

Die Entwicklung des mittleren und des äusseren Ohres.

Von

Dr. Wilhelm Moldenhauer

in Leipzig.

Mit Tafel VI—IX und 2 Holzschnitten.

I. Historisches.

Als im Jahre 1825 RATHKE¹⁾ seine Beobachtungen über die Entstehung von Spaltbildungen in der Halsgegend von Schweinsembryonen bekannt machte, wurde diese Entdeckung der Wichtigkeit des Gegenstandes entsprechend von den vorzüglichsten damaligen Anatomen mit grossem Interesse verfolgt und sehr bald zu einem vorläufigen Abschluss gebracht. Indem Männer wie v. BAER²⁾, JOH. MÜLLER³⁾, HUSCHKE⁴⁾ diesen Gegenstand bei verschiedenen Thierklassen einem sorgfältigen Studium unterzogen, wurde es sehr schnell und sicher festgestellt, dass diese Spaltbildungen eine ganz constante Erscheinung zu einer gewissen Zeit der embryonalen Entwicklung bei allen zur Wirbelthierreihe gehörenden Thierklassen bildeten. Man nannte sie Kiemen-, Visce-ral-, auch Schlundspalten, da sie in offener Verbindung mit dem Vorderdarme oder Schlunde standen und erkannte ferner, dass die unteren

1) RATHKE. Isis 1825 pag. 747 u. 1828 pag. 108.

2) De ovi mammalium et hominis genesi. Lips. 1827. MECKEL's Archiv 1827 u. 1828. Entwicklungsgeschichte der Säugethiere.

3) MECKEL's Archiv. 1830.

4) Isis 1826 pag. 613 u. 1827 pag. 401.

Spaltenpaare nur eine vorübergehende Existenz führten, während das erste Paar wenigstens bei den Säugethieren und Vögeln in nähere Beziehung zu dem Ohrlabyrinth treten und die Anlage des mittleren und äusseren Ohres abgeben sollte.

Ueber diesen letzteren Punct haben besonders REICHERT¹⁾ und GÜNTHER²⁾ Untersuchungen angestellt, die sich bis in die neueste Zeit als vollgültig bewährt haben und werde ich mich hierauf in dieser historischen Einleitung besonders stützen.

Nachdem REICHERT das Auftreten der Kiemenbögen mit den zwischen ihnen gelegenen Spalten bei verschiedenen Wirbelthieren geschildert, geht er l. c. § 5 pag. 149 zur Beschreibung der sich bei Schweinsembryonen an der Aussenseite der Visceralspalten vollziehenden Metamorphosen über. Er schreibt:

»Die Spalten, welche durch die Visceralbögen gebildet werden, sind anfangs sämmtlich von den durchweg glatten, abgerundeten Rändern der respectiven Visceralfortsätze begrenzt, keine Spur von Leisten, nichts von Zacken, oder Hügeln ist zu bemerken. Die zweite Visceralspalte ist sodann diejenige, an welcher zuerst ein Verschwinden sichtbar wird. Theils von der Stelle aus, wo die Visceralbögen unten zusammenkommen, wendet sich die Bildungsmasse nach der Wirbelsäule hin und auch wiederum von der letzteren aus legt sich dieselbe so in die Spalte, dass bei einem wenig vorgeschrittenen Embryo nur noch eine längliche Furche als Spur der früheren Spalte bemerkbar ist, welche später sich ganz ausgleicht. Etwas später, aber auf ähnliche Weise verschwindet die dritte Spalte.

Die wichtigste Visceralspalte in ihrer Metamorphose ist bei den Säugethieren und Vögeln die erste. Sie wird anfangs von den glatten Rändern der sie umgebenden beiden ersten Visceralbögen begrenzt. Bald darauf, nachdem ihr unteres Ende sich mit Bildungsmasse gefüllt hat, sieht man an den Rändern, welche den übrig gebliebenen Theil der Oeffnung umgeben, aus der glatten Fläche einzelne Erhabenheiten hervortreten. Es entstehen dadurch zwei bemerkbare Einbuchtungen, welche durch eine mittlere Erhöhung getrennt werden, so dass die Visceralspalte an zwei Stellen etwas breiter, in der

¹⁾ Ueber die Visceralbögen der Wirbelthiere JOH. MÜLLER's Archiv f. Anat. u. Phys. 1837.

²⁾ Beobachtungen über die Entwicklung des Gehörorgans etc. Leipzig 1842 bei WILH. ENGELMANN.

Mitte enger und durch die sich erhebenden Hügel zusammengedrängt erscheint. Durch Auseinanderziehen der Ränder gelingt es jetzt noch in die Visceralhöhle zu schauen. Diese erweiterten Stellen der ersten Visceralspalte markiren sich allmählig durch die Entwicklung ihrer Ränder deutlicher und zu einer Zeit, wo die anderen Spalten bis auf eine Furche verschwunden sind, kann man beim Entfernen der Ränder die den Durchgang verklebende Bildungsmasse wahrnehmen und zwar, wie schon RATHKE bemerkt hat, näher der äusseren, als der inneren Oeffnung. Indem sich nun die Ränder immer mehr erheben, wird besonders die untere Abtheilung der Spalte vertieft und gestaltet sich zum äusseren Gehörgang um, während die obere, mehr nach der Wirbelsäule zu gelegene mit ihren stark hervorstechenden Rändern zur Ohrmuschel wird.

Das Verhalten der Visceralspalten an ihrer inneren Seite ist in sofern dem der Aussenseite vergleichbar, als auch hier die beiden unteren Spalten sich vollkommen schliessen und nur die erste von Bedeutung für das ausgebildete Individuum bleibt. Das Verwachsen der beiden letzteren geschieht gleichfalls auf die Weise, dass die Bildungsmasse hauptsächlich von den beiden Enden aus gegen die Spalte vordrängt.

Die erste Visceralspalte ist auch an ihrer inneren Seite die wichtigste, da sie sich in die Paukenhöhle und Tube verwandelt. Es verlängert sich nämlich die innere Abtheilung der Spalte, welche durch eine Zwischenlagerung von Substanz von der äusseren getrennt ist, durch die Entwicklung der umliegenden Bildungsmasse in einen Canal. Derselbe wird von der, zwischen dem zweiten und dritten Visceralbogen entstehenden, dann aber nach vorn gegen den ersten Visceralfortsatz vorwachsenden Labyrinthanlage in der Nähe der verwachsenen Stelle der Spalte eingeengt und die ausserhalb der Einengung des Canals gelegene Partie zur Paukenhöhle umgebildet, während der übrig gebliebene Theil als Tube sich verlängert. Dieselbe hat gleich anfangs die Richtung von aussen und vorn nach innen und hinten.«

Soweit REICHERT, mit dem ein späterer Bearbeiter dieser Materie, GÜNTHER, wohl in der Hauptsache übereinstimmt, doch in einigen Puncten theils abweichender Meinung ist, theils dieselben uns in mehr ausführlicher Schilderung vorführt, weshalb ich auch ihn hier wörtlich citire. Er schreibt l. c. pag. 32:

»Durch die angehäuften Bildungsmasse in der Nähe der ersten Kiemenspalte wird deren Rand höher, wulstiger und dieselbe so zu-

sammengedrängt, dass man sie nur noch durch ein gelindes Auseinanderziehen der Ränder deutlich machen kann. Bald verwächst sie auch selbst und zwar zuerst in der Mitte, so dass statt ihrer zwei kleine Löcher vorhanden sind, von denen das untere, als keiner weiteren Metamorphose unterworfen, bald ganz schwindet. Wichtig ist die übrigbleibende obere Oeffnung, welche nach aussen in die äusseren Theile des Gehörorgans umgewandelt wird, während sie nach innen in die Paukenhöhle und Trompete übergeht.

