

Protokoll

Schädel und Skelett der Wirbeltiere

Till Biskup

Matrikelnummer: 155567

11. Februar 2000

Aufgaben

1. Beschreiben Sie das Vorgehen bei der Homologisierung von Knochen!
2. Erläutern Sie die Atmung bei Fröschen und Säugetieren!
3. Skizzieren Sie Bau und Bildung der Säugerzähne!

1 Homologisierung von Knochen

Die Homologie beschreibt die "strukturelle Ähnlichkeit, die durch gemeinsame Information aus einem Informationsspeicher zustande kommt." (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95) Im Sinne von OSCHER sind homologe Strukturen also Strukturen, deren nicht zufällige Übereinstimmung auf gemeinsamer Information beruht. Homologie setzt somit Informationstransfer voraus. Als Kanäle dieser Informationsübertragung in der Biologie kommen grundsätzlich drei Möglichkeiten in Betracht: (1) die Vererbung, hierdurch entstehende Homologien sind die Erb-Homologien im Sinne WICKLERS, sie belegen die phylogenetische Verwandtschaft der durch sie verbundenen Gruppen, (2) das Lernen mit den daraus resultierenden Traditions-Homologien (WICKLER), die für phylogenetische Aussagen allerdings unbrauchbar sind, und schließlich (3) die Prägung.

Für alle Ebenen der Homologisierung, sei es nun die organismische Ebene, also die Homologisierung von Organen, Geweben oder Zellstrukturen, zu denen demzufolge auch die Homologisierung der Knochen zählt, die Homologisierung komplexer Verhaltensweisen im Rahmen der Verhaltens-Homologisierung, die Stoffwechsel- oder Sequenz-Homologisierung, letztere im Bereich von Makromolekülen, gelten die Homologiekriterien, wie sie REMANE (1952) aufstellte, wenn auch, wie aus ihrer Formulierung hervorzugehen scheint, eher für die Homologisierung auf organismischer Ebene. Da ich ihre Bedeutung recht hoch einschätze, seien diese drei Kriterien im folgenden im Wortlaut, zitiert nach (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95), genannt:

1. Kriterium der Lage
"Homologie ergibt sich bei gleicher Lage in einem vergleichbaren Gefügesystem."
2. Kriterium der spezifischen Qualität
"Ähnliche Strukturen können auch ohne Rücksicht auf gleiche Lage homologisiert werden, wenn sie in zahlreichen Sondermerkmalen übereinstimmen. Die Sicherheit wächst mit dem Grad der Komplikation und Übereinstimmung der verglichenen Struktur."

3. Kriterium der Kontinuität

“Selbst unähnliche und verschieden gelagerte Strukturen können als homolog erklärt werden, wenn zwischen ihnen Zwischenformen nachweisbar sind, so daß bei Betrachtung zweier benachbarter Formen die unter 1. und 2. angegebenen Bedingungen erfüllt sind. Die Zwischenformen können der Ontogenie der Strukturen entnommen sein oder echte systematische Zwischenformen sein.”

Konkret auf ein Beispiel bezogen bedeutet das also, daß man auf rein anatomischer Ebene, und im konkreten Fall sogar fast ausschließlich mit dem ersten Homologie-Kriterium REMANES, die Knochen der Extremitäten der Tetrapoden homologisieren kann. Zwar sind die einzelnen Knochen auffällig in ihrer Form verschieden, namentlich Oberarmknochen, Speiche und Elle, Handwurzelknochen, Mittelhandknochen und Finger, ihre Lage im Gefügesystem ist jedoch immer gleich und ermöglicht so eine eindeutige Homologisierung. (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

Es sei an dieser Stelle nicht verschwiegen, daß die Homologie, ursprünglich von OWEN (1843) als Begriffspaar “Homologon–Analogon” eingeführt, in ihrer ursprünglichen Definition noch keinen Bezug zur hier schon erwähnten phylogenetischen Abstammung der Tiere hatte. Doch auch die Aufnahme der gemeinsamen Abstammung in die Homologiedefinition, wie wir sie im dritten Kriterium REMANES verwirklicht finden, ist für die Fragen der Phylogenetischen Systematik noch zu allgemein, hier setzen die von HENNIG (1950) definierten “Homologie-Kategorien” Apo- und Plesiomorphie an. (WEHNER und GEHRING, 1995)

2 Atmung bei Fröschen und Säugetieren

Ein Thema, das schon im Zusammenhang mit der Besprechung des hypothetischen Landganges der Wirbeltiere von großer Bedeutung war, tritt auch bei einer näheren Betrachtung der Atmung von Fröschen und Säugetieren wieder auf den Plan: der Vergleich zwischen den beiden Medien Wasser und Luft. Daher möchte ich in einem ersten Punkt, bevor ich auf die beiden Gruppen Anura und Mammalia eingehe, einige grundlegende Gedanken zur Atmung vorwegnehmen.

