

II INTEGUMENT UND ANHANGSORGANE

Das Integument umhüllt den Wirbeltierkörper lückenlos. In der embryonalen Mundbucht (Stomodaeum) und der Afterbucht (Proctodaeum) grenzt es an die Auskleidung des Darmrohres. Über die generelle Bedeutung einer **Haut** als Abgrenzung zwischen Körperinnenraum und Außenmedium hinaus hat es bei Schädeltieren ein breites Spektrum von Funktionen. Die wichtigsten sind: Mechanischer Schutz durch Verhornungen und Verknöcherungen; Wundheilung; Schutz vor Wasserverlust; Schutz vor Infektionen durch bakterizide Drüsensekrete und immunkompetente Zellen; Schutz vor kurzweiliger Strahlung durch Pigmente; Schutz vor Überwärmung durch Schweißdrüsensekrete und Schutz vor Wärmeverlust durch Federn und Haare; Ausbildung lokomotorisch wichtiger Strukturen wie Federn, Flug- und Schwimmhäute, Krallen und Hufe; Reduktion des Strömungswiderstandes durch Ausbildung einer Dämpfungshaut; Abgabe von Sekreten zur Ernährung (Milch); Ausbildung von Strukturen zu Nahrungserwerb und -bearbeitung, z. B. Zähne, Barten; Signalbildung für die olfaktorische (Duftdrüsen) und optische Kommunikation (Form, Färbung); Sitz wichtiger Sinnesorgane; maßgebliche Beteiligung an der Bildung von Stirnwaffen bei Säugern für die innerartliche Auseinandersetzung und zur Verteidigung. Das Integument hatte damit eine entscheidende Rolle bei der Evolution der Wirbeltiervielfalt.

1 Bau und Leistung

Das Integument ist ein hoch differenziertes Organ, das aus Cutis (Haut) und Subcutis (Hypodermis, Unterhaut) besteht. Die Cutis setzt sich aus der ektodermalen Epidermis (Oberhaut) und dem mesodermalen Corium (Dermis, Lederhaut) zusammen (Abb. 9).

1.1 Epidermis

Die Epidermis ist bei adulten Schädeltieren immer mehr- bis vielschichtig und einer ständigen Erneuerung unterworfen. Eine derartige Grenzschicht zur Umwelt kommt in struktureller und funktioneller Hinsicht innerhalb der Eumetazoen sonst nicht vor. Sie besteht überwiegend (> 90 % bei Säugern) aus Keratinocyten, die nach ihrer Entstehung aus Stammzellen, Vermehrung sowie Differenzierung die Verhornungen der Wirbeltierhaut bilden. Weitere Zelltypen sind u. a. Pigmentzellen, einzellige Drüsen, Langerhans- und Merkel-Zellen, Granulocyten, Lymphocyten und Makrophagen (s. u.).

Harald Schliemann, Hamburg

Bei Fischen (Myxinoidea, Petromyzontida, Chondrichthyes, Actinopterygii) und Amphibienlarven ist die grundsätzliche epitheliale Struktur wie bei Evertrebraten noch dadurch erhalten, dass die oberste Zellschicht durch apikale Zell-Zellverbindungen charakterisiert ist. Diese sind Zonulae occludentes (*tight junctions*) (s. Bd. I, Abb. 111). Die basale germinative Zellschicht (s. u.) ist in dieser Form von Evertrebraten jedoch nicht bekannt. Bei den landlebenden Tetrapoden fehlen dann die apikalen Zell-Zellverbindungen, und an deren Stelle ist ein Verschluss-System aus extrazellulärer Substanz getreten, die von absterbenden Keratinocyten produziert wird – eine einmalige Epidermis-Struktur im gesamten Tierreich.

Bei den primär im Wasser lebenden Formen sind die Zellen an der Oberfläche zumeist abgeflacht und bei Knochenfischen mit einem Relief von Mikroleisten und einem Mucoprotein-Belag versehen, jedoch in der Regel nicht verhornt (Abb. 252). Ausnahmen sind die Perlorgane bei Cyprinidae (Abb. 251) und Verhornungen an den Lippen verschiedener Taxa (S. 244). Bei Agnathen (S. 179) und Teleostern ist die Epidermis mit mehreren Typen einzelliger Drüsen ausgerüstet, die vorwiegend schleimige (Feind- und Parasitenabwehr, Oberflächenschutz), aber auch proteinhaltige Sekrete (z. B. als Pheromone wirkende Schreckstoffe bei Cyprinidae, Toxine) bilden. Schleim kann eine erhebliche Dicke erreichen, z. B. bei den Myxinoidea (S. 180). Vielzellige Giftdrüsen (zumeist ohne Ausführungsgang) kommen bei Knochenfischen ebenfalls vor. Zellteilungen sind nicht auf die basalen Zellschichten beschränkt.

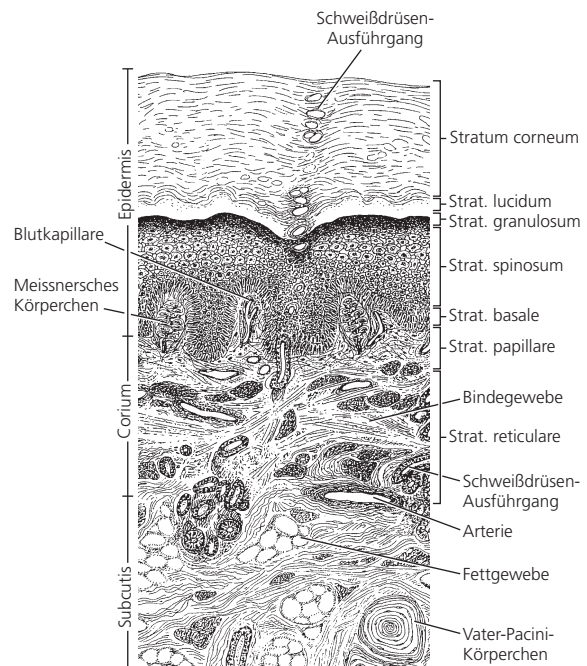


Abb. 9 Haut mit ausgeprägtem Stratum corneum. Fingerbeere. *Homo sapiens* (Mammalia). Aus Kolb (1991).

Die Epidermis junger Amphibienlarven besteht aus nur zwei, während der Metamorphose aus 5 bis 6 Zellschichten. Bei adulten Amphibien sind es zumeist 4–8 Zellschichten, deren oberste das Stratum corneum (Hornschicht) bildet. Es folgen nach innen das Stratum spinosum (Stachelzellschicht) (s. u.) sowie das Stratum basale (Basalzellschicht). Weitere, meist eingewanderte Zellelemente (z. B. Chromatophoren) sind zumeist auf das Corium beschränkt, können aber wohl auch in die Epidermis einwandern.

Die Epidermis der Amnioten entspricht grundsätzlich in ihrem Aufbau den Verhältnissen niederer Cranioten: Von einer Population dauernd teilungsfähiger Keratinocyten in der Basis der Epidermis (Stratum basale, Stratum germinativum) stammen diejenigen Zellen ab, die im Verlaufe ihrer Wanderung an die Oberfläche der Epidermis eine Differenzierung zu Elementen des Stratum corneum (s. u.) erfahren, das dort durch Abnutzung verloren geht. Die Verhornung ist stets relativ stark. Oberste Hornschichten werden entweder kontinuierlich (z. B. Mammalia) abgegeben oder periodisch (z. B. Squamata) gehäutet (Abb. 10).

Die Keratinocyten der Reptilien und Vögel können in unterschiedlicher Differenzierung entweder α - oder β -Keratine (s. u.) bilden; so enthalten die Schuppen der Lepidosauria in übereinander liegenden Schichten beide Keratine, bei Krokodilen besteht die Schuppenoberfläche nur aus β -Keratin. Das Stratum corneum dazwischen nur aus α -Keratin. Auch die Vogelfedern bestehen aus β -Keratinen.

