Vertebraten und seine ametamere im hinteren Kopf-Bereich branchiomere Neugliederung erschlossen und als kontinuierliches Modell vorgeführt wird.

Zum Abschluß sind noch einmal schlagwortartig die wichtigsten Punkte des Cephalogenese-Modells anzuführen. Der Vertebraten-Kopf kann auf dem Wege kontinuierlicher, funktionstüchtiger und funktionell interpretierter Übergänge in einer niederen Acranier-artigen Chordaten-Konstruktion entstanden gedacht werden. Dabei wurde der rostrale Körperabschnitt steifgestellt und aus dem Antriebssystem ausgegliedert. Die damit verbundene Auflösung des Chorda-Myo-

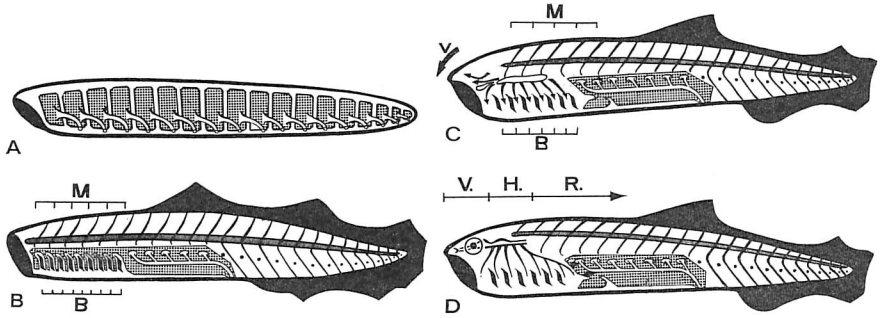


Abb. 13. Kopf-Modell der „Wurmtheorie".

A. Metamerer wurmförmiger Chordaten-Vorläufer ohne Kiemenspalten; segmentale Metanephridien.

B. Acranier-Stadium: die Muskeln sind in metamere Muskelblocks zerlegt; der gesamte Körper ist myomer gegliedert. Myomerie (M) und Branchiomerie (B) stimmen nicht überein.

C. Übergang zu den Vertebraten. Der vordere Körper-Abschnitt wird durch Skelett-Elemente steifgestellt, die Myomere reduziert (Teile der Muskeln werden zu Augenbewegern. Pfeile nach vorne, die ventralen Myomeren-Flügel — Pfeile nach unten und hinten — zu Branchialmuskeln.
Unter dem Einfluß der Gehirn-Entwicklung erfolgt eine Ausstülpung des Vorderkopf-Abschnittes nach vorne, V und Pfeil.

D. Vertebrat: 3-Teilung des Körpers. Der Vorderkopf-Abschnitt (V) ist nach rostral ausgewölbt, der branchial-bezogene Hinterkopf-Abschnitt (H) ist branchiomer untergliedert, die Myomerie ist hier verdrängt. Durch eine sekundäre Ausweitung hat sich der Kiemenapparat selbst in den vorderen Rumpfbereich eingedrängt. Im Rumpf (R) ist die Myomerie erhalten geblieben.

Problematik:

Die rekonstruierten kontinuierlichen Übergänge können nicht vollständig belegt werden, da die Ontogenese im Kopf-Abschnitt nicht vollkommen rekapitulatorisch verläuft. (Dieser Sachverhalt trifft auch für alle anderen Theorien ebenfalls zu.)

meren-Systems wird aus der Steifstellung durch Knorpelskelett-Bildungen erklärt, die wiederum durch die Entfaltung von Gehirn und Kopf-Sinnesorganen bedingt war. Das ursprünglich eine Wirkeinheit bildende Myomeren-System wird rostral teilweise zurückgebildet. Die der Reduktion verfallenden Myomere werden teilweise in neue Bewegungseinheiten, den Bewegungsapparat der Augen und des Kiemenkorbes, zerlegt und umgestaltet.

Das Cephalogenese-Modell integriert die morphologischen Sachverhalte und steht weder zu den Homologie-Beziehungen im Widerspruch, noch benötigt es unwahrscheinliche und widerlegte Homologien (Kopf-Höhlen als Somite und Branchial-Muskeln als dorsale Spinalnerven-Wurzeln, Entsprechung von Myomerie und Branchiomerie).