Die übrigbleibende Oeffnung liegt zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen und betrachten wir die Sache von innen, so befindet sie sich in der unmittelbaren Nähe der Schädelbasis. Der Canal der Ohrtrompete selbst geht in seiner Entwicklung folgenden Gang. Nachdem die erste Kiemenspalte, welche auch nach innen in ein Grübchen verwandelt worden, geschlossen ist, erheben sich die umgebenden Ränder und zwar der vordere mehr, als der hintere, während nach oben und unten eine Ausbreitung der Oeffnung bemerkt wird, die dadurch in eine enge schief liegende Spalte mit abgerundeten Rändern umgewandelt wird. Zugleich wird die Wand der Kiemenhöhle, später Rachenhöhle, dicker, wodurch in ihr Raum für den von innen und vorn nach aufwärts und rückwärts gehenden Trompetencanal erhalten wird, welcher in der ersten Zeit seiner Bildung die von v. BAER und RATHKE als Aussackung der Schlundschleimhaut beschriebene Form darstellt.« Ferner pag. 37: »Es ist schon erwähnt worden, dass im Anfange die Tube und Pauke sich als eine kleine zusammengedrückte Tasche, in der Visceralwand des Kopfes gelegen, darstellen und dass letztere weder breiter noch weiter als erstere ist, bald jedoch wird sie breiter ohne weiter zu werden, denn indem sich diese Tasche weiter ausbreitet, bleiben die Wände derselben doch immer noch dicht aneinander liegen. Da aber mit der weiteren Entwicklung des Labyrinthes dieses gegen die Pauke vorragt, so wird diese Tasche ebenfalls hervorgetrieben und gibt bei einem S wöchentlichen Fötus im Querdurchschnitt eine halbmondförmige Gestalt.«

In Bezug auf die weitere Entwicklung des Trommelfells äussert sich GÜNTHER pag. 53 folgendermassen: »Während die Paukenhöhle eine taschenförmige Gestalt annimmt, treten mit der weiteren Entwicklung der Kopfwirbel der erste und zweite knorpelige Visceralstreifen weiter von einander, daher die sich zwischen beiden befindende Masse einen grösseren Raum gewinnt und dadurch zur Bildung des Trommelfells geschickter wird, welches dadurch zu Stande ge-

bracht wird, dass die Bildungsmasse zwischen dem ersten und zweiten Visceralstreifen also die äussere Wand der Paukenhöhle, nur in der Richtung der Breite, aber nicht der Dicke wächst.«

Diesen eben entwickelten Ansichten trat VALENTIN¹⁾ in einigen Hauptpunkten entgegen.

»Wir glauben nämlich,« schreibt er l. c. pag. 211, »nach unseren Untersuchungen als gewiss annehmen zu müssen, dass die Eustachische Trompete der Rest der inneren Abtheilung der früheren ersten Kiemenspalte ist, dass aber die Paukenhöhle (?) und der äussere Gehörgang sich aus der äusseren Abtheilung bilden, ist zu bezweifeln. Denn, wenn auch die Spalte zuerst nach hinten etwas weiter ist, so sieht man doch, sobald sie durch eine dünne Haut geschlossen ist, die erste Andeutung der Ohröffnung nicht in einer Linie mit dieser verdünnten Hautstelle, sondern über ihr in der Substanz der hintern Grenze des ersten Kiemenbogens selbst. Auch müsste, wenn die Oeffnung der Spalte selbst zur Ohröffnung würde, diese eine veränderte Richtung annehmen, da sie später in die frühere Spaltlinie sich nicht fortsetzt, sondern dieselbe unter einem schiefen Winkel schneidet.«

Weiterhin bemerkt VALENTIN in Bezug auf das Trommelfell:

»Die äussere Oeffnung der Paukenhöhle ist um diese Zeit (7 wöchentlicher, menschlicher Fötus) nicht blos durch eine feine Hautlamelle, sondern auch durch körnige Substanz der Visceralplatten geschlossen. Zog ich nämlich die obere dünne Haut genau hinweg, so war es mir nicht möglich eine Oeffnung zu sehen, oder ein Haar einzubringen. Als ich aber die Stelle mit einem feinen Staarmesser spaltete, sah ich deutlich eine Schicht körnerhaltiger Bildungsmasse über dem äusseren Ende der Paukenhöhle lagern.«

Die VALENTIN'schen Beobachtungen fanden jedoch Widerspruch und es erhielten sich die Ansichten von REICHERT und GÜNTHER bis in die neueste Zeit, so dass sich auch KÖLLIKER auf dieselben stützt. In der ersten Auflage seiner Entwicklungsgeschichte schreibt er nämlich pag. 321:

»Die erste Kiemenspalte schliesst sich beim menschlichen Embryo in der fünften Woche, jedoch nicht in ihrer Totalität, wie die anderen Spalten, sondern so, dass zu beiden Seiten der Verschlussstelle, welche der äusseren Mündung nahe liegt, der Anfang und

¹⁾ VALENTIN. Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Berlin 1835 bei AUGUST RÜCKER.

das innere Ende des Canals sich offen erhalten. welche Theile nichts anderes, als die Anlagen des äusseren Gehörganges einerseits und der Tube und Paukenhöhle andererseits sind, während die Verschlussstelle das primitive Trommelfell darstellt. Im weiteren Verlauf verlängert sich nun der innere Theil der Kiemenspalte und wird an seinem hinteren oder äusseren Ende allmählig weiter.«

DURSY¹⁾ geht auf die Beziehungen der ersten Spalte zum Gehörorgane nicht genauer ein, er betont nur, dass der hintere Winkel Ohröffnung wird indem er pag. 105 sagt:

»Die erste, oder oberste Schlundspalte ist die längste, sie überragt die übrigen sowohl in der Richtung nach vorn, als nach hinten gegen das Schädelrohr. Ihr hinteres Ende wird Ohröffnung, stösst an das Schädelrohr an und unterbricht daher die Bauchplatte in ihrem Verlauf zum Oberkieferfortsatz.«

Aus dieser historischen Einleitung, in der die Ansichten der bedeutendsten Forscher über die Entwicklung des äusseren und mittleren Ohres der besseren Beurtheilung wegen wörtlich angeführt worden sind, wird der Leser ersehen, wie ungeheuer mangelhaft unsere Kenntnisse und wie dunkel unsere Vorstellung über den Entwicklungsgang dieses Gegenstandes sind.