Die Epidermis der Lepidosauria ist in einem besonderen Maße komplex. Unterhalb der äußeren Zellschichtenfolge mit dem nach außen abschließenden Stratum corneum befinden sich eine oder mehrere Generationen jüngerer epidermaler Zellschichten (Abb. 10). Die Zellen der inneren Schichten machen später dieselben Differenzierungen durch, wie sie die Zellen der äußeren Schicht bereits durchlaufen haben. Zwischen der äußeren und der nächst folgenden Epidermisgeneration bildet sich durch Autolyse weniger flacher Zellen ein Spaltraum, der es ermöglicht, die äußere ältere Hautschicht in Teilen oder im Ganzen abzustreifen.

Die Vogelepidermis ist vergleichsweise dünn; das Stratum basale grenzt über eine Zwischenschicht, in der die Korneo-

cyten zahlreiche Lipideinschlüsse (Sebokeratinocyten) enthalten, und über ein Stratum granulosum an das Stratum corneum. Die Zwischenschicht entspricht dem Stratum spinosum der Säuger.

In der Säugerepidermis (Abb. 9) liegt oberhalb des Stratum basale (Basalzellschicht) und des Stratum spinosum (Stachelzellschicht) (zusammen: Stratum germinativum) das wenig-schichtige Stratum granulosum (Körnerzellschicht) sowie das mehr oder weniger kräftige Stratum corneum (Hornschicht). An Stellen besonderer Dicke der Leistenhaut kommt zwischen dem Stratum granulosum und dem Stratum corneum das nur wenige Zelllagen umfassende Stratum lucidum (Glanzschicht) hinzu, deren Zellen das azidophile Eleidin, entstanden aus dicht gepackten Keratohyalinkörperchen, enthalten.

Die kubischen bis prismatischen Zellen des Stratum basale verankern das Epithel mit Wurzelfüßchen und Hemidesmosomen in der Basallamina. Sie sind kein einheitlicher Zelltyp, sondern u. a. Stammzellen und Zellen, die zu begrenzter Proliferation fähig sind, sowie postmitotische Keratinocyten. Zellteilungen finden ganz überwiegend im Stratum basale statt, aber auch die Zellen des Stratum spinosum bewahren ihre Teilungsfähigkeit, die z. B. bei der Wundheilung verstärkt wird. Die Zellteilungen unterliegen einem Tagesrhythmus. Loslösung der Keratinocyten und ihre Bewegung durch das Stratum spinosum erfolgen einzeln und unabhängig voneinander. Unter dem Stratum granulosum geht ihre Individualität verloren; ihre terminale Differenzierung und ihr Aufstieg in das Stratum corneum erfolgen miteinander. Die Keratinocyten der Epidermis stellen somit eine Zellpopulation dar, die sich durch basale Proliferation (mitotische Aktivität) und apikalen Verlust im Gleichgewicht befindet. In der Epidermis des Menschen erfolgt die Wanderung der sich differenzierenden Keratinocyten durch das Epithel – und damit die Erneuerung der Epidermis – je nach Körperregion, Alter etc. in 15–30 Tagen. Proliferation und Differenzierung der Keratinocyten sind zwei voneinander entkoppelte, wirkstoffgesteuerte Prozesse.

Das stachelige Aussehen der polyedrischen oder schon leicht abgeflachten Zellen des Stratum spinosum entsteht dadurch, dass der

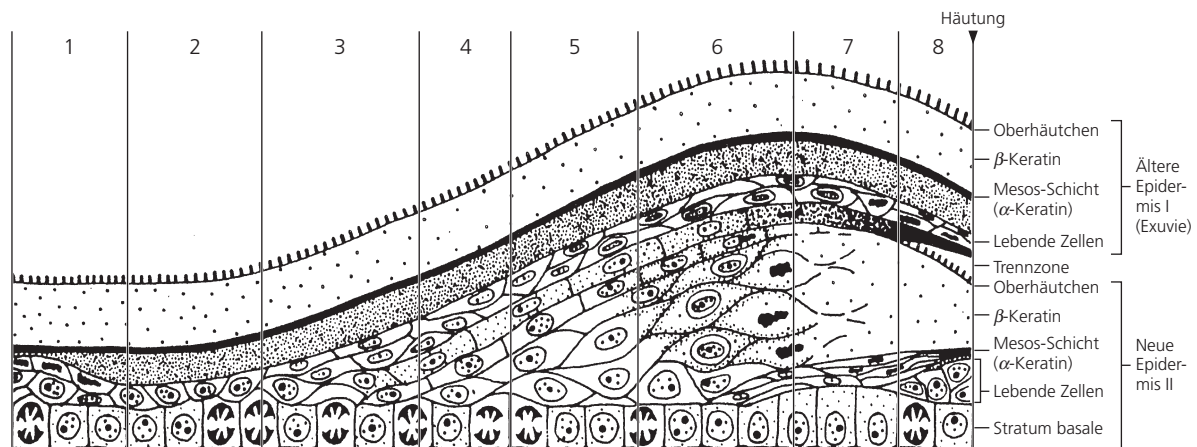


Abb. 10 Gewebliche Vorgänge in der Epidermis vor und bei der Häutung der Squamata. 1, 2 = Ruhephase, 3 = Bildung der äußeren (älteren) Epidermisgeneration I, 4–6 = Bildung einer inneren (neuen) Epidermisgeneration (II), 7, 8 = Ausdifferenzierung der neuen Epidermis und Häutung der älteren Epidermis. Verändert aus Maderson (1984) nach Landmann (1975).

durch histologische Techniken erweiterte Interzellularraum durch Desmosomen überbrückt wird.

Die Differenzierung der Keratinocyten beginnt für die meisten Zellen in den unteren Schichten des Stratum spinosum; nur wenige Zellen beginnen sich bereits im Stratum basale zu differenzieren. Am Anfang stehen Vergrößerung des Zellvolumens, Vermehrung der Organellen sowie Synthese von Keratinfilamenten, Involukrin und Lipiden in membranumschlossenen Granula (Synthesephase).

Die Dicke der Keratinfilamente (Tonofilamente) nimmt im Laufe der Differenzierung durch Zusammenfügung mehrerer Untereinheiten zu, bei einer Dicke von ca. 10 nm (10 nm-Filamente, Intermediärfilamente, Tonofilamente) sind deren Bündel im Lichtmikroskop als Tonofibrillen sichtbar. Sie dienen als Zugtrajektorien der mechanischen Stabilität der Zellen („Zellskelett“). Membranumschlossene, lamellär gebaute Granula, Odland-Körperchen (Keratinosomen) mit verschiedenen polaren Lipiden (u. a. Glykosylceramide) sind weitere charakteristische Elemente. Ihre Menge nimmt im Verlauf der Differenzierung zu. In den oberen Schichten des Stratum spinosum beginnt die Synthese einer weiteren Substanz, des Keratohyalins, zuerst in unauffälligen Akkumulationen, später in den markanten Granula des Stratum granulosum. Sie bestehen aus Keratinfilamenten und dem histidinreichen Protein Filaggrin, das an der Vernetzung der Keratinfilamente beteiligt ist.

Bereits unterhalb der ein bis drei Schichten abgeplatteter Zellen des Stratum granulosum beginnt nach den Syntheseprozessen die Transformationsphase der Keratinocyten durch Auflösung der Zellkerne und -organellen. Filamentbündel, u. a. auch das cystinreiche Protein Involukrin kondensieren (Quervernetzung durch membrangebundene Transglutaminase) an der Zellperipherie und bilden den *cornified envelope*, die verdickte Zellmembran, die der Zelle Festigkeit und chemische Resistenz verleiht. Keratohyalin granula verschmelzen zu dichten Massen, die Keratinosomen entlassen exocytotisch ihre Lipide in die Interzellularräume, und die Zellen sind untereinander durch Interdigitationen verzahnt.