Eine Phase der postulierten Abwandlung ist morphologisch nicht sicher belegbar: die branchiomere Umgestaltung des Hinterkopf-Abschnittes tritt in der Ontogenese unvermittelt und nicht, wie für die Phylogenie gefordert, durch Zerlegung der Metamerie auf. Diese Lücke in der Rekapitulation ist als Abbreviation deutbar.

Wichtig ist, daß das Cephalogenese-Modell nicht isoliert steht, sondern sich an die „Wurmtheorie", das Phylogenese-Modell für die niederen Coelomaten und Chordaten anschließt. Gleichzeitig besteht eine wichtige Korrelation zu anderen Partial-Modellen für die Vertebraten-Entstehung. Das Auftreten des Kopfes ist an eine besonders leistungsfähige Stamm-Muskulatur gebunden, da der steife Kopf beim Schlängelschwimmen keinen Antrieb mehr erzeugt. Das Pendant zur Ausbildung des Kopfes ist die zunehmende Konzentration des Antriebs in der Schwanzflosse. Die Ausbildung des voluminösen Gnathostomen-Kopfes machte dann die Ausbildung von Auftrieb erzeugenden und ein aktives Steuern ermöglichenden Paarflossen nötig. Die Beziehung des Cephalogenese-Modells zum Partial-Modell „Schlängelschwimmen" kann hier nur angedeutet werden. Eine eingehende Darstellung wird an anderer Stelle erscheinen.

Die „Wurmtheorie", die in früheren Schriften eingehend dargestellt wurde, ist mit dem hier gebotenen Aufsatz weitergeführt (Gutmann 1966, 1967, 1968). Dabei ist nicht der hypothetische Gehalt der Ausgangstheorie erhöht, sondern weiteres Faktenmaterial durch Aufweis der historischen (phylogenetischen) und der funktionellen Beziehungen in einen durch diese Sachverhalte gestützten Rahmen gebracht. Die Erweiterung der „Wurmtheorie" zeigt darin ihren Erklärungswert; nur dieser rechtfertigt eine Theorie. Da nun aber die Kopf-Entstehung faktisch nicht belegbar ist, muß sie Theorie bleiben, obgleich sie viele Sachverhalte ordnet. Von einer Theorie ist zu fordern, daß sich Schlüsse und Fragen aus ihr ableiten lassen. Der heuristische Wert des Cephalogenese-Modells wäre daher daran zu erweisen, daß die morphologischen und funktionellen Verhältnisse der Kopfgliederung bei den niederen Vertebraten sich aus ihm ableiten ließen. Daß dies möglich ist, kann nur durch weitere, auf Untersuchungen sich stützende Darstellungen nachgewiesen werden.

Die vorgelegte Schrift skizziert das Cephalogenese-Modell für die Vertebraten nur recht grob. Angemessen wäre eine sehr viel eingehendere Darstellung, die jedoch erst zu einem späteren Zeitpunkt geboten werden soll. Für den Zusammenhang der promorphologischen Versuche des Verfassers, die in erster Linie auf die Herleitung und Mechanik des Bewegungsapparates abzielen, ist der Nachweis wichtig, daß die „Wurmtheorie" auch eine adäquate und widerspruchsfreie Derivation des Vertebraten-Kopfes gestattet.

5. Zusammenfassung.

Eine teilweise neue Konzeption für die Entstehung des Kopfes der Vertebraten wird in Form eines kontinuierlichen Modells geboten und als Fortsetzung der „Wurmtheorie" für die Chordaten-Evolution formuliert.

An der Basis des Vertebraten-Stammes stand ein *Branchiostoma*-ähnlicher Organismus. Er zeichnete sich durch einen bis rostral durchgehenden Chorda-Myomeren-Apparat, Sklerocoele und Branchiozoele und eine geringere Zahl an Kiemenspalten aus. Beim Übergang zu den Vertebraten wurden die Sklerocoele und Branchiocoele durch Bindegewebe verfüllt, das den Mutterboden für die Skelett-Bildungen der Vertebraten darstellte.