2.1 Grundlagen der Atmung in Wasser und Luft

Da alle Atmungsorgane der Vertebrata den eigentlichen Gasaustausch über den Weg der Diffusion vollziehen, gelten für sie alle, ob es nun Kiemen oder Lungen sind oder die Haut des Tieres ist, zwei Anforderungen: Sie müssen eine möglichst große Oberfläche mit einer möglichst kleinen Diffusionsstrecke, also einer gerignen Dicke der respiratorischen Epithelien, verbinden. Diese Voraussetzungen, die sich mathematisch formuliert im FICKSchen Diffusionsgesetz wiederfinden, bedürfen keiner weiteren Erklärung, ergeben sich m. E. intuitiv.

Nun gibt es, einmal abgesehen von der Haut, die, wenn sie zu einen hohen Anteil an der Gesamtatmung übernimmt, ebenfalls Sonderbildungen zeigen kann, zwei verschiedene Typen von Atmungsorganen bei Vertebrata, Kiemen und Lungen. Unabhängig vom Atemmedium werden Kiemen grundsätzlich als Ausstülpungen der respiratorischen Oberfläche definiert, die ohne Frage sekundär in einer Körperhöhlung eingeschlossen werden können, wie wir es beispielsweise von den Fischen kennen, Lungen dagegen sind immer Einstülpungen der Körperoberfläche. Wie erwartet dienen Kiemen allgemein der Atmung im Wasser, Lungen hingegen der Luftatmung, doch die Definition dieser beiden Organtypen über ihre Anatomie und nicht über das Respirationsmedium ist deshalb so wichtig, weil es, wie so oft, auch hier Ausnahmen von dieser Regel gibt. So besitzen beispielsweise Holothuroidea (Seegurken) Wasserlungen, der zu den Crustacea zählende *Birgus latro*, mit deutschem Namen als Palmenlieb bekannt, “which has adopted an almost completely terrestrial existence (including climbing coconut palms), has gills that are sufficiently rigid to remain useful for respiration in air.” (SCHMIDT-NIELSEN, 1997)

	Water	Air	Ratio: water/air
O ₂ concentration (liter/liter)	0.007	0.209	~ 1:30
Density, ρ (kg/liter)	1.000	0.0013	~ 800:1
Dynamic viscosity, (cP)	1	0.02	50:1
Heat capacity (cal/liter °C)	1000	0.31	~ 3000:1
Heat conductivity (cal/s cm °C)	0.0014	0.000 057	~ 25:1
Diffusion coefficient D_{O_2} (cm ² /s)	0.000 025	0.198	~ 1:8000
Diffusion coefficient D_{CO_2} (cm ² /s)	0.000 018	0.155	~ 1:9000
Diffusion constant, K_{O_2} (cm ² /atm min)	34×10^{-6}	11	~ 1:300 000
Diffusion constant, K_{CO_2} (cm ² /atm min)	850×10^{-6}	9.4	~ 1:11 000
Liters of medium per liter O ₂	143	4.8	~ 30:1
Kilograms of medium per liter O ₂	143	0.0062	~ 23 000:1

Tabelle 1: Comparison of air and water as respiratory medium, (SCHMIDT-NIELSEN, 1997)

Wo liegt nun der besondere Unterschied zwischen diesen beiden Formen der Atmung, der Atmung im Wasser und der Luftatmung? Wie die zugegebenermaßen ausführliche Darstellung in Tab. 1 erkennen läßt, besitzt Wasser nicht nur die dreißigfache Dichte und die fünfzigfache Viskosität von Luft, zusätzlich ist die Diffusionsgeschwindigkeit von Sauerstoff in Wasser wesentlich geringer als in Luft, und die Masse an Atemmedium, die bewegt werden muß, um einen Liter Sauerstoff an den Atmungsorganen vorbeiströmen zu lassen, ist für Wasser um einen Faktor der Dimension 10^4 höher als für Luft. Alle diese Parameter zeigen, daß die Atmung im Wasser gegenüber der Luftatmung mit enormen Schwierigkeiten verknüpft ist. Trotzdem erreichen im Wasser lebende Tiere teilweise erstaunliche Leistungen und Stoffwechselraten, besitzen also auch dementsprechend effektive Atmungsorgane. Ein wichtiger Aspekt für die Erklärung, wie diese Leistungsfähigkeit überhaupt erreicht werden kann, wo wir doch gesehen haben, wie ungleich schwieriger die Aufnahme von Sauerstoff aus Wasser ist, liegt im Auftrieb des Wassers begründet, der es im Gegensatz zum verschwindend geringen Auftrieb der Luft ermöglicht, respiratorische Strukturen größter Feinheit zu verwirklichen, da diese nur soweit versteift werden müssen, daß sie nicht in sich zusammenfallen, jedoch keine Notwendigkeit besteht, sich selbst tragen zu können.