In der terminalen Phase der Zelldifferenzierung im Stratum corneum verlieren die Zellen Flüssigkeit. Daher falten sich die Zellhüllen, und der Zellinhalt verschmilzt zu einem amorphen faserhaltigen Komplex. Zwischen den Zellwänden bleiben Desmosomen erhalten, und die Interzellularräume sind mit Ceramiden und anderen Lipiden erfüllt. Schließlich bilden die Keratinocyten in den oberen Schichten des je nach Beanspruchung unterschiedlich dicken Stratum corneum eine kompakte Lage abgestorbener Zellen. Sie sind angefüllt mit einer strukturlosen Proteinmasse und in den Interzellularräumen durch Lipide verbunden.

Keratin, das Strukturprotein (Faserprotein) der Epidermis der Craniota, bedeckt nicht nur die Oberfläche des Integuments, sondern ist auch der Hauptbestandteil von Haaren, Federn, Nägeln, Krallen, Hufen und anderen Strukturen. Es ist absolut wasserunlöslich und nicht durch proteolytische Enzyme verdaubar.

Die Polypeptidketten des α -Keratins besitzen eine α -helicale Struktur – zwei Einzelhelices bilden eine Doppelhelix (Dimer), deren Molekülketten durch kovalente Disulfidbrücken des Cystins stabilisiert werden, zwei Dimere formen ein tetrameres Protofilament, das ein weiteres Tetramer anlagert und so ein Intermediärfilament bildet. Die mechanischen Eigenschaften (Dehnbarkeit, Elastizität) und die che-

mische Beständigkeit beruhen auf dem großen Gehalt an Cystin (bis zu 24 % aller am Aufbau beteiligten Aminosäuren). β -Keratine besitzen Faltblattstruktur. Von den Cytokeratinen sind mindestens 30 verschiedene bekannt. Sie gehören zu sauren und neutralen Polypeptidfamilien. Die Dimeren setzen sich jeweils aus einem Vertreter dieser beiden Familien zusammen.

Die Unterseite der Epidermis ist bei Fischen, Amphibien und Sauropsiden zumeist glatt, bei Säugetieren jedoch vielfach stark strukturiert, indem sie sich mit Leisten oder Zapfen in das Corium einsenkt (Abb. 27, 688). Hierdurch wird der mechanische Zusammenhalt zwischen Epidermis und Corium verstärkt.

1.2 Corium

Das Corium (Dermis) ist generell geschichtet. Die Schicht unter der Epidermis ist im Allgemeinen lockeres Bindegewebe, das für die Ernährung der gefäßlosen Epidermis reich kapillarisiert und zellreich ist (u. a. Fibroblasten, Pigmentzellen, Fettzellen, Makrophagen). Eine tiefere Bindegewebsschicht mit zahlreichen Kollagenfaserbündeln und elastischen Fasern bedingt die mechanische Festigkeit des Integuments (Lederhaut!).

Im Corium werden die verschiedenen Hartstrukturen der Haut gebildet, z. B. Plakoidorgane der Chondrichthyes, Schuppen der Actinopterygii und Sarcopterygii, Osteodermen der Squamata sowie alle anderen Hautverknöcherungen.

Bei den fischartigen Formen liegt ein lockeres gefäß- und zellreiches Stratum laxum, in dem sich die Schuppen befinden, auf einem tieferen kollagenfaserreichen Stratum compactum. Die Bindegewebtsfaserbündel des Stratum laxum verlaufen schräg zur Körperlängsachse und sind in Schichten angeordnet, innerhalb derer sie parallel zueinander verlaufen, während sie sich in den verschiedenen Schichten überkreuzen. Insgesamt unterstützen diese Fasern die undulierenden Bewegungen der Fische, da sie auf der jeweils konvexen Körperseite durch Muskelzug der Gegenseite unter Spannung gesetzt werden. Das Corium der Amphibien (Abb. 11) und der Reptilien entspricht grundsätzlich diesem Schema, wobei sich viele Reptilien durch ausgedehnte Hautverknöcherungen auszeichnen. Vögel besitzen zumeist ein relativ dünnes Corium (Ausnahme z. B. Strauße), dessen Stratum compactum von einem Netz elastischer Fasern (Lamina elastica) unterlagert wird. Dieses steht in topographischer und funktioneller Beziehung zu den Federbälgen und ihren Muskeln.

Bei Säugern grenzt die obere zellreiche Schicht, das Stratum papillare, an die Epidermis und bildet die Coriumpapillen zwischen den Leisten und Vorsprüngen der Epidermisunterseite. Dieser Teil des Coriums ist reich an Kapillaren, freien Bindegewebszellen (Makrophagen, Mastzellen), Nervenfasern und Sinnesorganen (z. B. Meissnersche Tastkörperchen (s. u.) in den Fingerbeeren der Primaten). Das Stratum reticulare entspricht dem Stratum compactum (s. o.). In dieser zellarmen Schicht verlaufen zahlreiche Kollagenfaserbündel, einander durchflechtend, oberflächenparallel in verschiedenen Richtungen. Elastische Fasernetze sind mit ihnen vergesellschaftet. Die gewellte Anordnung der Kollagenfasern

ermöglicht eine Dehnung der Haut unter Streckung dieser Fasern.

1.3 Subcutis

Die Subcutis (Tela subcutanea) befestigt die Haut an den tiefer gelegenen Geweben (Muskelfascien, Periost, Perichondrium) (Abb. 11). Sie besteht im Allgemeinen aus lockerem Bindegewebe, ist reich an Kapillaren, Lymphgefäßen bzw. Lymphräumen, freien Bindegewebszellen, Chromophoren und Fettzellen sowie Nervenendigungen und Nervenplexen. Häufig dient die Subcutis als Verschiebeschicht zwischen Haut und Körper. Vielfach sind Fettgewebekomplexe durch kollagene Bindegewebssepten abgegliedert und haben so wasserballonförmig die Funktion von druckelastischen Polstern (Ballenbildungen, Abb. 585; Haftorgane bei Fledermäusen, Abb. 14; Fersenpolster bei Primaten).

Bei Amphibien ist die Subcutis dünn und durch große Lymphräume charakterisiert, die bei den Anuren besonders ausgedehnt sind (Abb. 114) und den Körper gleichsam einhüllen; dadurch lässt sich die Anurenhaut vom Körper abheben. Unter den Säugern ist bei wasserlebenden Formen (Cetacea, Pinnipedia, Sirenia) das Unterhautfettgewebe (Panniculus adiposus, Blubber) besonders kräftig ausgebildet (bei Glattwalen bis zu 90 cm mächtig); als schlechter Wärmeleiter dient es der Bewahrung der Körperwärme. An der Grenze der Subcutis zum Corium befindet sich bei Säugern ein Gefäßgeflecht, von dem aus Gefäße in das Stratum papillare aufsteigen, um dort erneut ein Geflecht zu bilden (oberer und unterer Gefäßplexus).

Der Subcutis liegt ebenfalls die Hautmuskulatur an, so der Panniculus carnosus (Rumpfhautmuskel) z. B. bei Lipotyphla (Abb. 654), Cetacea, Chiroptera u. a. sowie die mimische Muskulatur bei Säugern.

2 Differenzierungen des Integuments

Das Integument ist Ort zahlreicher Differenzierungen der an seinem Aufbau beteiligten Gewebe.

2.1 Hautdrüsen

Die Drüsen in der Haut der fischartigen Schädeltiere sind zumeist einzellig und liegen intraepithelial (Abb. 252). Sie bilden Schleim oder seröse Sekrete. Die Amphibienhaut ist drüsenreich, die vielzelligen, zumeist alveolären Drüsen der Adulten (Larven haben einzellige Drüsen) liegen mit ihren sezernierenden Anteilen im oberen Corium (Abb. 11). Neben den schleimproduzierenden, kleineren und häufigeren Drüsen (merokrin, s. u.), deren Sekrete den Körper schützen, fallen die großen Körnerdrüsen (holokrin, s. u.) auf, die toxisch wirkende Substanzen aus unterschiedlichen Stoffklassen bil-

den; sie treten häufig zu organartigen Komplexen (z. B. Parotiden bei Kröten) zusammen.