Der Kopf entwickelte sich dadurch, daß von rostral her das Myomeren-System aufgelöst wurde und gleichzeitig Skelett-(Knorpel-)Versteifungen sich ausbildeten. Damit ergab sich die Möglichkeit der Neugestaltung des rostralen Neuralrohr-Bereiches. Nase und Augen traten als Gehirnteile durch Auswölbung nach rostral auf; der Nase ordnete sich das Telencephalon, den Augen das Dien- und Mesencephalon zu. Der Vorderkopf entstand.

Die reduzierten Kopf-Myomere wandelten sich zum Teil zu Augenmuskeln um; ein anderer Teil griff auf den Branchial-Apparat über, der damit aktiv beweglich wurde. Im hinteren Kopf-Bereich (über den Branchialbögen) setzte mit Auflösung der Myomere eine branchiomere Untergliederung sich durch (die metameren Nerven wurden in branchiomere umgewandelt). Gleichzeitig dehnte sich der bewegliche Kiemenkorb nach hinten aus und zog den Vagus als Sammelnerv für die hinteren Kiemenbögen mit sich. Die hinteren Kiemenbögen konnten keine Branchialnerven ausbilden, da dorsal die Myomerie noch intakt war und den Zugang zum Neuralrohr versperrte. Im Hinterkopf-Bereich setzt sich die Branchiomerie gegen die Myomerie durch; der Hinterhirn-Abschnitt hat sich dem Kiemen-Apparat zugeordnet.

Strömungsempfindliche Sinnesorgane bilden sich im Seitenlinien-System aus; ein Teil desselben wird zum Gleichgewichts-Sinnesorgan mit eigenen Nerven-Verbindungen, die sich aus den zugehörigen Branchialnerven lösten und den 8. Gehirn-Nerven bildeten. Der Vagus dehnt sich nach caudal auf Herz und Darm aus und koppelt so Respirations-, Nahrungsaufnahme-, Verdauungs- und Kreislaufsysteme mit dem Branchial-Abschnitt des Nervensystems, wo ein übergeordnetes Zentrensystem entsteht. Die komplizierte Durchgliederung des Gehirns und der Sinnesorgane setzte eine zunehmende Versteifung und Verfestigung des Kopfbereiches voraus.

Die Versteifungen des Kopfes bestehen aus
a) den Trabekeln im Vorderkopf-Bereich,
b) den Parachordalia im Hinterkopf-Bereich
(Parachordalia und Trabekel bilden eine Längsversteifung des Kopfes),
c) den Visceralknorpeln im Kiemendarm,
d) den Knorpelversteifungen und Kapseln um Gehirn und Sinnesorgane.

Erst nachdem die Kopfkonfiguration sich entwickelt hatte, trat als äußere Querschnittsversteifung das Dermalskelett auf.

Die Agnathen weisen schon die typische Kopf-Konfiguration auf, doch repräsentieren sie ein früheres Niveau der Cephalogenese als die Gnathostomen. Folgende Eigenheiten belegen dies:

a) die postotischen Somite sind noch funktionstüchtig,
b) ein deutliches Cerebellum ist (noch) nicht ausgebildet,
c) der Branchial-Apparat ist kieferlos und in seinem Skelett-Korb elastisch angelegt.

Der Gnathostomen-Kopf ist weiterentwickelt, da
a) der Kopf am Hinterende durch angeschmolzene segmentale Elemente verlängert ist,
b) ein Kiefermechanismus im stärker hebelnd bewegten Branchial-Apparat aufgetreten ist,
c) ein deutliches Cerebellum als Orientierungs- und Koordinationszentrum für die Bewegungen im Raum ausgebildet ist.

In der Diskussion wird die Widerspruchsfreiheit des Cephalogenese-Modells zu den morphologischen Sachverhalten skizziert.

Für den promorphologischen Kontext der Arbeiten des Verfassers ist wichtig, daß die „Wurmtheorie" sich auch hinsichtlich des Kopfes bis ins Vertebraten-Niveau der Chordaten-Evolution verlängern läßt.

Schriften.

Ahlborn, F. (1884): Über die Segmentation des Wirbeltierkörpers. Z. wiss. Zool. **40**: 309-330; Leipzig.