Nur soviel scheint einigermassen sicher constatirt, wenigstens stimmen die meisten Untersucher darin überein, dass die Entwicklung des schalleitenden Apparates im hinteren Winkel der ersten Kiemenspalte vor sich geht. Dieser Abschnitt der Kiemenspalte soll sich nicht wie der übrige vollständig wieder verschliessen, sondern wie durch eine Scheidewand in zwei Abtheilungen getheilt werden, von denen die kleinere äussere die Anlage des Gehörganges, die grössere innere die des Mittelohres (Tube und Paukenhöhle) abgeben, während die trennende Schicht das primitive Trommelfell darstellen soll. Schon hier stossen uns wichtige Fragen auf, die bisher unbeantwortet geblieben sind und denen wir doch nothwendigerweise näher treten müssen. Vor allem, wie sollen wir uns die Entstehung des primitiven Trommelfells vorstellen, da das Auftreten einer Scheidewand innerhalb eines mit Epithel ausgekleideten Canals doch entschieden der näheren Erklärung bedarf. Ist die Membran aus einer einfachen Epithelverklebung hervorgegangen? Hat sie schon anfäng-

¹⁾ DURSY. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere.

lich ihre spätere Zartheit und ihre drei bekannten Schichten? Wie ist ihre ursprüngliche Richtung?

Alle diese und andere für das richtige Verständniss bedeutungsvolle Fragen sind unberührt geblieben, so dass es wohl niemand geben wird, der auf Grundlage der bisherigen Beobachtungen auch nur entfernt die ebenso schöne, als sinnreiche Bildungsweise dieser wichtigen Apparate naturgetreu darzulegen vermöchte.

Eben so wenig kommen wir beim Verfolgen des weiteren Entwicklungsganges dieser primitiven Anlagen über allgemeine Angaben hinaus, da trotz der Sorgfalt der bisherigen Untersucher die damaligen unvollkommenen Untersuchungsmethoden ein eingehendes Verständniss nicht erlaubten.

Ich werde daher versuchen das Dunkel, in welches bisher die Entwicklungsgeschichte des schalleitenden Apparates gehüllt war, zu lüften und kann dem Leser im voraus versprechen, dass die von mir gewonnenen Resultate ihm eine genügende Aufklärung über den fraglichen Gegenstand geben werden.

Die Untersuchungen sind unter Leitung des Herrn Professor RAUBER in Leipzig ausgeführt, dem ich nicht nur die Methode, sondern vielfach auch die richtige Deutung der einzelnen Objecte verdanke.

II. Eigene Untersuchungen.

Es ist eine in vielen entwicklungsgeschichtlichen Schriften hervorgehobene Erfahrung, dass man im Verlauf organogenetischer Untersuchungen dazu gelangt, zur Gewinnung eines vollständigen Ueberblicks und einer klaren Anschauung auf weit frühere Embryonalstadien zurückzugreifen, als man anfänglich für nothwendig gehalten hatte. Auch für meinen Zweck zeigte sich bald diese Nothwendigkeit. Je weiter wir aber die Ausbildung eines Organes zurückverfolgen, um desto unbestimmter tritt die Anlage aus ihrer Umgebung hervor, bis zuletzt jede Andeutung einer Sonderung schwindet und allein mehr das geordnete Zellenmaterial vorliegt, in welchem das zu suchende Organ ohne Differenzirung verborgen ist.

Wenn auch die relative Zeit der ersten Organdifferenzirung, je nach der morphologischen Dignität der Organe, noch so verschieden ist, so ist es gewiss geboten, wenigstens die genannte unterste Grenze als Ausgangspunct inne zu halten. Glücklicherweise vereinfachen sich die Formverhältnisse, je näher wir diesem Ziele treten, um so

entschiedener. Nur der Weg durch die verschiedenen Formwandlungen zurück zur einfachsten Grundform ist ein mühsamer und schwierig die Bewältigung der sich überall auf Schritt und Tritt erhebenden Fragen nach dem Zusammenhange des Gesehenen.

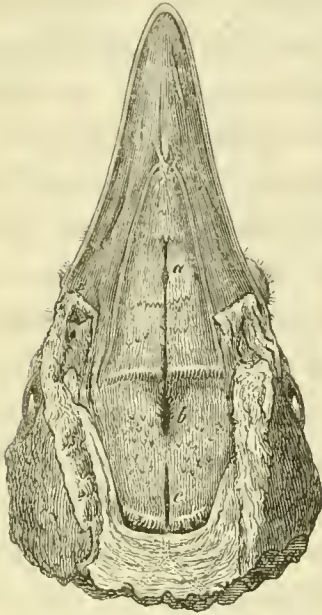
Im vorliegenden Falle ist der Ausgangspunct, bis zu dem ich zurückgehen musste, verhältnissmässig scharf begrenzt. Die Kiemenpalten und die zwischen ihnen liegenden Bögen werden vor allem ins Auge zu fassen sein. Von hier aus ist der Entwicklungsprocess bis zu demjenigen Stadium zu verfolgen, welches die Züge der fertigen Form des Organes bestimmt und deutlich erkennen lässt. Beim Hühnchen läuft dieser Process innerhalb der Zeit vom dritten bis zwölften Bebrütungstage ab. Der Gegenstand wird sich am leichtesten überschauen lassen, wenn ich zunächst die Formveränderungen zusammenhängend schildere, welche sich an der äusseren und inneren Seite der Kiemengegend während des genannten Zeitraumes abspielen. Ihnen reihe ich die an der Hand zahlreicher Schnittserien zu beobachtenden Verhältnisse, ohne die ein sicheres Verständniss nicht zu gewinnen sein würde, an. Histologische Angaben über das primitive Trommelfell, über die Verwachsungsverhältnisse der Kiemenbögen schliessen sich an. Nach einer Zusammenfassung des wesentlichen Entwicklungsganges stelle ich alsdann dem gewonnenen die stammesgeschichtliche Entwicklung, also die vergleichende Anatomie der Kiemengegend in kurzem Abriss gegenüber und schliesse mit einem Blick auf die bisher beobachteten Missbildungen.

Ich benutzte zunächst und am meisten Hühnerembryonen, weil sie in unbeschränkter Zahl zu Gebote stehen, doch blieben zur Vergleichung auch Säugethiere nicht unberücksichtigt.