Einzellige Hautdrüsen kommen bei Amnioten nicht vor. Ihre vielzelligen Drüsen sind je nach Bau des sezernierenden Epithels monoptych (einschichtig) oder polyptych (vielschichtig). In letzteren zerfallen die Zellen des sezernierenden Epithels vollständig und bilden das Sekret (holokrine Sekretion). In den monoptychen Drüsen wird Sekret bei Erhalt der Zellen ohne nennenswerten Cytoplasmaverlust durch Exocytose abgegeben (merokrine Sekretion, auch ekkrine Sekretion genannt), oder es wird der mit Sekret angefüllte apikale Zellteil abgeschnürt (apokrine Sekretion); hierbei gehen auch geringe Mengen Cytoplasma verloren.

Die Haut der Sauropsiden ist sehr drüsenarm, dagegen ist Reichtum an Hautdrüsen für die Säuger charakteristisch. Die polyptychen Drüsen der Sauropsida (z. B. Femoralorgane bei Echsen, Moschusdrüsen am Unterkiefer der Krokodile, Kloakaldrüsen bei Krokodilen, Brückenechsen und einigen Schlangen) haben Funktionen entweder im Zusammenhang mit dem Sexualverhalten (Bildung von Lockstoffen) oder dienen der Feindabwehr. Bei Vögeln kommen im Wesentlichen nur zwei Hautdrüsen vor: Die paarige Bürzeldrüse auf der Schwanzoberseite der meisten Arten (Ausmündung von Pinseldunen umstanden, von denen das Sekret mit dem Schnabel abgenommen wird), deren öliges Sekret vor allem das Gefieder geschmeidig hält (S. 397). Die bei vielen Vögeln vorkommende Gehörgangsdrüse bildet ein wachsartiges Produkt.

Säugetiere bieten mit der Vielfalt ihrer Hautdrüsen ein ganz anderes Bild (S. 442): Die polyptychen Talgdrüsen münden zumeist in die Haartrichter (Abb. 490). Das von ihnen gebildete Sebum überzieht Haare und Haut mit einem dünnen Lipidfilm. Es vermindert die Wasserdurchlässigkeit der Haut und hält Haare und Haut geschmeidig.

Die holokrine Sekretion wird durch den Zellnachschieb aus der basalen Zellschicht des sekretorischen Epithels und die graduelle Umwandlung der Drüsenzellen (Kern wird pyknotisch, allmähliche Zunahme von Fettvakuolen im Plasma) in das Sekret (Sebum) unterhalten. Freie Talgdrüsen (ohne Bindung an Haare) sind seltener (z. B. in Anal- und Genitalregion) (Abb. 13).

Apokrine Hautdrüsen (monoptych) sind bei Säugern außerordentlich weit verbreitet. Sie stehen zumeist mit einer Haaranlage in Zusammenhang und münden distal der Talgdrüse in den Haartrichter. Sehr häufig bilden sie aufgerollte Schläuche, daneben gibt es auch solche mit alveolärem Bau. Das Sekret enthält u. a. Duftstoffe (Duftdrüsen), für deren Entstehung die bakterielle Zersetzung der Sekrete wichtig ist. Diese Drüsen stehen jedoch nicht nur im Dienst der olfaktorischen Signalübermittlung, sondern auch der Thermoregulation (z. B. Schweiß der Pferde). Sie bilden das Wollfett der Schafe und den rot gefärbten Schleim der Nilpferde.

Apokrine Drüsen sind durch weite Lumina in den sezernierenden Drüsenteilen, Sekretabgabe durch Abschnüren apikaler Zellkuppen, deutliche Myoepithelzellen und adrenerge Innervation charakterisiert.

Ekkrine Hautdrüsen (monoptych) sind nie an Haaranlagen gebunden, sondern entstehen in haarlosen Epidermisbereichen als tubulöse Drüsenkörper (Abb. 490). Sie kommen vornehmlich bei Primaten vor. Ihr Sekret ist wässrig (Schweiß),

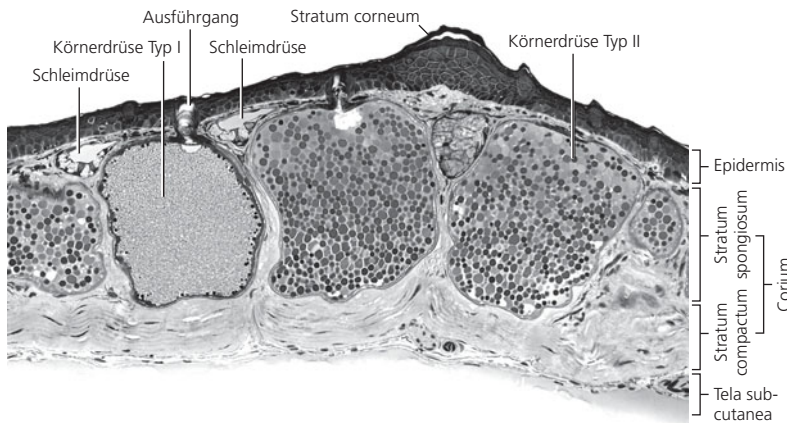


Abb. 11 Histologischer Schnitt durch die Rückenhaut einer Unke (*Bombina orientalis*). Stratum spongiosum = Stratum laxum. Tela subcutanea = Subcutis. Original: A. Haas, Jena.

enthält aber viele Bestandteile des Plasmas (u. a. Aminosäuren, harnpflichtige Substanzen) und dient der Thermoregulation (Verdunstungskälte).

Die Schweißbildung besteht in einer aktiven Überführung von NaCl in das Drüsenlumen und einer nachfolgenden Diffusion von Wasser; aus dem sog. Primärschweiß werden Wasser und Na-Ionen rückresorbiert, sodass der ausgeschiedene Schweiß hypoton ist. Schweißdrüsen sind cholinerg.

Zusammengesetzte Drüsenorgane, an deren Aufbau sich poly- und monotypische Drüsen beteiligen, kommen bei Säugern in großer Formenfülle und unterschiedlichster Lokalisation vor (Abb. 13). Ihre Sekrete (aus holokriner und apokriner Sekretion) dienen der olfaktorischen Kommunikation und übermitteln Informationen, die bis zum individuellen Erken-

nen gehen können; ihnen kommt für unterschiedliche Verhaltenszusammenhänge Bedeutung zu (Sozial- und Sexualverhalten, Verhalten in Raum und Zeit). Sekrete können z. B. mit dem Kot abgegeben (Analdrüsen der Landraubtiere) oder durch ein spezifisches Markierverhalten an exponierten Stellen deponiert werden (z. B. Voraugendrüsen vieler Hirsche und Antilopen, gelegentlich mit melaninreichem Sekret, das dann auch als optischer Signalgeber wirkt) (Abb. 12). Drüsenorgane in den distalen Enden der Extremitäten von Paarhufern übertragen Duftstoffe direkt auf die Fährte der Tiere.

Milchdrüsen, deren Sekret die Jungen aller Mammalia ernährt, sind ein Schlüsselmerkmal von außerordentlicher evolutionsbiologischer Bedeutung (S. 468). Nach Entstehung und Bau besitzen diese monotypischen Drüsen enge Beziehungen zu den apokrinen Drüsen. Sie sind tubulo-alveoläre, verzweigte Einzeldrüsen, die in ein Bindegewebsstroma eingebettet sind und über verzweigte Ausführungsgänge (Milchgänge) ausmünden (Abb. 491, 514).