Nach dieser etwas weiter ins Detail gehenden allgemeinen Einführung möchte ich mich zunächst der Atmung der Anura zuwenden, um danach vergleichend auf die Mammalia einzugehen.

2.2 Frösche (Anura)

Trotz ihres verhältnismäßig trägen Stoffwechsels und des daraus resultierenden geringen Sauerstoffbedarfs besitzen die Anura mannigfaltigere Atemeinrichtungen als jede andere Tiergruppe. Das beruht teils auf alten ererbten Anlagen, teils ist es als Anpassung an die Lebensweise aufzufassen. (GRZIMEK und LADIGES, 1993) Nach HOFRICHTER (1998) sind der Wasseratmung als respiratorische Organe die Kiemen, das Mundhöhlenepithel und die Haut zuzuordnen, die Luftatmung findet dagegen überwiegend durch die Lunge statt. Beide Atmungsarten werden in unterschiedlichem Ausmaß, meist sogar parallel, benutzt. Ganz allgemein könnte man vielleicht sagen, Larven atmeten durch Kiemen, Adulti mittels Lungen, doch gibt es sehr viele Ausnahmen von dieser Regel, daß sie allenfalls als erste grobe Näherung betrachtet werden kann.

Die Kiemen entsprechen entwicklungsgeschichtlich denen der Fische. Wie die Larven der Urodela besitzen auch diejenigen der Anura zunächst äußere Kiemen, diese werden jedoch rasch durch innere Kiemen ersetzt, die besser geschützt sind. Der Grund, warum Urodelen nicht auch diesen und weitere Vorteile innenliegender Kiemen, zu nennen wäre hier die Reduktion des Wasserwiderstandes, nutzen, wird von GRZIMEK und LADIGES (1993) in der Ernährungsweise der Larven gesehen. So ernähren sich Anuren-Larven von Planktonlebe-

wesen und Zerreibsel von Pflanzen und Tieren, während die Larven der Urodela größere Beutetiere unzerteilt verschlingen, wobei innenliegende Kiemen schlicht mechanisch hinderlich wären.

Da die Körperhaut bei allen Lurchen der Atmung dient, ist sie reich mit Blutgefäßen versorgt. Flossensäume und Hautlappen, die während des Wasserlebens ausgebildet werden, unterstützen die Atmung durch Oberflächenvergrößerung. Auch die Schleimhaut des Mundraumes hat bei allen Lurchen respiratorische Funktion.

Im Gegensatz zu den Mammalia sind die Lungen der Amphibia einfach gebaute Organe, bei vielen Urodelen finden wir sogar überhaupt keine Lungen, ein Faktum, auf das ich später noch eingehen möchte, und auch bei Anura haben sie neben der Respiration insbesondere große Bedeutung für Lautäußerungen. Mit der Existenz der verwickelten Atemeinrichtungen der Amphibia gehen grundlegende Änderungen des Kreislaufsystems im Vergleich zu anderen Wirbeltieren, insbesondere zu den Fischen, einher. Das wichtigste dieser Merkmale ist der Besitz zweier Herzvorkammern, deren linke das aus den Lungen zurückfließende Blut aufnimmt, während die rechte vom Körperkreislauf gespeist wird. In der Hauptkammer kommt es teilweise zur Durchmischung des Blutes beider Vorkammern, allerdings aufgrund anatomisch bedingter günstiger Strömungsrichtungen bei weitem nicht so stark, wie oftmals suggeriert wird.