Da sich nun der Rachen bei den Vögeln von dem der Säugethiere in manchen Puncten unterscheidet, so will ich vorerst mit einigen Worten auf die Anatomie desselben eingehen. Vor allen Dingen fehlt den Vögeln ein Nasenrachenraum, in den, wie bei den Säugethiern, die beiden Tuben einmünden, sondern der Boden der Nasenhöhle geht, wie an der umstehenden Figur deutlich zu erkennen ist, ohne scharfe Grenzen nach hinten in die Schlundwand über. Durch eine in der Medianlinie befindliche grosse Spalte (*a b*) des Gaumens communicirt die Nasenhöhle mit der Mundhöhle. Weiter nach rückwärts ebenfalls in der Medianlinie befindet sich eine zweite, kleinere Spalte (*c*) von ansehnlicher Tiefe, deren Wänden von Weichtheilen umgeben werden. Diese letztere Spalte endet nach vorn blind, nach hinten setzt sie sich in einen kleinen von fibrö-

sem Gewebe umschlossenen Canal fort, der an der Schädelbasis hin verlaufend bald an einen von einer dünnen Knochenkapsel umge-

Fig. 1.



a, b Gaumenspalte.
c Tubenspalte.

benen Raum gelangt. Vor ihm theilt sich die bisher einfache Röhre in zwei Hälften und verläuft jederseits nach aussen und hinten an der Decke der erwähnten Knochenkapsel, von dieser nur durch eine dünne Knochenlamelle getrennt, bis sie am Boden der Paukenhöhle ausmündet. Wir erkennen in diesen Canälen unsehwer die Tuben, welche, so lange sie vom Knochen begrenzt sind, getrennt verlaufen, dann sich in der Mittellinie zu einer fibrösen Röhre vereinigen und am Boden der hinteren Spalte ausmündend die Form eines Y haben.

Diese kurze Darstellung ist zum Verständniss der Präparate nothwendig, auf weitere Einzelheiten gehe ich nicht ein, sondern wende mich zur Schilderung der angewandten Untersuchungsmethoden.

Die jüngeren Embryonen wurden, nachdem die Keimhaut umschnitten und sie sorgfältig vom anhängenden Eiweiss befreit waren, nach der von REMAK angegebenen Methode mittelst einer Glasplatte abgehoben und direct unter das Mikroskop gebracht. Sollten sie zum Schneiden verwandt werden, so wurden sie mit einer $\frac{1}{3}\%$ Chromsäurelösung zuerst für einige Zeit betränfelt, um keine künstlichen Krümmungen zu erhalten, je nach der Grösse 8—12 Stunden in derselben Lösung aufbewahrt, darauf in Wasser ab gespült und zu weiterer Härtung in starken Alkohol gelegt. Auch die makroskopischen Verhältnisse lassen sich vielfach an gehärteten Objecten weit besser überschauen, weil die frischen Embryonen zu durchscheinend sind, um bestimmte Grenzen, Hügel, Vertiefungen sicher wahrnehmen zu können. Vor dem Schneiden wurden die Embryonen in toto zumeist mittelst Picrocarmin gefärbt, dann in Paraffin eingebettet, durch das Mikrotom in Serien zerlegt.

Grössere Embryonen kamen längere Zeit, bis 24 Stunden, in Chromsäure zu liegen und wurden dann ebenfalls in Alkohol aufbewahrt. Vor künstlicher Geradstreckung der hier stark ausgesprochenen Leibeskrümmungen kann für den vorliegenden Zweck nicht genug

gewahrt werden, indem hierdurch vollständig verzerrte Verhältnisse hervorgerufen werden können.

Als Einbettungsmaterial bediente ich mich hier der Seife, auch konnten ältere Hühnchen, etwa vom sechsten Tage an nicht mehr auf wünschenswerthe Weise in toto gefärbt werden, sondern die Schnitte mussten zweckmässiger einzeln dem Färbemittel ausgesetzt werden, um auch hier die feineren histologischen Einzelheiten deutlich hervortreten zu lassen. Auch in diesen Fällen benutzte ich theils Pierocarmin, theils essigsaures Carmin, nebenher auch Hämatoxylin. Die gefärbten und sorgfältig in Wasser abgespülten Schnitte wurden dann wieder in Alkohol entwässert, in Oel aufgehellt und in Canadabalsam aufbewahrt. Vorzugsweise war es geboten zum Studium der Schlundgegend mittelst des Mikrotoms Serien von Querschnitten aus den verschiedensten Entwicklungsphasen anzufertigen. daneben mussten auch Frontalschnitte benutzt werden.

Ausserdem wurden die Veränderungen der Kiemenspalten, sowohl an der äusseren, als auch an der durch einen Medianschnitt freigelegten innern Seite mittelst der Lupe studirt.

Auf diese Weise konnte ich mir eine weit genauere Vorstellung von den Beziehungen des Vorderdarms und der Kiemenspalten zur Entwicklung des Trommelfells und des Mittelohres erwerben, als die früheren Beobachter, welche mehr oder weniger auf die makroskopische und mikroskopische Flächenbetrachtung angewiesen, in manchen Punkten mehr combinirten, als wirklich beobachteten.

A. Formveränderungen an der Aussenfläche der Kiemengegend.

Die Ausbildung der Kiemenspalten in der seitlichen Kopf- und Halsgegend, so überraschend schnell sie vor sich geht, erfolgt doch weder unvorbereitet noch für alle Spalten, deren wir beim Hühnchen vier zählen, zu gleicher Zeit. So leicht es ist wahrzunehmen, dass die hinterste vierte Spalte später erscheint, als die drei vorderen, so häufig man auch dazu gelangt alle ausgebildeten Kiemenspalten zugleich zu übersehen, so bedarf es doch fast eines glücklichen Zufalles, oder der Beobachtung vieler Embryonen, bis man dazu geführt wird, die Reihenfolge des Auftretens der vorderen Kiemenspalten wirklich zu sehen. Ich besitze einen solchen Fall und unterlasse nicht bei dem Interesse, welches das merkwürdige Schauspiel der Kiemenbildung seit seiner Entdeckung auf jeden Beschauer aus-

zuiiben vermoehte, denselben einer naeheren Betrachtung zu unterwerfen.