Das Epithel der sezernierenden Endstücke ist je nach Funktionszustand prismatisch bis abgeflacht (erschöpft). Das Lumen ist weit,

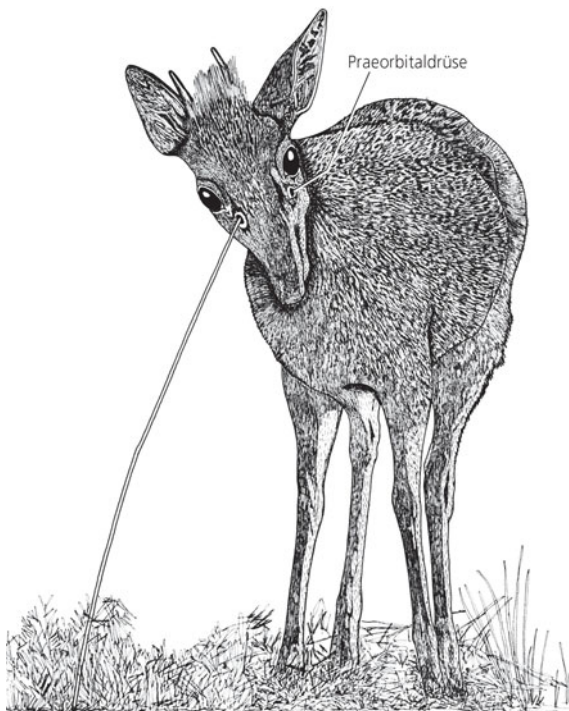


Abb. 12 *Madoqua guentheri*, Dikdik (Cetartiodactyla). Markieren der Spitze eines Grashalms an der Reviergrenze mit Sekret der Praeorbitaldrüse. Aus Frey und Hofmann (1996).

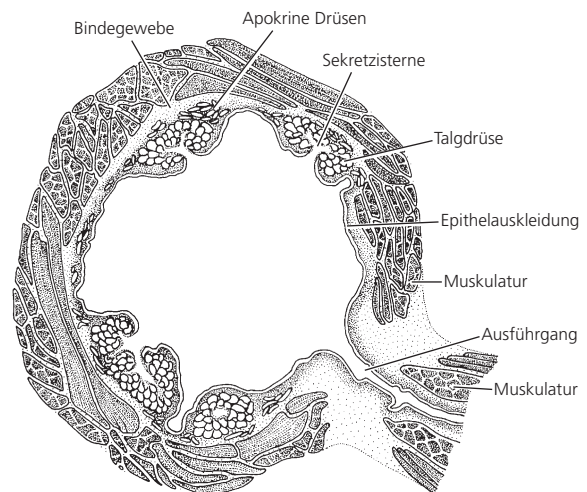


Abb. 13 Analbeutel. Beispiel eines aus apokrinen und holokrinen Drüsen zusammengesetzten Organs mit Sekreten zur Markierung. *Paradoxus hermaphroditus*, Fleckenmusang (Carnivora, Viverridae). Aus Schliemann (1984).

Myoepithelzellen sind vorhanden. In den Drüsenzellen fließen die Fetttropfchen zusammen und werden durch apokrine Sekretion abgegeben; die kleinen Proteingranula werden dagegen wie in anderen serösen Drüsen an der Zelloberfläche exocytotisch ausgeschieden (merokrin). Kontraktion der Myoepithelzellen, vermittelt durch Oxytocin, und der mechanische Reiz des Saugens befördern die Ausschüttung der Milch (Milchejektionsreflex).

Bei den Placentalia werden die Milchdrüsen in 2 ventral längsverlaufenden Milchleisten angelegt (Abb. 491C). Anzahl und Lokalisation der einzelnen Milchdrüsen variieren sehr.

Wachstum und Funktionsfähigkeit der Milchdrüsen werden durch Geschlechts- (Östrogen, Progesteron), Nebennierenrinden-, Hypophysenhormone (Prolaktin u.a.) und Insulin beeinflusst. Durch Saugreiz vermehrt gebildetes Prolaktin sorgt nach Wegfall der placentaren Geschlechtshormone im Anschluss an die Trächtigkeit/Schwangerschaft für die beginnende Milchsekretion und unterhält diese während der Laktationszeit.

Bemerkenswert ist die große systematische Variationsbreite des Fett- und Proteingehalts der Milch (z. B. 3,5 % Fett/1,0 % Eiweiß beim Menschen, 3,4 %/3,3 % beim Rind, 50 %/6 % bei der Sattelrobbe). Eine Konzentration der Inhaltsstoffe wie bei der Sattelrobbe ermöglicht extrem kurze Laktationszeiten von 8–12 Tagen bei Gewichtszunahmen von 2,5 kg pro Tag.

2.2 Keratinbildungen des Integuments

Die Fähigkeit der Epidermis zur Keratinbildung hat zur Entwicklung einer Fülle oberflächlich liegender Differenzierungen des Integuments geführt.

Einfache Hornbildungen bei Fischen wurden bereits genannt (s. o.). Hierher gehören auch die Hornzähne bei Schleimaalen (Abb. 183), Neunaugen (Abb. 195) und Froschlärven (Abb. 241) oder die Brunntschwielen bei männlichen Fröschen (S. 327). Einfache, im Zusammenhang mit mechanischen Belastungen stehende Verdickungen finden sich auf den Sohlenballen der Säugetiere und den Schwielen von Vögeln und Säugern (z. B. Brustschwiele beim Strauß, Carpalschwielen beim Warzenschwein). Bei Neu- und Altweltaffen sind die Ballen weitgehend reduziert und die Epidermis der Hand- und Fußfläche ist als Leistenhaut ausgebildet (Abb. 585); diese findet sich auch auf der Ventralfläche der Greifschwänze einiger Neuweltaffen. Die Haftorgane der neotropischen *Thyroptera* spp. (Chiroptera) sind ebenfalls mit Leistenhaut bedeckt (Abb. 14). Hierbei handelt es sich um eine Epidermis, die oberflächlich Leisten bildet, unter denen Epithelverdickungen in das Corium hineinragen. Haare fehlen, Drüsen und Tastorgane sind vermehrt.

Reptilien besitzen eine stark verhornte Epidermis, deren Oberfläche zur Erhaltung der Beweglichkeit in **Hornschuppen** (Abb. 363, 377) untergliedert ist und zwischen denen Hautareale mit geringerer Verhornung liegen. Die Schuppen können nebeneinander liegen oder sich dachziegelförmig überdecken und so die weiche Hautpartien schützen (Schindelschuppen). Kleine und kleinste Körnerschuppen finden sich häufig an den Augenlidern. Hornschuppen entstehen stets über einer verdickten Epidermis ernährenden Coriumpapille.

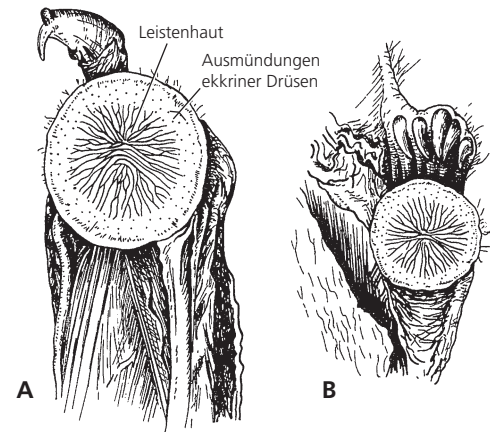


Abb. 14 Haftorgane am Daumen von *Thyroptera* sp. (Haftscheibenfledermäuse). A Am Daumen, B an der Fußsohle. Mit Leistenhaut auf der Ventralseite. Aus Schliemann (1970).

Großflächigere Verhornungen kommen an Mundrändern bei Echsen, am Lauf von Vögeln (Abb. 15) und als Hornplatten bei Krokodilen und Schildkröten (Abb. 357) vor. Bei letzteren, aber auch bei anderen Reptilien (z. B. Blindschleichen, Skin-ken) werden die Hornplatten von Knochenschildern des Coriums unterlagert.

Auch Säuger besitzen – allerdings seltener – Hornschuppen und -platten: Die Schwänze vieler Nager und einiger Insektenfresser sind beschuppt und zumeist dabei nur dünn behaart. Kräftige Schindelschuppen überziehen große Teile des Körpers der Schuppentiere (Abb. 732), liegen auf der Ventralseite des Schwanzes der Dornschwanzhörnchen (Anomaluridae) (Abb. 637) und dienen als Kletterhilfe. Der Panzer der Gürteltiere (Abb. 544) wird aus Hornschuppen und darunter liegenden Knochenschildern gebildet. Bei den †Glyptodontidae, fossilen Riesengürteltieren, bildeten Horn- und Knochenplatten einen vollkommen starren Panzer.