Ayers, H. (1921): Vertebraten Cephalogenese. — J. Comp. Neurol., **33**: 1-43; Philadelphia.

Balfour, F. M. (1878): Monograph on the development of Elasmobranch fishes. — Clarendon Press; London.

Beer, G. R. (1924): The prootic somites of *Heterodontus* and of Amia. — Quart. J. micr. Sc., **68**: 17-38; London.

— — — (1924): Contribution to the study of the development of the head in *Heterodontus*. — Quart. J. micr. Sc., **68**: 39-65; London.

— — — (1931): The development of the skull of *Scyllium (Scyliorhinus) canicula* (L.). — Quart. J. micr. Sc., **74**: 593-645; London.

— — — (1931): On the nature of the Trabecula Cranii. — Quart. micr. Sci., **74**: 101-831; London.

— — — (1937): The development of the vertebrate skull. — Clarendon Press. Oxford.

Bone, Q. (1960): The central nervous system in *Amphioxus*. — J. Comp. Neurol., **115**: 27-64; Philadelphia.

Damas, H. (1935): Contribution à l'étude de la métamorphose de la tête de la Lamproi. — Arch. Biol., **46**: 191-227; Liège, Paris.

— — — (1944): Recherches sur le développement de *Lampetra fluviatilis* L. — Arch. Biol., **55**: 1-284; Liège Paris.

— — — (1955): Le branchie pr'spiraculaire des Cephalaspides. — Ann. Soc. roy. Zool. Belge, **85**: 89-102; Brüssel.

Dart, R. (1924): The anterior end of the neural tube and the anterior end of the body. — J. Anat., **58**: 182-205; Cambridge.

Delsman, H. C. (1913): Der Ursprung der Wirbeltiere. — Mitt. Zool. Stat. Neapel, **20**: 648-710; Berlin.

DENSION, R. H. (1963): The early history of the vertebrate calcified skeleton. — Clinical Orthopaedics, **31**: 141-151; Philadelphia.

DOHRN, A. (1875): Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Functionswechsels. — Leipzig.

— — — (1886): Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VII. Entstehung und Differenzierung des Zungenbein- und Kiefer-Apparates der Selachier. — Mitth. Zool. Stat. Neapel, **6**: 1-48; Berlin.

— — — (1886): Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VIII. Die Thyreoidea bei *Petromyzon, Amphioxus* und den Tunicaten. — Mitth. Zool. Stat. Neapel, **6**: 49-92; Berlin.

— — — (1886): Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IX. Die Bedeutung der unpaaren Flossen für die Beurteilung der generalogischen Stellung der Tunicaten und des *Amphioxus,* und die Reste der Beckenflosse bei *Petromyzon.* — Mitth. Zool. Stat. Neapel, **6**: 399-480; Berlin.

— — — (1902): Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XVIII. Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachier-Embryonen. Thatsächliches. Mitth. Zool. Stat. Neapel, **15**: 1-279; Berlin.

— — — (1902): Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 22. Weitere Beiträge zur Beurteilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. — Mitth. Zool. Stat. Neapel, **15**: 555-654; Berlin.

— — — (1906): Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 23. Die Mandibularhöhle der Selachier. — Mitth. Zool. Stat. Neapel, **17**: 1-294; Berlin.

FOX, H. (1961): The segmentation of components in the hind region of the head of *Neoceratodus* and their relation to the pronehric tubules. — Acta Anat., **47**: 156-163; Basel.

FLOOD, P. R. (1966): A peculiar mode of muscular innervation in *Amphioxus.* — J. Comp. Neurol. **126**: 181-218; Philadelphia.

FRANZ, V. (1923): Haut, Sinnesorgane und Nervensystem der Akranier. — Jen. Z. Natw., **59**: 401-526; Jena.

— — — (1924): Die Geschichte der Organismen. — Fischer Verlag, Jena.

— — — (1925): Morphologische und ontogenetische Akranierstudien über Darm, Trichter, Zölomderivate, Muskulatur und Bindegewebsformation. — Jen. Z. Natw., **61**: 407-468; Jena.