2.2.1 Kiemenatmung

Atmung durch Kiemen tritt im hier angestellten Vergleich zwischen Anura und Mammalia nur bei Anura auf, hier allerdings auch nur bei den Larvenstadien. Kiemenatmung nach der Metamorphose kommt nur bei Urodelen vor, eines der bekannten Beispiele hierfür ist *Axolotl*. Größe, Form und Feinbau der Kiemen sind sehr unterschiedlich, wesentliche Kriterien für Effektivität eine große Oberfläche, ein dünnes Kiemenepithel sowie ein dichtes Kapillarnetz. Eine weitere Effektivitätssteigerung ist durch ein Gegenstromsystem möglich, das die Sauerstoffaufnahme durch das Blut begünstigt. (HOFRICHTER, 1998)

Besondere Aufmerksamkeit verdient in diesem Zusammenhang eine allgemeine Betrachtung der Ventilation der Kiemen. Da in vollkommen stillem Wasser der die Kiemen unmittelbar umgebende Wasserfilm sehr schnell frei von Sauerstoff ist, ist eine ständige Erneuerung dieses Volumens eine wichtige Voraussetzung für die kontinuierliche Aufnahme von Sauerstoff. Hierfür gibt es eine Menge unterschiedlicher Typen mechanischer Einrichtungen. Eine Bewegung der Kiemen durch das Wasser ist ausschließlich für kleine Organismen von praktischer Bedeutung, etwa einige aquatische Insektenlarven wie die Ephemeroidea. Die mit diesem Bewegungsmodus verbundene Schwierigkeit liegt darin, sehr viel Kraft für die Überwindung des Wasserwiderstandes aufwenden zu müssen, da dieser mit dem Quadrat der Geschwindigkeit der Kiemenbewegung durch das Wasser ansteigt. Die dadurch notwendige hohe mechanische Festigkeit steht ihrerseits im Widerspruch zu der für eine hohe Effektivität notwendigen geringen Dicke der respiratorischen Epithelien. Ein Beispiel für ein relativ großes Tier, das trotzdem diesen Weg der Kiemenventilation verwirklicht hat, ist der Salamander *Necturus*, "but the movements are very slow" (SCHMIDT-NIELSEN, 1997). Wesentlich weiter verbreitet als eine Bewegung der Kiemen ist die aktive Bewegung des Wassers über deren respiratorische Oberfläche. Als generelles Prinzip kann hierbei gelten, daß es effektiver ist, Wasser langsam über eine größere Oberfläche strömen zu lassen, als eine kleine Oberfläche stärker zu ventilieren.

2.2.2 Lungenatmung

Literatur: PENZLIN (1996)

Lungen sind die typische Atmungsorgane landbewohnender, also luftatmender Tiere. Sie stellen im Gegensatz zu den Kiemen keine feinhäutigen Ausstülpungen der Körperoberfläche, sondern ins Innere des Tierkörpers verlagerte Vergrößerungen der Atemfläche dar.

Ihr respiratorisches Epithel muß stets feucht bleiben, weshalb die Lungenhöhlen zur Verhinderung der Austrocknung nur durch mehr oder weniger schmale Öffnung mit der Außenwelt in Verbindung stehen. Die Ventilation spielt keine so große Rolle wie bei Kiemenatmern, da die Diffusion der Atemgase in der Luft viel schneller als im Wasser ist, wie aus Tab. 1 hervorgeht. In einigen Fällen reicht die Diffusion sogar aus, ein hinreichendes Gefälle der Partialdrücke für Sauerstoff und Kohlendioxid am respiratorischen Epithel aufrechtzuerhalten. Diese sogenannten Diffusionslungen sind im Gegensatz zu den für Vertebrata typischen Ventilationslungen nur bei verhältnismäßig kleinen Tieren verbreitet.

Während bei Kiemenatmern das Atemmedium an den Atemflächen vorbeizirkuliert, muß die Luft in der Lunge rhythmisch erneuert werden. Dieser Vorgang geschieht in zwei Phasen: Während der Expiration wird Luft aus der Lunge ausgestoßen, die Inspiration ist durch Luftaufnahme in die Lunge gekennzeichnet. In der Regel wird bei einem Atemzug nicht das gesamte Luftvolumen der Lunge ausgetauscht. Der CO_2 - und O_2 -Gehalt des bei maximaler Expiration in der Lunge verbleibende Luftvolumens, Residualvolumen genannt, wird daher allein durch Diffusion geregelt.

Wie schon angesprochen sind die Lungen der Amphibien verhältnismäßig einfach gebaut, sie weisen eine nur geringe Kammerung und einen großen zentralen Hohlraum auf. Da die Rippen bei rezenten Amphibien weitgehend zurückgebildet und bei den Anura mit Querfortsätzen der Wirbel verwachsen sind, eine Ausnahme stellen hier die Discoglossiden dar, sowie niemals das Sternum erreichen, kann die Atemluft nicht durch Erweiterung des Thorax in die Lunge gesogen werden, wie dies bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren der Fall ist. Daher muß die Luft bei Amphibien in die Lungen eingepreßt werden, was durch Heben des Mundhöhlenbodens bei geschlossenen Nasenlöchern bewerkstelligt wird.