Umfangreichere, auch scharfkantige Verhornungen als Ersatz für fehlende Zähne finden sich verbreitet an den Mundrändern bei Knochenfischen, z. B. bei der Nase und den Saugwelsen, bei Schildkröten (Abb. 358) und auf den Deckknochen des Vogelschnabels (Rhamphothek). Relativ weichverhornt ist die epidermale Bedeckung des Schnabels von *Ornithorhynchus anatinus* (Monotremata) (Abb. 498A). Die Vogelschnäbel (Abb. 442) entsprechen mit ihrer großen Formenvielfalt der jeweiligen Ernährungsbiologie ihrer Träger. Auch die plattenförmigen, mit einem ausgefranst medialen Rand versehenen Barten der Bartenwale sind umfangreiche Hornbildungen der Epidermis, in diesem Falle des Gaumens (Abb. 699).

Kralen in sehr einfacher Form von hornigen Hüllen über den Endphalangen (sog. Primärkralen) finden sich bei einigen Amphibien (*Xenopus laevis*). Die viel differenzierteren Kralen der Amnioten bestehen aus einer dorsal und lateral gelegenen, stärker verhornten Kralenplatte und einer weichen ventralen Kralensohle.

Die Kralenplatte wird unterschiedlich geformt: Bei Krokodilen und Vögeln (Abb. 431) bildet die gesamte Epidermis unter der Kralenplatte das Kralenhorn; bei Echsen und Brückenechsen sowie bei Säugtieren geht die Hornbildung nur von einer proximal gelegenen „fer-

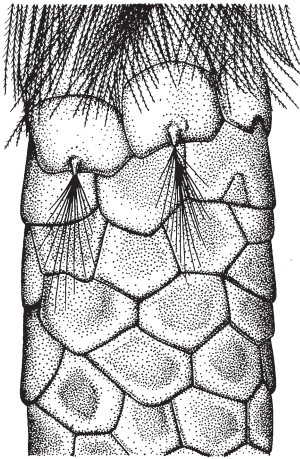


Abb. 15 Übergang zwischen federtragender und schildertragender Zone am Lauf eines Falken; dazwischen einige federtragende Schilder. Nach Blaszyk (1925) aus Starck (1982).

tilen“ Epithelzone aus. Sie kann bei einigen Echsen und Säugern (z. B. Bären) zweigeteilt sein, woraus eine Krallenplatte mit zwei Lagen resultiert. Vielfach sind Krallen mit der Endphalange besonders eng verbunden (Endphalange mit Längsspalt, in den eine Falte der Krallenplatte hineinfasst, z. B. bei grabenden Formen, ähnlich bei Katzen) (Abb. 737).

Bei Nägeln (Tegulae) (Primaten u. a.) (Abb. 586, 606E, 669) ist die Krallenplatte abgeflacht und die Krallensohle stark verkürzt. Beim menschlichen Nagel befindet sich das „fertile“ Epithel im Bereich der Lunula.

Hufe (bzw. Klauen) finden sich bei Paar- und Unpaarhufern (S. 577, 615), hufähnliche Gebilde sind bei Klippschliefern (S. 489), einigen südamerikanischen Nagern u. a. ausgebildet. Bei Artiodactyla und Mesaxonia werden die Endphalange und ein distales Stück der mittleren Phalange von der stark gewölbten Hufplatte (= Krallenplatte) zylinderförmig weit nach dorsal umfasst (Abb. 661, 708). Da sie ungu-

ligrad (Zehenspitzenhänger) sind, wird der Kontakt zum Untergrund durch den distalen Rand der Hufplatte, durch die Hufsohle (= Krallensohle) und den bzw. die Zehenballen hergestellt.

Federn kommen bei allen Vögeln vor; sie sind essentiell für die Thermoisolation und das Flugvermögen. Sie wurden schon bei theropoden Saurischiern (†Dromaeosauridae) gefunden (S. 420, Abb. 455). Es sind die bei weitem kompliziertesten Keratingebilde. Herkömmlicherweise werden sie von Reptilienschuppen abgeleitet. Wie bei diesen beginnt ihre Entwicklung mit einer Vorwölbung des Coriums, die von einer verdickten Epidermis überzogen wird (Abb. 421A). Diese zapfenförmige vorgewachsene Federanlage senkt sich in das Integument ein und bildet den Federfollikel (Abb. 16, 421A).

Im Inneren der Federanlage befindet sich der Bindegewebskern des Coriums, die Pulpa, die in der ausgereiften Feder als vertrockneter Rest, „Federseele“, in der sog. Spule (Abb. 421C) liegt. An der Basis des eingesenkten Federfollikels bildet die verdickte Epidermis den sog. Halskragen, von dem aus sich die Federanlage als zylindrisches bzw. apikal als konisches Epithelgebilde aus dem Follikel heraus streckt. Sie ist bedeckt von der Federscheide, dem oberflächlichen Verhornungsprodukt der Epidermis (Abb. 16). Oberhalb des Halskragens dringen aus der Pulpa bindegewebige Septen von innen in das Epithel vor und unterteilen es in leistenartige Abschnitte – auf der Dorsalseite der Federanlage entsteht so der Federschaft, und je nach Anordnung der vorwachsenden Bindegewebsleisten werden Dunen- oder Konturfedern gebildet. Im Gegensatz zu den Haaren der Säuger (s. u.) sind an der Federbildung Epidermis und Corium gleichermaßen beteiligt (Entwicklung und Bau der Feder, Federscheide, Federfollikel, Federmuskel, Federtypen s. S. 395, Abb. 421).

Haare gelten als Neubildung der Mammalia. Sie sind unverzweigte Keratinfäden, die von der Epidermis gebildet werden. Anders als bei Federn (s. o.) beteiligt sich das Corium an ihrem Aufbau nur insofern, als eine Coriumpapille mit ernährnder und induktiver Funktion von unten in den Haarbulbus hineinragt (Abb. 17, 490).

Die Haarbildung beginnt mit einer zapfenförmigen, schräg liegenden Einsenkung der Epidermis in das Corium. Deren

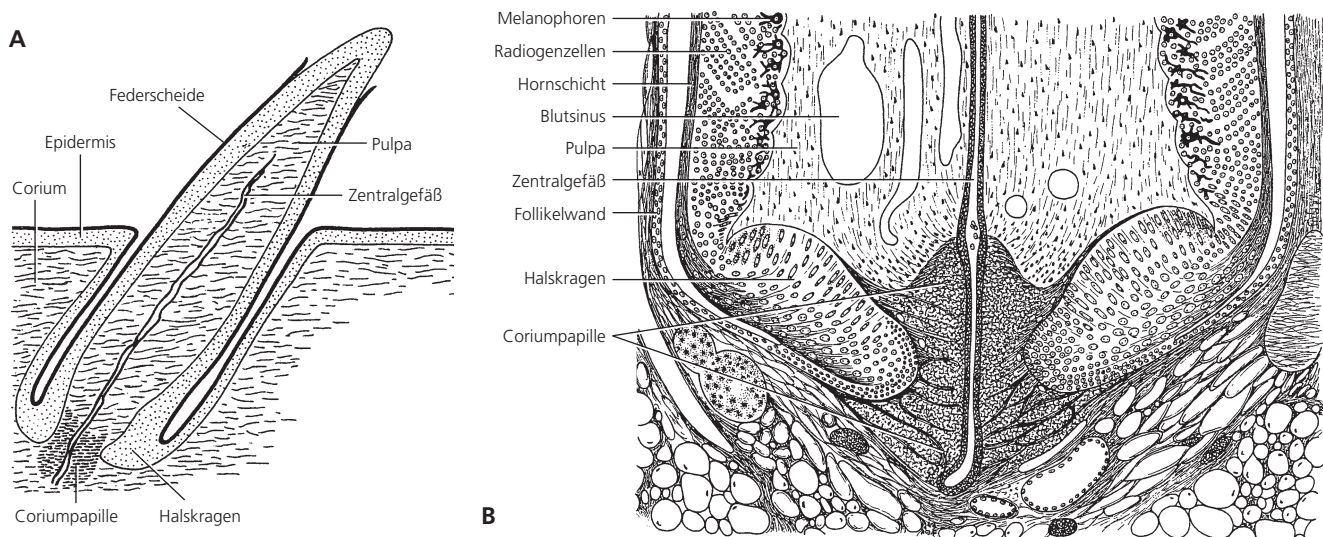


Abb. 16 Federentwicklung. **A** Längsschnitt durch eine frühe Federanlage. **B** Halsregion der Federanlage. Aus Starck (1985), B nach Lillie und Wang (1949).