— — — (1925): Beiträge zur näheren Ergründung des Verhältnisses zwischen Lanzettfisch und Wirbeltier. — Biol. Zbl., **46**: 24-38; Leipzig.

— — — (1933): Das Gefäßsystem der Acranier. — In: BOLK, L. & GÖPPERT, E. & KALLIUS, E. & LUBOSCH, W. Hdb. Vergl. Anat. Wirbeltiere, **6**: 451-467; Urban & SCHWARZENBERG, Wien.

FRORIEP, A. (1882): Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. — Arch. Anat. Entwgesch., : 278-302; Leipzig.

— — — (1892): Zur Frage der sogenannten Neuromerie. — Verhdal. Anat. Ges. 6. Versamml. Wien 7.-9. Juni VII. Jahrg.: 162-167.

— — — (1905): Die occipitalen Urwirbel der Amnioten im Vergleich mit denen der Selachier. — Verh. Anat. Ges., **19**: 111-120; Fischer Jena.

GASKELL, M. D. (1897): Über den Ursprung der Wirbeltiere. — Anat. Anz. Cb. wiss. Anat., **13** (17): 503-529; Jena.

— — — (1916): Origin of the vertebrates. — Proc. Linn. Soc. London, **122**: 9-15; London.

GIERSBERG, H. & RIETSCHEL, P. (1967): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. — **1**; G. Fischer-Verlag; Jena.

GOODRICH, E. S. (1958): Studies on the structure and development of vertebrates I & II. — Dover Publ. Inc., New York, London.

GREGORY, W. K. (1936): The transformation of organic designs. A review of the origin and deployment of the earlier vertebrates. — Biol. Rev., **11**: 311-344; Cambridge.

GROSS, W. (1963): Herkunft und Entstehung der Wirbeltiere in der Sicht OTTO JAEKEL's. — Paläont. Z., **37**: 32-48; Stuttgart.

GUTMANN, W. F. (1966a): Zu Bau und Leistung von Tierkonstruktionen 3. Die Lage der inneren Organe in „rückstoßschwimmenden" Tieren. — Natur u. Mus. **96**: 195-204; Frankfurt am Main.

— — — (1966b): Funktionsmorphologische Beiträge zur „Gasteraea-Coelumtheorie". — Senckenbergiana biol., **47**: 225-250; Frankfurt am Main.

— — — (1966c): Die Funktion der Myomere in phylogenetischer Sicht. — Senckenbergiana biol., **47**: 155-160; Frankfurt am Main.

— — — (1966d): Coelomgliederung, Myomerie und die Frage der Vertebraten-Antezedenten. — Z. Zool. Syst. Evol., **4**: 13-57; Frankfurt am Main.

— — — (1966e): Zu Bau und Leistung von Tierkonstruktionen 7. Die Laminarspindelform wasserlebender Organismen. — Natur u. Museum, **96**: 275-281; Frankfurt am Main.

— — — (1967a): Zu Bau und Leistung von Tierkonstruktionen 8. Muskelfunktion und Körperbau. — Natur u. Mus., **97**: 59-69; Frankfurt am Main.

— — — (1967b): Nachtrag zur Wurmtheorie der Chordaten-Evolution. — Z. Zool. Syst. Evol., **5**: 314-332; Frankfurt am Main.

— — — (1967c): Die Entstehung des Coeloms und seine phylogenetische Entwicklung im Deuterostomier-Stamm. — Zool. Anz., **179**: 109-131; Leipzig.

— — — (1967d): Das Dermalskelett der fossilen „Panzerfische" funktionell und phylogenetisch interpretiert. — Senckenbergiana lethaea, **48**: 277-283; Frankfurt am Main.

— — — (1968a): Die Embryonal-Entwicklung des Menschen und die Stammesgeschichte der Wirbeltiere. — Natur u. Mus., 98: 64-70; Frankfurt am Main.

— — — (1968b): Die funktionelle Beziehung von Achsenskelett- und Stamm-Muskel-Apparat der fischartigen Vertebraten. — Senckenbergiana biol., **49** (3/4): 265-272; Frankfurt am Main.

— — — (1968c): Die Evolution der Leibeshöhle im Wirbeltierstamm. — Aufsätze u. Reden senckenb. naturf. Ges., **16**: 1-50; Frankfurt am Main.