Der gesamte Vorgang der Lungenventilation stellt sich bei Anura etwa wie folgt dar: Zunächst wird während einer Phase der Kehloszillation die Luft in der Mundhöhle durch Oszillation des Mundhöhlenbodens bei offenen Nasenlöchern, aber geschlossener Glottis (dem Lungengang) rhythmisch erneuert. Diese Mundraumbelüftung wird von Zeit zu Zeit unterbrochen, um die Lunge zu füllen oder zu entleeren. Dabei werden die Nasenöffnungen geschlossen. Die Expiration wird bei geöffneter Glottis durch Kontraktion der Bauchmuskulatur, unterstützt durch die Eigenelastizität der Lungenwand, bewerkstelligt, die ausgestoßene Luft vermischt sich mit der Frischluft in der Mundhöhle. Ohne zeitlichen Verzug folgt sogleich durch Heben des Mundhöhlenbodens die Inspiration, die in der Mundhöhle befindliche Mischluft wird dabei in die Lunge gepreßt. Dieser Vorgang der Ex- und Inspiration kann sich mehrere Male wiederholen und wird schließlich wieder von einer Periode der Kehloszillation abgelöst. Bemerkenswert an diesem Zyklus ist, daß niemals Frisch-, sondern immer nur Mischluft in die Lunge gelangt.

Größere Diskussionen gab und gibt es über die Bedeutung der Mundschleimhaut (oral mucosa) für die Respiration. Mit Ausnahme einiger Plethodontida, deren intensive Durchblutung der Mundschleimhaut auf größere Bedeutung für die Respiration schließen läßt, dürfte sie jedoch wahrscheinlich gering ausfallen.

2.2.3 Hautatmung

Auch wenn der Terminus "akzessorische Hautatmung", der lediglich darauf hinweist, daß es neben der Haut als Respirationsorgan auch spezialisierte Organe für diese Aufgabe gibt, vielleicht das Gegenteil vermuten läßt, hat die Hautatmung bei Anura einen mehr oder weniger großen Anteil an der Gesamtatmung. Zwar kann die Sauerstoffaufnahme durch die Lungen diejenige über die Haut übertreffen, die CO_2 -Abgabe erfolgt dagegen in jedem Falle vornehmlich über die Haut. Während der Winterruhe erfolgt der komplette Gasaustausch ausschließlich über die Haut, bei manchen Species, so etwa den Männchen des Haarfrosches *Trichobatrachus robustus*, werden als Sonderbildung zur Zeit der Paarung an Flanken und Schenkeln fingerförmige Hautwucherungen ausgebildet, die gut mit Blutgefäßen versorgt werden und dem zusätzlichen Gasaustausch während dieser Zeit dienen. (PENZLIN, 1996)