nach Größe und Gestalt lassen sich trotz bestehender Übergänge Haartypen unterscheiden (Abb. 489): Zu den Konturhaaren gehören Leithaare (kräftig, gerade, in ganzer Länge gleichartig) und Grannenhaare (mit dünnerem auch gewellten proximalen und kräftigerem, geraden distalen Abschnitt). Wollhaare (kürzer, dünner und sehr häufig gekräuselt) bilden die isolierende Unterwolle und können in sehr großer Dichte vorkommen (50 000 und mehr pro cm² bei Pelzrobben). Spezialbildungen sind die als Tasthaare dienenden Vibrissen (Abb. 645, 610, Vibrissen der Robben S. 654) und die zur Verteidigung benutzten Stacheln, die vielfach unabhängig entstanden sind (S. 462, 505). Reduktion des Haarkleides ist nicht selten; haararm sind u. a. Schweine, Flusspferde, Nashörner, Elefanten. Bei dem subterranean lebenden Nacktmull (Abb. 640) sind die Haare bis auf die Vibrissen reduziert. Das Haarkleid der Wale und Seekühe ist in Anpassung an ihre aquatische Lebensweise und eine Thermoisolierung durch subcutanes Fettgewebe ebenfalls bis auf unterschiedlich weit reduzierte Vibrissen rückgebildet.

Auch die Anordnung der Haare ist sehr unterschiedlich: gleichförmig z. B. bei Carnivoren und fast immer bei Chiropteren; in Gruppen bei einer beschuppten Haut (Schwänze von Nagern (Abb. 637) u. a.), dort befindet sich am freien Rand jeder Schuppe eine Gruppe von drei oder mehr Haaren. Dadurch, dass benachbarte Haare in derselben Richtung schräg aus der Haut wachsen, ergibt sich der sog. Haarstrich, in dessen Richtung (am Rumpf zumeist von vorn nach hinten, an den Extremitäten am häufigsten von proximal nach distal) sich die Haare glatt legen lassen. Abweichungen stehen zumeist in Zusammenhang mit der Lebensweise, z. B. verläuft bei Faultieren (S. 487), die sich rückenabwärts hangelnd im Geäst bewegen, der Haarstrich am Rumpf von ventral nach dorsal und an den Extremitäten von distal nach proximal (Abb. 535).

Die Lebensdauer der Haare ist begrenzt und macht ihren Ersatz erforderlich (Haarwechsel). Wenn ein Haar abstirbt, zieht sich die Coriumpapille aus der Haarzwiebel zurück, und es wird ausgestoßen. Die Bildung des Ersatzhaares geht mit dem Entstehen einer neuen Coriumpapille in dem alten Haarfollikel einher. Kontinuierlicher Haarwechsel kommt bei Formen vor, die keinen saisonalen Klimaschwankungen unterliegen. Einmaliger Haarwechsel und Verlust des Winterhaarkleides findet sich bei vielen Säugern nach Ende des Winters; der Übergang vom Sommer- zum dichteren Winterhaarkleid erfolgt durch Aktivierung nicht entwickelter Haarfollikel zu Beginn des Winters. Zweimaliger Haarwechsel ist charakteristisch für Säuger, die im Winter ein tarnendes weißes Haarkleid besitzen (Hermelin, Schneehase). Eine Besonderheit ist der Haarwechsel bei See-Elefanten (und anderen Phocidae) (S. 660), bei denen die äußeren Hautschichten mit den darin befindlichen Haaren in großen Stücken abgestoßen werden.

Die **Hornscheiden** der Artiodactyla (Mammalia) überziehen knöcherne Hornzapfen (Os cornu), die als Hautverknöcherung mit dem Stirnbein verwachsen oder Auswüchse des Frontale sind. Hornscheiden werden von dem Epithel gebildet, das den Hornzapfen überzieht. Weitere Einzelheiten über Bildung, Struktur, Variabilität und Vorkommen dieser Hornbildungen: S. 578, Abb. 663E, F, 665, 684.

Geweih der Hirsche kommen mit Ausnahme der Rentiere, wo Männchen und Weibchen Gehörne entwickeln, nur

den Männchen zu. Geweihe sind mehr oder weniger verzweigte Verknöcherungen in der Subcutis, die mit einem unterschiedlich langen Knochenzapfen (Rosenstock) der Schädeldecke verwachsen (Abb. 663A, B, 664). Sie werden nicht von Horn bedeckt. Während der Rosenstock eine dauerhafte Struktur ist, wird das Geweih einmal jährlich abgeworfen und darauf erneuert; es wird zunächst von Integument überzogen, das als sog. Bast nach Abschluss der Geweihbildung eintrocknet und „gefeigt“ wird (S. 578). Kopfwaffen der Giraffidae (S. 577, Abb. 662).

Nasenhörner sind eine weitere Form von Kopfwaffen der Säuger. Es sind massive, kegelförmig zugespitzte, nur aus Keratin bestehende Strukturen, die median auf dem Schädel liegen und allen Arten der Nashörner (Rhinocerotidae, Mesaxonia) in Ein- oder Zweizahl zukommen. Das Horn besteht, wie Querschnittsbilder zeigen, aus dicht gepackten, in Längsrichtung des Horns orientierten Hornröhrchen (Durchmesser bis 0,5 mm) mit konzentrischem Schichtenbau (S. 615).

Die Stirnwaffen der Huftiere sind Strukturen mit verhaltensbiologischer Bedeutung in unterschiedlicher Gewichtung der Funktionen für das Droh- und Imponierverhalten, für den Rivalenkampf oder die Abwehr von Feinden.

2.3 Hartsubstanzen des Integuments

Im Corium gebildete Hartsubstanzen sind phylogenetisch alte Strukturen: Bereits fossile Agnathen, z. B. †Arandaspidida (S. 194, Abb. 202) und sehr basale Gnathostomata, z. B. †Placodermi (S. 200, Abb. 207), waren mit kräftigen Knochenpanzern zumindest an Teilen ihres Körpers ausgerüstet.

Die vielfältigen Hartsubstanzen im Integument der Schädeltiere gehen wie diese frühen Panzerbildungen auf die Fähigkeit des Coriums zur Bildung knöcherner Strukturen zurück.

Für das Verständnis der Entstehung der verschiedenen Hartstrukturen im Integument der Craniota ermöglichen die sog. **Odontoden** eine modellhafte Vorstellung: Es sind sehr kleine, einfache, aus Dentin (s. u.) bestehende oberflächliche Hartstrukturen. Odontoden ähneln kleinen Hautzähnen mit einer konischen Dentinkrone, einem Überzug aus schmelzartiger Substanz (s. u.) sowie einer Pulpahöhle mit Bindegewebe und Blutgefäßen; sie sitzen auf einer kleinen knöchernen Basalplatte und differenzieren sich über einer Coriumpapille. Odontoden können durch Aneinander- und Übereinanderlagerung zu größeren Hartstrukturen zusammentreten und Komplexe auf Deckknochen bilden. Sie sind u. a. bei verschiedenen Actinopterygii, deren Stammgruppenvertretern und *Latimeria* nachgewiesen worden.