— — — (1969): Acranier und Hemichordaten, ein Seitenast der Chordaten. — Zool. Anz., **182**: 1-26; Leipzig.

— — — (1970): Das Schlängelschwimmen im Chordatenstamm. — Abh. senck. naturf. Ges. (im Druck); Frankfurt am Main.

HATSCHEK, B. (1882): Studien über die Entwicklung des *Amphioxus.* — Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, **4**: 1-88; Wien.

— — — (1888): Über den Schichtenbau von *Amphioxus.* — Anat. Anz., 3: 662-667; Jena.

— — — (1892): Die Metamerie des *Amphioxus* und des *Ammocoetes.* — Verhdl. Anat. Ges. 6. Versamml. Wien **7**: 137-162; Jena.

HILL, C. (1899): Primary segments of the vertebrate head. — Anat. Anz., **16**: 353-369; Jena.

HOFER, H. (1948): Zur Kenntnis der Suspensionsformen des Kieferbogens und deren Zusammenhänge mit dem Bau des knöchernen Gaumens und mit der Kinetik des Schädels bei den Knochenfischen. — Zool. Jb. Anat. Ontog., **69**: 321-404; Jena.

HOLMGREN, N. (1941): Studies on the head of fishes. — Acta zool., **22**: 1-100; Stockholm.
— — — (1942): Studies on the head of fishes. — Acta Zool., **23**: 129-261; Stockholm.
— — — (1943): Studies on the head of fishes. — Acta zool., **24**: 1-188; Stockholm.

HOLMGREN, N. & STENSIØ, E. (1936): B. Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. — In Hdb. Vergl. Anat. Wirbeltiere **4**: 233-500; Urban & Schwarzenberg, Berlin, Wien.

JANDER, R. (1966): Die Phylogenie von Orientierungsmechanismen der Arthropoden. — Zool. Anz. Suppl. **269**: 266-305; Leipzig.

JARVIK, E. (1960): Theories de l'évolution des vertébrés. — Masson & Cie., Paris.
— — — (1965): On the origin of girdles and paired fins. — Israel J. Zool., **14**: 141-172; Tel Tviv.

KERR, G. (1919): Textbook of Embryology II. — Macmillan Comp., London.

KINGSBURY, B. F. & ADELMANN, H. B. (1924): The morphological plan of the head. — Quart. J. micr. Sci., **68**: 239-285; London.

KOLTZOFF, N. K. (1899): Metamerie des Kopfes von *Petromyzon planeri.* — Anat. Anz. **16**: 510-523; Jena
— — — (1902): Die Entwicklungsgeschichte des Kopfes von *Petromycon planeri.* — Bull. Soc. Imp. Nat., **1**: 259-589; Moskau.

KÜHN, A. (1950): ANTON DOHRN und die Zoologie seiner Zeit. — Publ. Staz. Zool. Napoli, Suppl.: 1-205; Neapel.

KUHN-SCHNYDER, E. (1953): Die Geschichte der Wirbeltiere. — Benno-Schwabe & Co., Basel.

MARINELLI, W. (1936): Cranium und Visceralskelett. — In: BOLK, L. & GÖPPERT, E. & LUBOSCH, W.: Hdb. vergl. Anat. Wirbeltiere, **4**: 207-232; Urban & Schwarzenberg, Berlin, Wien.

NEAL, H. V. (1896): A summary of studies on the segmentation of the nervous system in *Squalus acanthias.* — Anat. Anz., **12**: 377-391; Jena.
— — — (1897): The segmentation of the nervous system in *Squalus acanthias.* — Bull. Mus. comp. Zool., **31**: 147-295; Cambridge Mass.
— — — (1918): The history of the eye muscles. — J. Morph., **30**: 433-453; Cambridge Mass.

PACKARD, A. (1966): Operational convergence between Cephalopods and fish; an Exercise in functional Anatomy. — Arch. zool. Ital., **51**: 523-542; Turin.

PFLUGFELDER, O. (1962): Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere. — G. Fischer, Jena.