1. Embryo vom Ende des zweiten Tages Tafel VI Fig. 1. $\frac{30}{1}$.

Die spiralige Drehung des embryonalen Koerpers um seine Laengenaxe ist soweit ausgebildet, dass die linke Seite des Kopfes und Halses dem Dotter zugekehrt ist, waehrend sich die rechte Seite dem Beobachter zuwendet. Auch diejenige Kruemmung der vorderen Leibeshuelfte, welche um eine im Herzen gelegene Queraxe geschieht, ist deutlich ausgesprochen, ja ihrem Hoehepunct nahe. Bloss die erste Kiemenspalte ist vorhanden, der erste Kiemenbogen hat hierdurch seine untere Grenze erhalten, zeigt seinen Ober- und Unterkieferfortsatz. Die Wurzel dieses Kiemenbogens ist breit und durch eine seichte Furchen in zwei Abtheilungen gebracht. Die erste Kiemenspalte bildet jedoch keine gerade Linie, sondern nimmt einen leicht geknickten, oder bogenfoermigen Verlauf. Sie erreicht mit ihrem hinteren Ende die Rinne, welche die Bauchplatte von der Rueckenplatte scheidet. Die zweite Kiemenspalte ist noch nicht vorhanden, doch sieht man deutlich als ihren Vorlaeufer eine seichte, in leichtem Bogen nach aufwaerts convexe Furchen quer die Seitenwand durchziehen. Der hintere Anfang der Furchen liegt dem Labyrinthblaeschen, das noch nicht voellig geschlossen ist, sondern einen querovalen Zugang besitzt, gerade gegenueber. Auch die beiden unteren Kiemenpalten sind schon jetzt als leichte vorwaerts convergirende Impressionen angedeutet, wie die Untersuchung bei schief auffallendem Lichte auf das deutlichste ergibt.

Auch am zweiten Kiemenbogen ist der Wurzeltheil der dickere, waehrend die Mitte eine leichte Einschnue rung zeigt. Ebenso ist hier der Wurzeltheil durch eine flache Furchen in zwei Abtheilungen aeusserlich gegliedert.

Es ergibt sich demnach, dass denjenigen Ausbuechtungen des inneren Keimblattes (Endoderm), welchem, wie REMAK gezeigt hat, die Bildung der Kiemenpalten vorzugsweise obliegt, aeusserer Einbuechtungen, die freilich viel niedriger sind, entsprechen.

2. Embryo von vier Tagen. $\frac{10}{1}$. Tafel VI Fig. 2.

Ich uebergehe es, das Verhalten der Kiemengegend in demjenigen Stadium zu schildern, in welchem wenigstens die drei ersten Spalten in voelliger Ausbildung vorliegen. In unserem Falle zeigt die erste Spalte sich zum groessten Theil bereits geschlossen, bis auf einen

hinteren Abschnitt, der etwa in seiner Länge dem dritten Theil der Spalte entspricht.

Der geschlossene Abschnitt der ersten Spalte zerfällt deutlich in zwei Theile, die durch eine leichte Knickung auseinander gehalten sind. Die Richtung der Spalte ist indessen auch in dem geschlossenen Abschnitt durch das Vorhandensein einer Furche erkennbar, welche der Verwachsungslinie der beiden Kiemenbögen entspricht. Am oberflächlichsten ist diese Furche in ihrer hinteren Hälfte, welche in Bezug auf die ganze Länge der Spalte als deren mittleres Drittel erscheint. Dieses mittlere Drittel ist es zugleich, an welchem die Verwachsung am frühesten eintritt. Sie bezeichnet auch diejenige Kiemengegend, auf welche schon jetzt wegen ihrer späteren Beziehungen zur Anlage des äusseren Gehörganges die besondere Aufmerksamkeit zu lenken ist.

Im Zusammenhange mit der stärkeren Ausprägung der Krümmung um die Queraxe, so wie andererseits mit dem stärkeren Breitenwachsthum des zweiten Kiemenbogens selbst, beginnt der letztere mit seinem unteren Rande sich über den dritten Kiemenbogen hinabzuschieben, wodurch die zweite Spalte äusserlich unseren Blicken mehr und mehr entzogen wird. Dritte und vierte Kiemenspalte sind noch offen. Die Breite des Wurzeltheils des ersten und zweiten Kiemenbogens beträgt je $\frac{17}{30}$ Mm., während der erste Bogen mit seinen beiden Fortsätzen in der Richtung nach vorn ungefähr dieselbe Breite beibehält, verschmächtigt sich der zweite mehr und mehr bis auf $\frac{9-10}{30}$ Mm. Seine Länge beträgt $\frac{16}{30}$ (in der Seitenansicht gemessen), wovon $\frac{5}{30}$ auf die noch offene Stelle kommen, während von dieser bis zum Beginn der Einknickung der Kiemenfurche wir $\frac{6}{30}$ Mm. haben. Die Mitte des Labyrinthhügels liegt der Wurzelmitte des zweiten Bogens jetzt gerade gegenüber.

3. Embryo vom sechsten Tage $\frac{10}{1}$. Taf. VI Fig. 3.

Die Dimensionen der Bögen, wiederum am projecirten Bilde mikrometrisch gemessen, sind nunmehr die folgenden geworden. Vom hintersten Ende der ersten Kiemenspalte bis zum vordern Rande des zweiten Bogens misst derselbe $\frac{31}{30}$ Mm., vom Beginn der Bauchplatten gerechnet etwa $\frac{35}{30}$. Seine grösste Breite, senkrecht auf die

Länge gemessen, beträgt $\frac{19}{30}$, an seiner mittleren, schmalsten Stelle $\frac{15}{30}$ Mm.

Die dem äusseren Anschein nach noch offene, in Wirklichkeit, wie später bei Beschreibung der Schnitte gezeigt werden wird, in der Tiefe schon verlöthete, hinterste Abtheilung der ersten Kiemenspalte ist noch $\frac{5}{30}$ Mm. lang, während die Gesamtlänge der zur Kiemenfurche gewordenen Kiemenspalte $\frac{25}{30}$ Mm. beträgt.

Abgesehen von dieser beträchtlichen Zunahme an Breite und Länge machen sich noch andere höchst merkwürdige Erscheinungen bemerklich. Ein Blick auf die beigegebene Abbildung, an welcher, wie auch an den übrigen Flächenbildern die Schatten mit Anwendung des Prisma genau nachgezeichnet sind, lässt an der Aussenfläche des ersten und zweiten Bogens deutlich zwei Hügelpaare erkennen, welche bei weitem den grösseren Theil der ersten Kiemenfurche ($\frac{19-20}{30}$ Mm.) zwischen sich fassen, so dass nur die vorderen Enden beider Bögen von der genannten Umschliessung frei bleiben. Was die beiden oberen Hügel betrifft, so gehört der hintere der Wurzel des ersten Bogens an, der vordere dagegen dem hinteren Theil des Unterkieferfortsatzes. Die beiden unteren Hügel, die als eine einzige zusammenhängende Hervorragung schon im vorherbeschriebenen Stadium sichtbar sind, nehmen ungefähr die Hälfte der Breite des zweiten Bogens ein. Die bedeutende Fläche, welche beide Hügelpaare begrenzen, kann man zum Unterschiede von der übrigen Aussenfläche der beiden Bögen, die *pars auricularis* nennen, denn sie steht, wie sich bald genauer ergeben wird, zur Bildung des äusseren Gehörganges in nächster Beziehung.