Plakoidschuppen (Plakoidorgane) der Chondrichthyes bestehen aus einer im Corium verankerten Basalplatte, deren zellfreie Knochensubstanz direkt in das Dentin der aus der Epidermis herausragenden, nach hinten gerichteten zahnartigen Spitze übergeht (Abb. 19, 209). Diese ist an ihrer Oberfläche mit schmelzartiger Substanz (Enameloid, s. u.) überzogen. Im Inneren der Plakoidschuppe befindet sich eine Pulpahöhle. Die Bildung erfolgt wie bei den Odontoden beschrieben (s. o.).

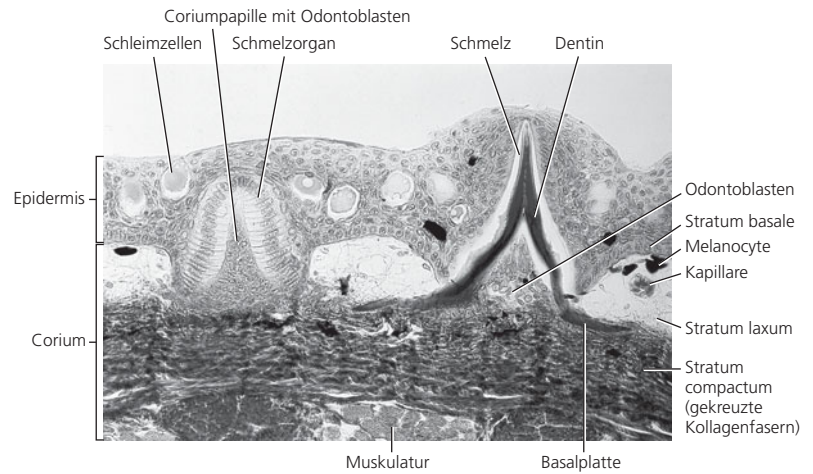


Abb. 19 Bau und Bildung der Plakoidschuppen. *Scylliorhinus canicula*, Katzenhai, juvenil. Ausschnitt des Integuments von ca. 0,6 mm Länge; Azan-Färbung. Links frühes Stadium, rechts fertige Schuppe. Original: W. Stoiber, Salzburg.

Plakoidschuppen treten in sehr unterschiedlicher Form auf und erfüllen sehr verschiedene Funktionen (S. 204). Sie dürfen nicht als ursprünglich angesehen werden, sondern müssen als das Ergebnis einer langen Entwicklung aus einfacher gestalteten Strukturen gelten.

Die ausgedehnten **Knochenpanzer** der ursprünglichsten Gnathostomata, der †Placodermi, bestanden aus kräftigen Lagen von Lamellenknochen (Isopedin) und nach außen folgendem spongiösen Knochen. Tuberkel aus Semidentin (bzw. Dentin, wenn die Odontoblasten im Dentin und nicht in der Pulpahöhle sitzen) bildeten die Oberfläche der Panzer.

Die **Cosmoïdschuppen** (Abb. 20A, 234G) waren typisch für fossile Sarcopterygii. An einem tief im Integument liegenden Lamellenknochen (Isopedin) schließt nach außen spongiös gebauter Knochen an, der in Richtung Körperoberfläche in Cosmin übergeht; dieses besteht aus Dentin und ist von einer Lage Schmelz bedeckt. Letzterer zeigt die hexagonalen Abdrücke der Epidermiszellen (s. Abb. 20A). Das Cosmin ist charakterisiert durch ein verzweigtes Porenkanalsystem in seinem Inneren, in dem die cytoplasmatischen Fortsätze der Odontoblasten verliefen. Die flaschenförmigen Hohlräume dieses Systems gehen auf Blutgefäße zurück und nicht auf Elektrorezeptoren, wie häufig behauptet.

Bei rezenten Dipnoi sind die Schuppen dünne, teils große Gebilde ohne Cosmin. *Latimeria* hat große runde Schuppen mit einer dünnen Schicht von Isopedin und oberflächlichen, lang gestreckten Tuberkeln, bei denen es sich um Odontoden handelt.

Ganoidschuppen (Abb. 20B, 234E) sind kompakte Gebilde, die bei stammesgeschichtlich alten Fischtaxa vorkommen, rezent bei Flösselhechten (Cladistia) und Knochenhechten (Ginglymodi). Eine Basis von lamellärem Knochen (Isopedin) wird von Cosmin und einer dicken Schicht von mehrlagigem Ganoin (s. u.) (*Polypterus*) überdeckt; Cosmin kann auch gänzlich fehlen (*Lepisosteus*) (S. 238, Abb. 264F).

Elasmoidschuppen, dünne Knochenschuppen, charakterisieren Halecomorphi und Teleostei. *Amia calva* (Halecomorphi) besitzt flexible sog. amioide Rundschuppen, gelegentlich und bei fossilen Verwandten mit einem Ganoinüberzug. Für Teleostei sind entweder Cycloïdschuppen (Rundschuppen) oder die abgeleiteten Ctenoidschuppen (Kammschuppen) kennzeichnend. Elasmoidschuppen lassen sich durch Reduk-

tion von Dentin und Ganoin von Ganoidschuppen ableiten; sie entstehen in einem taschenartigen Spaltraum im Stratum laxum des Coriums ohne Beteiligung des Epithels. Sie bestehen aus einer Lage von Knochengewebe, häufig acellulär, und einer darunter liegenden Platte mit Lamellenlagen von Kollagenfaserbündeln. Verschiedene Schuppentypen der Teleostei: S. 245; Abb. 253.

Abkömmlinge von Cosmoïd- und Ganoidschuppen, die ebenfalls im Corium entstehen, sind auch die **Flossenstrahlen**. Sie stützen Flossen, bestimmen in vielfältiger Weise ihre Funktionen und tragen zum Habitus ihrer fossilen und rezenten Träger bei. *Lepidotrichia* (S. 249, Abb. 238, 254) sind meist rein knöchern, häufig gegliedert, verzweigt und kommen auch miteinander verschmolzen vor; bei wenigen Formen tragen sie noch Dentin. *Ceratotrichia* sind die paarig angeordneten aus Kollagen bestehenden Flossenstrahlen von Chondrichthyes (S. 207, Abb. 213, 214). Fulcra (Flossen-schindeln (S. 235, Abb. 243A, 247) sitzen dorsal auf Schwanz-flossen von z. B. ursprünglichen Actinopterygiern.

Die Fähigkeit des Coriums zur Knochenbildung ging mit dem Verlust von Knochenpanzern und Schuppen niederer Schädeltiere nicht verloren. Insbesondere bei Reptilien werden in mehreren Gruppen – rezenten und fossilen – solche phylogenetisch jüngeren Knochenbildungen, Osteodermata, angetroffen. Bei Krokodilen, Schildkröten u. a. unterlagern sie Hornplatten (s. o.) und bilden bei letzteren zusammen mit Elementen des dermalen Schultergürtels und Elementen des Endoskeletts einen starren Panzer (Plastron auf der Ventral- und Carapax auf der Dorsalseite) (S. 340, Abb. 357, 401A). Der in gürtelförmige Abschnitte untergliederte Panzer der Gürteltiere besteht ebenfalls aus dermalen Knochenplatten und sie überdeckenden Hornschuppen (Abb. 731).

Zähne sind Hartgebilde des Integuments im Stomodaeum, deren Gesamtheit als Gebiss bezeichnet wird. Der Kieferapparat der Gnathostomata erfährt durch sie eine funktionelle Vervollkommenung von außerordentlicher Bedeutung: Mit den derart umfassend veränderten und erweiterten Möglichkeiten des Nahrungserwerbs und der Feindabwehr erreichen die Gnathostomata ein evolutives Plateau, von dem aus ihr weiterer stammesgeschichtlicher Erfolg seinen Ausgang nahm.

Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere

Westheide, W.; Rieger, G. (Hrsg.)

2015, XVI, 713 S. 762 Abb., Hardcover

ISBN: 978-3-642-55435-3