Prozentueller Anteil der Hautatmung an der Gesamtatmung

nach: FEDER & BURGGREN, 1986; aus: HOFRICHTER, 1998

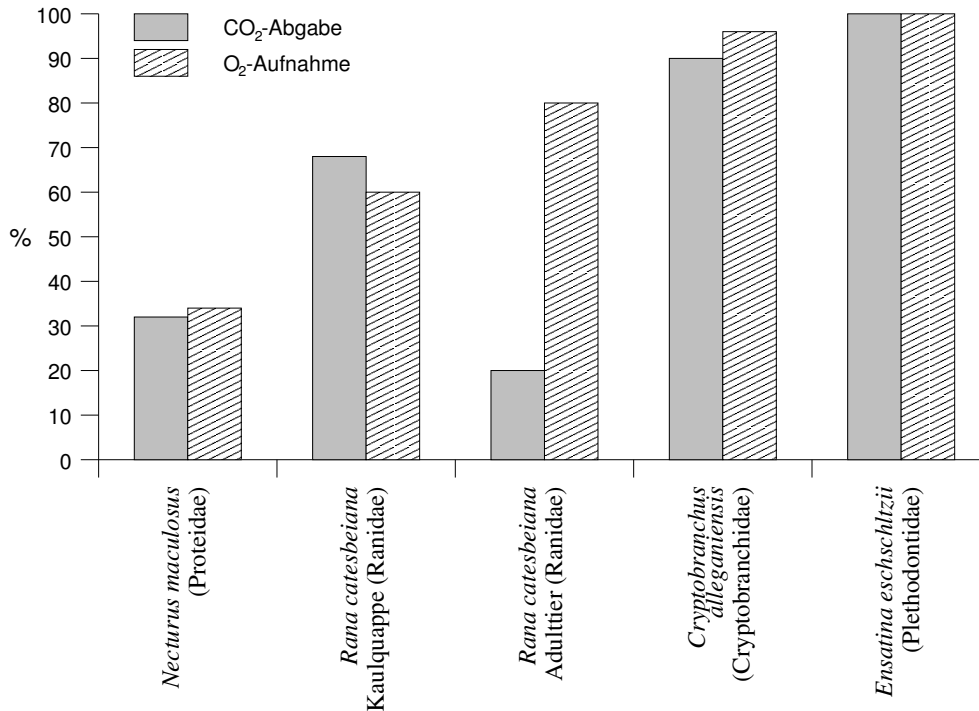


Abbildung 1: Prozentueller Anteil der Hautatmung an der Gesamtatmung bei einigen ausgewählten Amphibien. Bei den Lungenlosen Salamandern (Plethodontidae) liegt dieser Anteil bei 100 Prozent (nach: FEDER & BURGGREN, 1986, aus: HOFRICHTER, 1998)

Recht eindrucksvoll demonstriert wird die Bedeutung der Haut für die Atmung von der Gruppe der Plethodontidae, lungenloser Salamander, die also nicht zu den Anura zählen. Sie sollen hier dennoch Erwähnung finden, da sie trotz des Fehlens von Lungen oder Kiemen, also der ausschließlichen Atmung über die Haut — einen kleinen Anteil hieran hat die Mundschleimhaut — nicht im geringsten ungewöhnlich sind, immerhin umfassen sie etwa 70% aller rezenten Salamander-Arten. Zudem ist bemerkenswert, daß ihr Blut keinerlei spezielle Charakteristik aufweist, die auf eine Anpassung an diese Form der Respiration hindeuten könnte. “Nevertheless, their common occurrence indicates that the plethodont salamanders are quite successful with what from our viewpoint appears a rather inadequate respiratory apparatus.” (SCHMIDT-NIELSEN, 1997) Dies ist einmal mehr ein Grund, sehr vorsichtig damit zu sein, die Entwicklungshöhe, soweit man von einer solchen überhaupt sprechen kann, anhand der vermeintlichen Effektivität einzelner Organsysteme zu bestimmen. Das, was wir experimentell ermitteln können, ist in diesem Fall, daß diese Tiere trotz des Fehlens jeglicher spezialisierter Atmungsorgane leben können und keine Anzeichen von Schwierigkeiten in ihrem Lebensraum aufweisen. Als abschließende Bemerkung zu diesem etwas vom eigentlichen Thema wegführenden Sonderfall sei noch angemerkt, daß es auch unter den Anura durchaus Vertreter gibt, die ausschließlich über die Haut atmen. In diesem Zusammenhang ist insbesondere der im Titicaca-See lebenden Frosches *Telmatobius culeus* (Abb. 2) zu nennen, dessen Hautoberfläche durch große Falten stark vergrößert ist. (SCHMIDT-NIELSEN, 1997)

Der relative Anteil von Haut- und Lungenatmung zueinander verändert sich über das Jahr hinweg. Während des Winters übertrifft die Aufnahme von Sauerstoff durch die Haut diejenige durch die Lungen nicht unbeträchtlich, während hingegen der hohe Sauerstoffverbrauch über die Sommermonate, die durch große Aktivität des Tieres gekennzeichnet sind, eine verstärkte Respiration über die Lungen notwendig macht, was sich in einer mehrfach erhöhten O₂-Aufnahmerate niederschlägt. Die Menge des aufgenommenen Sauerstoffes über

Abbildung 2: A frog that breathes through its skin: *Telmatobius culeus*, from SCHMIDT-NIELSEN (1997)

die Haut bleibt hingegen über das gesamte Jahr nahezu konstant, da die Diffusionsrate nur sehr wenig mit der Temperatur schwankt. (SCHMIDT-NIELSEN, 1997)

2.3 Säugetiere (Mammalia)

Unzweifelhaft ist das Hauptatmungsorgan der Mammalia die Lunge, weshalb ihr in der folgenden Darstellung die größere Aufmerksamkeit gilt. Doch auch die Hautatmung spielt, wenn auch nur zu einem geringen Anteil und nur bei manchen Species, eine Rolle.