Die Hügel selbst sollen im weiteren Verlauf dieser Untersuchung die *colliculi branchiales externi* heissen. An jedem Bogen haben wir demnach einen *colliculus anterior* und *posterior* zu unterscheiden. Die erste Kiemenfurche hat einhergehend mit der Bildung der Hügel einen viel bestimmteren Verlauf erhalten, dessen erste Andeutung im vorhergehenden Stadium in gering ausgeprägter Weise hervortrat. Sie zeigt nämlich nimmehr eine deutlich mehrmals gebrochene Linie, oder zickzackförmige Knickung. Das wichtigste Glied dieser zickzackförmigen Figur ist von hinten gerechnet das zweite, d. h. dasjenige, welches in der Diagonale des hinteren oberen und vorderen unteren Hügels liegt. Der Beginn dieses zweiten Gliedes stösst auf

die Einsattelung der beiden oberen Hügel, oder mit anderen Worten, der hintere untere Hügel füllt den nach unten offenen Winkel der ersten Knickung aus. Bei auffallendem Lichte tritt die genannte Diagonale als ein tieferer Schatten hervor, ohne dass jedoch etwa ein Durchbruch, oder auch nur eine tief greifende Spalte gegen die Vorderdarmhöhle vorhanden wäre. Vielmehr ist der Schatten einfach eine Folge der Hervorragung aller Hügel, während der Boden selbst völlig geschlossen ist. Eine besondere Bemerkung verdient der Umstand, dass das zwischen den Hügeln gelegene diagonale Thal gerade demjenigen Theil der Kiemenfurche des vorigen Stadiums entspricht, welcher sich am frühesten geschlossen hatte. Es drängt sich nun hier die Frage auf, wie aus der vorhergehenden die jetzige Bildung geworden sei. Es liegt nahe, wenn man Erhebungen in Verbindung mit Knickungen vor sich sieht, die Ursache in einem Längenwachsthum der Kiemenbögen zu suchen, welches nach vorn einen Widerstand erfährt und deshalb in der genannten Form sich zu äussern gezwungen ist. Ein solcher Widerstand ist leicht nachweisbar, da der Stirntheil des Kopfes dem Herzen bis zur Berührung nahe gerückt und der ganze Bogencomplex wie ein Keil mit vorderer Spitze in den schmalen Zwischenraum hineingedrängt wird. Vorn muss demnach das Längenwachsthum der Kiemenbögen in der That einen Widerstand erfahren, der sich besonders nach rückwärts und in den Seitentheilen äussert wird. So sehen wir auch am zweiten Kiemenbogen ein sehr starkes seitliches Wachsthum, welches zur Bildung des Kiemendeckelfortsatzes führt, der schon in diesem Stadium, wie die Figur 3 zeigt eine beträchtliche Grösse besitzt und mit seinem unteren Rande die Fläche der beiden letzten Bögen zum grössten Theil überragt. Hierbei ist eine andere Bemerkung am Platze. Dadurch nämlich, dass der dritte Bogen vom zweiten umfasst wird, erfährt das Lumen des Vorderdarms eine seitliche Compression und zugleich den ersten Anstoss zur unteren Abgrenzung des Schlundkopfes.

Das beschriebene Bild der Hügelbildung und der Knickung der Kiemenfurche ist das am häufigsten zu beobachtende, kleine Abweichungen in diesem Vorgange werden passend späterhin bei Betrachtung der Missbildungen ihren Platz finden.

1. Embryo vom 7. Tage (Taf. VI Fig. 4).

Mit Erreichung des vorigen Stadiums ist, was die äusseren Verhältnisse betrifft, der wesentlichste Schritt zur Organbildung geschehen. Die folgenden Veränderungen betreffen die weitere Umbildung

des bereits gegebenen. Wie Fig. 4 zeigt, treten sämtliche Hügel nicht nur noch deutlich hervor, sondern die beiden vordern Hügel-paare haben sich noch stärker erhoben, in folge dessen die Diagonalfurche entsprechend vertieft erscheint.

Die Einsattelungen, welche zwischen beiden oberen und beiden unteren Hügeln im vorigen Stadium scharf hervortreten, haben begonnen sich auszugleichen. Während der hintere obere Hügel indessen noch deutlich zu Tage tritt, beginnt der hintere untere sich mehr und mehr abzufachen und in den Bereich der Diagonalfurche zu gelangen. So macht sich schon jetzt ein hinterer Zugang zur Diagonalfurche bemerklich, welcher eben auf Kosten der Abflachung des hinteren unteren Hügels sich herausbildet. Der eigentliche Kiefertheil des ersten Bogens hat während dessen an Ausdehnung beträchtlich zugenommen, desgleichen der Halstheil des zweiten Bogens. Beide Abschnitte sind von dem vordern Hügel-paar durch eine in der Regel scharf hervortretende Einkerbung geschieden. Der hinterste Theil der ersten Kiemenspalte ist als Furche zwischen beiden hinteren Hügeln noch vollkommen deutlich, mit seiner Convexität, wie früher, nach abwärts gerichtet. Auch der vordere Abschnitt der früheren ersten Kiemenspalte lässt sich mit völliger Sicherheit als eine das vordere Hügel-paar quer durchlaufende Nahtfurche erkennen.

Die Figuren 5, 6, 7, welche Hühnchen vom achten, neunten und zwölften Tage darstellen, zeigen die weitere Entwicklung der Hügel sowohl, als auch der von ihnen umfassten Partie der früheren ersten Kiemenspalte. Ein Blick auf Fig. 5 zeigt vor allem den Fortschritt des Längenwachsthums und der Erhebung des vordern Hügel-paares. Der hintere obere Hügel ist noch deutlich sichtbar, in Folge dessen auch der Verlauf des hinteren Abschnittes der ersten Kiemenfurche, da sie den Fuss des Hügels abwärts umsäumt. Die Abflachung des hinteren unteren Hügels hat noch zugenommen, die Nahtspur zwischen dem vorderen Hügel-paar ist noch immer zu bemerken. Auffallend ist das mächtige Wachstum des Kiefertheiles des ersten Bogens, so dass nunmehr der Ohrtheil, welcher früher der Aussenfläche der Bögen das Hauptgepräge gab, jetzt nur als ein hinterer Anhang derselben erscheint.

Vom weiteren Verlauf der Entwicklung (Fig. 6 u. 7) ist nur noch hervorzuheben, dass das vordere Hügel-paar sich nach hinten zu verlängern fortfährt, doch ist der hintere obere Hügel noch immer vorhanden, indem sein hinterer Theil die Lücke ausfüllt, die zwischen den hinteren Enden der beiden vorderen Hügel gele-

gen ist, während seine vordere Hälfte in die Bildung des äusseren Gehörganges aufgeht. Von der früheren Kiemenfureche ist als solcher nichts mehr wahrzunehmen, wiewohl ihr Verlauf auch jetzt noch kenntlich ist, einmal an der abgerundeten Spitze des Winkels, in dem die beiden vorderen Hügel zusammenstossen, alsdann an der Lage des hinteren oberen Hügels.