REMANE, A. (1950): Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. — Verhdl. dtsch. Zool. Ges. Mainz 1949: 16-23; Leipzig.
— — — (1963): Über die Homologisierungsmöglichkeiten bei Verbindungsstrukturen (Muskeln, Blutgefäße, Nerven) und Hohlräumen. — Zool. Anz., **170**: 481-489; Leipzig.
— — — (1967): Die Geschichte der Tiere. — In: Die Evolution der Organismen; **1**, 3. Aufl.; Stuttgart.

ROMER, A. S. (1966): Vertebrate Paleontology. — University Chicago Pross., Chicago, London.

SCHNEIDER, A. (1879): Beiträge vergl. Anat. Entw.-Gesch. Wirbelthiere; Berlin.

SEWERTZOFF, A. N. (1898): Die Metamerie des Kopfes von *Torpedo.* — Anat. Anz., **14**: 278-282; Jena.
— — — (1931): Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. — Gustav Fischer, Jena.

SIEWING, R. (1960): Über morphologische morphogenetische Vorgänge und deren Bedeutung für die Keimblattlehre. — Zool. Anz., **164**: 368-380; Leipzig.
— — — (1967): Diskussionsbeitrag zur Phylogenie der Coelomaten. — Zool. Anz., **179**: 132-176; Leipzig.
— — — (1969): Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. — Verlag Paul Parey; Hamburg, Berlin.

STARCK, D. (1937): Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopf der Urodelen. — Gegenbaurs Morph. Jahrb., **79**: 358-435; Leipzig.
— — — (1943): Die Bedeutung der Entwicklungsphysiologie für die Vergleichende Anatomie, erläutert am Beispiel des Wirbeltierkopfes. — Biol. gen., **17**: 481-510; Wien.
— — — (1955): Embryologie. — Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
— — — (1963): Die Metamerie des Kopfes der Wirbeltiere. — Zool. Anz., **170** (11/12); Leipzig.

STENSIØ, E. (1958): Les Cyclostomes fossilis ou Ostracodermes. — In GRASSE, P.: Traité de Zool., **13**: 173-425; Masson & Cie., Paris.
— — — (1963): The Brain and the cranial nerves in fossil lower craniata vertebrates. — Skr. norske videnskaps-Akad. Oslo mat.-natw. Kl., **13**: 1-120; Oslo.

STUDNICKA, F. K. (1912): Über die Entwicklung und die Bedeutung der Seitenaugen von Ammocoetes. — Anat. Anz., **41** (20/21): 561-578; Jena.

VEIT, O. (1947): Über das Problem Wirbeltierkopf. — Thomas, Kempen.

VOGEL, E. (1925): Rudimente des brachialen Coeloms bei einem menschlichen Embryo. — Z. Anat. Entwgesch. **77**: 226-233; München, Berlin.

WAHLERT, G. v. (1968): *Latimeria* und die Geschichte der Wirbeltiere. — G. Fischer-Verlag; Stuttgart.

WALLS, G. L. (1939): Origin of the vertebrate eye. — Arch. Ophthalmol., **22**: 452-486; New York.
— — — (1963): The vertebrate eye. — Hafner Publ. Comp. New York, London.

WEDIN, B. (1949): The anterior mesoblast in some lower vertebrates. — Akad. Avdhdl., (Hakan Ohlsson); Lund.
— — — (1955): Embryonic segmentation in the head. — Malmö.

WIJHE, J. W. (1889): Die Kopfregion der Cranioten beim *Amphioxus,* nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. — Anat. Anz., **4**: 558-566; Jena.
— — — (1906): Die Homologisierung des Mundes des *Amphioxus* und die primitive Leibesgliederung der Wirbeltiere. — Petrus Camper, **4**: 65-102; Haarlem, Jena.

WILLEY, A. (1894): *Amphioxus* and the ancestry of the vertebrates. — Macmillan Co. New York.

YOUNG, J. Z. (1962): Live of the Vertebrates. — Clarendon Press, Oxford.

ZIEGLER, H. E. (1908): Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere. — Jena. Z. Natw., **43**: 653-683; Jena.

Danksagung: Herrn Professor Dr. D. STARCK danke ich für die kritische Diskussion des vorgelegten Cephalogenese-Modells.