2.3.1 Lunge

Bei einer allgemeinen Betrachtung der Lungen von Amphibia und Mammalia fällt auf, daß letztere eine wesentlich höhere Komplexität aufweist. Während die Lunge der Amphibien ein einfacher Sack ist, der durch wenige Rippen, die der Oberflächenvergrößerung dienen, unterteilt wird. Die Säugerlunge dagegen ist sehr viel feiner strukturiert: eine Unmenge an Alveoli, kleinen Säckchen, die dem eigentlichen Gasaustausch dienen, vergrößert die Oberfläche der respiratorischen Epithelien ganz enorm. Besonders deutlich wird dieser Tatbestand bei einem direkten Vergleich der respiratorischen Oberfläche bezogen auf ein Kubikzentimeter Lungengewebe. Sie liegt für die Froschlunge bei 20 Quadratzentimeter Gesamtoberfläche, wogegen eine normale Maus-Lunge mit 800 Quadratzentimetern das vierzigfache aufbieten kann. Der Grund für diese starke Oberflächenvergrößerung der respiratorischen Epithelien bei warmblütigen Tieren liegt in der hohen Sauerstoffumsatzrate, die im hohen Aufwand für die Konstanthaltung der Körpertemperatur begründet liegt.

Allgemein beträgt das Lungenvolumen der Säugetiere relativ unabhängig von der Körpergröße etwa fünf Prozent, wobei eine Tendenz zu relativ größeren Lungen bei größeren Tieren zu verzeichnen ist. Der eigentliche Gasaustausch in der Lunge vollzieht sich in den Alveoli, alle anderen Strukturen, Trachea, Bronchi und Bronchioli sind ausschließlich verbindende Röhren, deren einzige Aufgabe die Leitung der Atemgase ist. Dieses Totraum genannte Volu-

men ist am Ende der Expiration mit “verbrauchter” Luft gefüllt, die den Betrag an frischer Luft in der Lunge reduziert. Die Bedeutung dieses Totraumes ist relativ gering, da das Volumen konstant bleibt und somit sein Anteil am gesamten Atemzugvolumen bei Erhöhung desselben abnimmt. Als Konsequenz dieses zwangsläufig nur unvollständigen Austauschs des in der Lunge befindlichen Atemgases ist die Zusammensetzung des alveolären Gasgemisches verschieden von den Verhältnissen in der Atmosphäre, so finden wir bei der menschlichen Lunge Werte von 5% Kohlendioxid und 15% Sauerstoff.

2.3.2 Hautatmung

Allgemein spielt die Hautatmung bei Mammalia eine sehr untergeordnete Rolle. SCHMIDT-NIELSEN (1997) führt eine immer wieder wiederholte Geschichte an, nach der Kinder, die “für eine religiöse Prozession” mit Goldfarbe angemalt worden waren, gestorben sein sollen, weil die Haut nicht “atmen” konnte. “Death from asphyxiation is out of the question, for oxygen uptake through the skin is barely measurable and carbon dioxide loss from the skin is less than 1% of that from the lung (Alkalay et al. 1971).” Als plausible Erklärung des Sachverhaltes vermutet SCHMIDT-NIELSEN (1997) eine Quecksilber-Vergiftung der Kinder, die durch die Herauslösung des Quecksilbers aus der Goldfarbe durch das als Farbgrundlage dienende Öl hervorgerufen worden sein könnte.

Etwas anders liegen die Verhältnisse dagegen bei Fledermäusen, die eine im Verhältnis zu anderen Tieren größere Hautoberfläche besitzen. Die großen, dünnen, haarlosen und gut durchbluteten Flughäute könnten dem Gasaustausch dienen. Wie Messungen an *Eptesicus fuscus* ergaben, nimmt die Kohlendioxidabgabe über die Flughäute von 0.4% der Gesamt-Kohlendioxidabgabe bei 18°C auf 11.5% bei 25°C zu. Die Aufnahme von Sauerstoff durch diese Häute scheint hingegen nicht von signifikanter Bedeutung zu sein, was damit zusammenhängt, daß die Diffusion zwischen Wasser und Luft für Sauerstoff etwa 25fach langsamer ist als für Kohlendioxid.

3 Bau und Bildung der Säugerzähne

Literatur WEHNER und GEHRING (1995)

Bau Säugerzähne sind dermale Hautgebilde im Bereich des Stomodaeums¹. Ihre hohe Festigkeit verdanken sie den besonderen mechanischen Eigenschaften ihrer extrazellulären Matrix, dem knochenähnlichen Dentin oder Zahnbein und dem letzteres umgebenden, noch härteren Schmelz. Beim Zement handelt es sich um Knochengewebe, das entweder nur die Zahnwurzel umgibt oder aber die ganze Zahnanlage bedeckt. Er spielt eine besondere Rolle bei den hochspezialisierten Kauzähnen der Nager und Huftiere: Bei ihnen sind die taschenförmigen Einsenkungen zwischen den Schmelzfalten mit Zement gefüllt. Da beim Kauen der Zahn einer ständigen, starken mechanischen Belastung ausgesetzt ist, entsteht ein immer scharf bleibendes Erosionsprofil auf der Zahnkrone, dessen am weitesten vorstehende Teile stets vom harten Schmelz repräsentiert werden.