Mit Rücksicht auf das äussere Ohr der Säugethiere glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich die *incisura intertragica* für das Homologon der genannten abgerundeten Winkelspitze anspreche. Der *tragus* würde dann dem ersten, der *antitragus* dem zweiten Bogen zuzutheilen sein. Zur Bildung einer Ohrmuschel kommt es beim Hühnchen bekanntlich nicht, doch besitzt der äussere Gehörgang des erwachsenen Huhns eine ansehnliche Tiefe und ist seine äussere Mündung gegen die Seitenwand des Kopfes allseitig scharf abgegrenzt. Auf unserer Figur 7 und selbst 6 ist das Trommelfell (*t*) theils durch eine dunklere Färbung (wohl wegen der Nachbarschaft des mit Serum gefüllten *cavum tympani*) ausgezeichnet, theils tritt es als solches durch die veränderte Neigung zur hinteren Gehörgangswand, als deren unmittelbare Fortsetzung es bisher erschienen war, stärker hervor. Dies Verhältniss wird jedoch erst bei Beschreibung der Schnitte deutlicher, so dass wir jetzt dasselbe nicht näher berücksichtigen.

Hiermit ist die Reihenfolge der Zustände, welche an der äusseren Oberfläche der Kiemenbögen zur Entwicklung des äusseren Ohres führen, so weit beschrieben, als es nöthig ist, um in der weiteren Ausbildung zum Erwachsenen keine Schwierigkeiten zu erblicken und um andererseits eine spätere Bezugnahme zu gestatten. Ich wende mich deshalb zur Schilderung der an der Innenfläche der Kiemenbögen ablaufenden Veränderungen.

B. Formveränderungen an der Innenfläche der Kiemenbögen.

Embryonen von 4 Tagen, gehärtet und durch einen Sagittalschnitt halbirt, gestatten die Untersuchung der Innenfläche der Kiemenbögen bei auffallendem Lichte schon ganz vortrefflich aus dem Grunde, weil der sagittale Durchmesser des Vorderdarmraumes zu dieser Zeit genügend gross zu sein pflegt. Diese Untersuchungsweise orientirt über die Gesammtheit der bezüglichlichen topographischen Verhältnisse auf eine sehr bequeme und zugleich auf keinem anderen

Weg ersetzbare Weise. Sie gibt insbesondere auch den besten Fingerzeig, auf welche Punkte die Untersuchung an Schnittrihen ihr besonderes Augenmerk zu richten hat. Sollte übrigens in einem Falle die Vorderwand des Vorderdarms der Hinterwand näher als wünschenswerth liegen, so ist man leicht im Stande mit Nadeln beide Wände auseinander zu ziehen und sich auf diese Weise den Zugang zu den Seitentheilen der Vorderdarmhöhle zu vergrössern.

Dabei erscheint es von grossem Nutzen die Beobachtungen unter Spiritus vorzunehmen, da hierdurch jeder störende Lichtreflex vermieden wird, während die Beleuchtung selbst keine Behinderung erfährt.

Ein auf diese Weise behandelter viertägiger Hühnerembryo, welchen ich vor mir habe (Taf. VII Fig. 8), zeigt sämtliche Kiemenspalten. Für unseren Gegenstand am wichtigsten ist die Beschaffenheit der Innenfläche des ersten Bogens. Man erkennt von letzterem den Wurzeltheil, ausserdem den Oberkieferfortsatz, die Schnittfläche des Unterkieferfortsatzes und beim Auseinanderziehen die Hinterfläche des Unterkieferfortsatzes. Was ganz besonders auffällt ist ein länglicher Hügel, welcher mit schwacher Wölbung an der Innenfläche des Oberkieferfortsatzes nahe seinem Ursprung sich erhebend, senkrecht gegen die erste Kiemenspalte herabsteigt und beim Herabsteigen an Höhe gewinnt, um schliesslich abgerundet in den unteren Rand des ersten Bogens auszulaufen. Mit seinem oberen abgeflachten Ende erreicht er die Nähe des Einganges in die RATHKE'sche Tasche. Dieser Hügel, offenbar das Homologon von DURSÝ's bei den Säugethieren beschriebenen Gaumenplatte, welchen ich im Folgenden *colliculus palato-pharyngeus* nennen werde, ist jederseits gegen den übrigen Bogentheil durch eine in verschiedenem Sinne sich zusehährende Rinne abgegrenzt. Beide Rinnen laufen, wie die Abbildung deutlich zeigt, nach abwärts in die erste Kiemenspalte aus, verhalten sich dagegen nach aufwärts verschieden. Die der primitiven Wirbelsäule zunächst liegende, hintere Rinne wird aufwärts allmählig seichter und verliert sich dann nach und nach ganz, die vordere dagegen mündet nach aussen in den Winkel zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz. Letztere Rinne ist im Folgenden *suleus lingualis* genannt, denn sie begrenzt späterhin jederseits die Seitenwand der Zunge, erstere dagegen nenne ich *suleus tubo-tympanicus*, denn sie ist, wie gleich jetzt hervorzuheben, die erste Anlage der *tuba Eustachii* und des *cavum tympani*. Ueber die Zeit des ersten Auftretens des *colliculus palato-pharyngeus* werden am

besten die Querschnitte Aufschluss geben, und wird hierauf, sowie auf die Ursache seiner Entstehung späterhin Rücksicht genommen. Hierbei sei nur soviel bemerkt, dass seine Ausbildung zusammenhängt mit der Umbeugung des embryonalen Vorderkörpers um die im Herzen gelegene Queraxe. So lange nämlich der Embryo noch gerade gestreckt ist, fehlt wenigstens, wie sich zeigen wird, jener Hügel vollständig.