Ontogenese In einer Einfaltung des Mundhöhlenepithels, die parallel zum Kieferrand verläuft, der sogenannten Zahnleiste, entstehen die Zähne ontogenetisch an der Epidermisunterseite. Bemerkenswert ist hier das Zusammenwirken zweier Primordien bei der Ausbildung der Zähne: des dermalen Dentinkeimes und des epidermalen Schmelzorgans. Odontoblasten, um die Pulpa angeordnete Neuralleistenderivate, scheiden dabei nach außen hin das Dentin ab, über ihnen liegende epidermale Adamantoblasten sind für die nach innen gerichtete Schmelzbildung verantwortlich.

¹στόμα, Mund; δαιομαι, ich teile ab

Zahntypen Im Gegensatz zum homodonten Gebiß der Fische, Amphibien und Reptilien mit nur einem einzigen Zahntyp besitzen Säugetiere ein heterodontes Gebiß. Von vorne nach hinten folgen hier Incisivi (I, Schneidezähne), Canini (C, Eckzähne), Praemolares (P, vordere Backenzähne) und Molares (M, hintere Backenzähne) aufeinander. Anzahl und Gestalt dieser vier verschiedenen Zahntypen in Ober- und Unterkiefer sind streng mit der Ernährungsweise der einzelnen Säugetiergruppen korreliert und liefern ein verlässliches taxonomisches Merkmal. Eine Ausnahme stellen die Zahnwale dar, deren Gebiß konvergent zum Fischtyp sekundär homodont geworden ist: Delphine besitzen bis zu 250 gleich geformte Kegelzähne.

Zahnlosigkeit und Zahnwechsel Das Fehlen von Zähnen tritt bei Säugetieren nur als sekundäre Zahnlosigkeit in Erscheinung, Beispiele hierfür sind Monotremata, Bartenwale und einzelne Xenarthra (z. B. Ameisenbären). Als Ersatzbildungen kommen insbesondere bei Monotremata Hornschnäbel, bei Bartenwalen die namengebenden Barten, mächtige Hornplatten, die als Sieb beim Nahrungserwerb dienen HERDER VERLAG (1983-92 und 1994/95), vor. Gleichzeitig finden wir bei diesen beiden Gruppen Rudimente von Zahnanlagen im Kiefer. Der Normalfall bei Säugetieren ist das diphyodontes² Gebiß, also die Aufeinanderfolge von zwei Zahngenerationen, verknüpft durch einen³ Zahnwechsel, manche Nager sowie die Zahnwale besitzen hingegen nur eine Zahngeneration, demzufolge ein sogenanntes monophyodontes Gebiß.

Literatur

- CAMPBELL, N. A. (1997): *Biologie* (Spektrum Akad. Verl.), erste deutsche Aufl. Dt. Übers. hrsg. v. J. Markl
- CZIHAK, G.; H. LANGER und H. ZIEGLER, Hg. (1996): *Biologie. Ein Lehrbuch* (Springer), sechste Aufl.
- GRZIMEK, B. und W. LADIGES, Hg. (1993): *Grzimeks Tierleben*, Bd. Fische 2, Lurche (dtv)
- HERDER VERLAG, Hg. (1983-92 und 1994/95): *Lexikon der Biologie* (Herder und Spektrum Akad. Verl.)
- HOFRICHTER, R., Hg. (1998): *Amphibien* (Naturbuch Verlag)
- PENZLIN, H. (1996): *Lehrbuch der Tierphysiologie* (G. Fischer), 6. Aufl.
- PFLUMM, W. (1989): *Biologie der Säugetiere* (Parey)
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1997): *Animal Physiology. Adaption and environment* (Cambridge University Press), 5. Aufl.
- STORCH, V. und U. WELSCH (1996): *Kükenhals Zoologisches Praktikum* (Gustav Fischer), 22. Aufl.
- WEHNER, R. und W. GEHRING (1995): *Zoologie* (Thieme), 23. Aufl.
- WITHERS, P. C. (1992): *Comparative Animal Physiology* (Saunders)

²φύειν, hervorbringen; οδόντος, Zahn

³WEHNER und GEHRING (1995) sprechen hier fälschlicherweise von einem zweifachen Zahnwechsel