Fig. 9 zeigt die Innenfläche des halbirtten Kopfes eines Taubenembryo von etwa 10 Tagen und ist dazu bestimmt, die weitere Entwicklung des *colliculus palato-pharyngeus* zur Anschauung zu bringen. Abgesehen von seiner Grössenzunahme, in Folge deren er mit seiner unteren Hälfte beträchtlich über die Ebene der seitlichen Vorderdarmwand hervorragt, theilt er sich nach vorwärts in zwei Schenkel, von denen der hintere ziemlich in senkrechter Richtung aufsteigt, während der vordere parallel dem unteren Rande des Oberkiefers nach vorn sich erstreckt. Letzterer Schenkel, das *erus inferius*, ist die erste Andeutung des Gaumengewölbes, so dass jetzt schon die Theilung des gemeinsamen Nasenmundhöhlenraumes, in einen oberen Nasenraum und unteren Mundhöhle eingeleitet wird, obgleich bekanntlich bei den Vögeln eine vollständige Gaumenbildung nicht erfolgt. Die hinteren Schenkel beider Seiten verwachsen späterhin mit ihren oberen Enden, desgleichen die medialen Flächen des Wurzeltheiles beider Hügel. Auf diese Weise kommt es zur Ausbildung eines gemeinsamen Raumes, der nach abwärts sich spaltförmig öffnet. Da aber hinter dem aufsteigenden Schenkel jederseits die pharyngeale Tubenmündung (*t*) liegt, so laufen beide Tubenmündungen in jene gemeinsame Lacune aus, wie dies beim erwachsenen Huhn früher beschrieben ist. Ueber das Vorrücken der pharyngealen Tubenmündung vergleiche man A. KUNKEL in HASSE'S anatomischen Studien Bd. I.

Die nähere Ausbildung der berührten Tube selbst kann nur an Schnitten hinreichend erkannt werden und unterlasse ich es daher an dieser Stelle weiter darüber zu sprechen. Die Verschiedenheit des *colliculus palato-pharyngeus* von der entsprechenden Bildung bei den Säugethieren glaube ich um so weniger betonen zu müssen, als ich die Entwicklung der Tube bei den Säugethieren an anderer Stelle näher zu verfolgen beabsichtige.

Nachdem wir nun sowohl die Veränderungen, welche an der äusseren, als auch die, welche an der innern Seite der Kiemenbögen ablaufen, ausführlich betrachtet haben, wenden wir uns zur näheren

Beschreibung des von den Kiemenbögen umfassten oberen Abschnittes des Vorderdarmes.

Um aber eine genaue Vorstellung von der Gestaltung des Vorderdarms in der Schlundgegend zu erhalten, so wie seine Beziehungen zu den Kiemenpalten und später zur Anlage des Mittelohres kennen zu lernen, wurden sowohl Serien von Querschnitten, als von Frontalschnitten aus verschiedenen Stadien angefertigt, die einzelnen Schnittreihen der besseren Uebersicht wegen mit dem Prisma gezeichnet und so zu einem anschaulichen Bilde zusammengefügt.

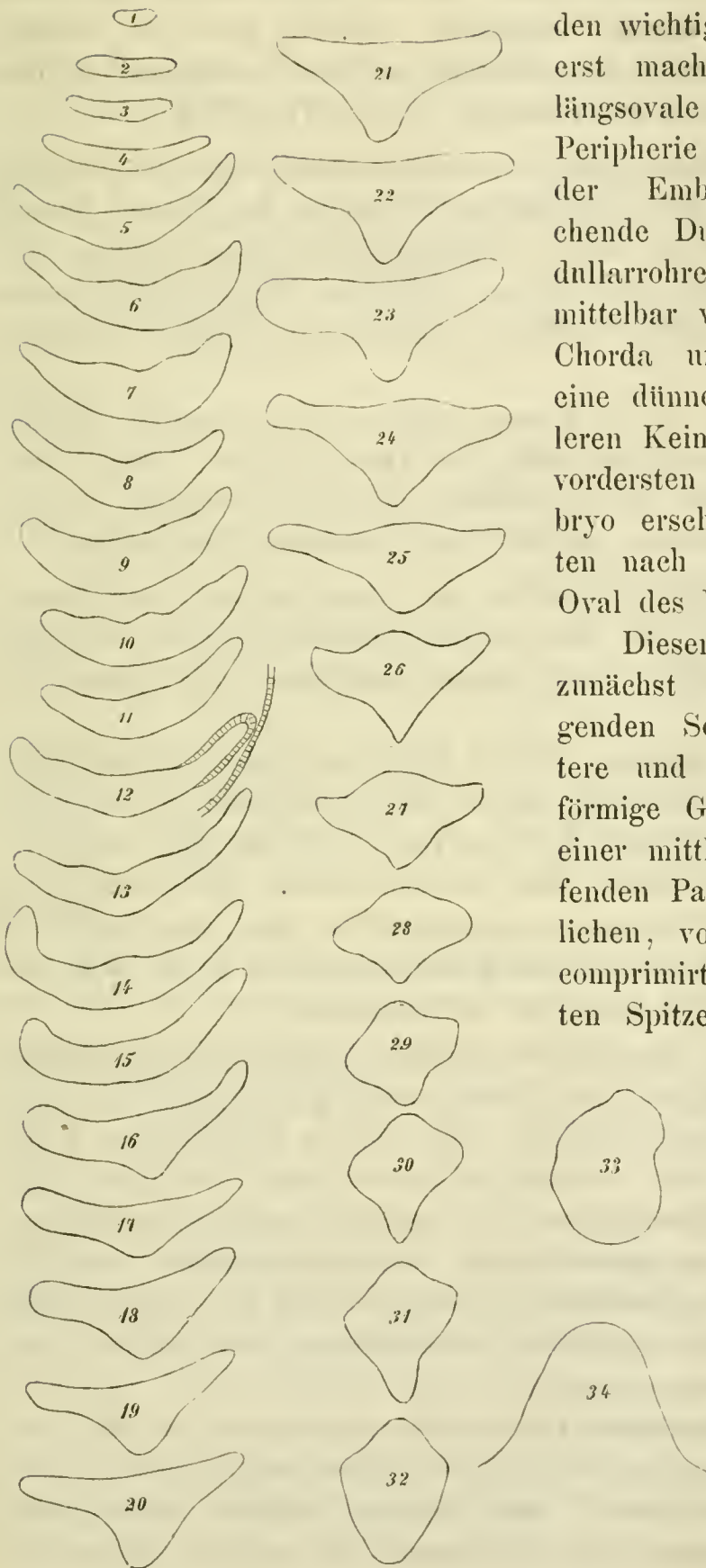
C. Verhalten des Vorderdarms auf Querschnitten.

Es schien mir zweckmässig auf ein möglichst frühes Stadium zurückzugreifen, einmal weil wir uns bei der Einfachheit der Verhältnisse das Verständniss der späteren Entwicklungsstufen erleichtern, dann um bei noch geschlossenen Kiemen die Beziehungen des Vorderdarms zu dem Durchbruch der Spalten kennen zu lernen.

Ich zerlegte daher einen 2 Tage alten Embryo von seinem Kopfende bis zur vorderen Darmöffnung in eine Schnittreihe, welche in beistehendem Holzsnitte dargestellt ist. In den Abbildungen sind bloss die Contouren des Vorderdarms wiedergegeben, bei Fig. 12 lässt sich auch das Verhältniss der Vorderdarmwand zum Ectoderm erkennen. Auch verweise ich zum bessern Verständniss auf Taf. IX Fig. 35, die uns ein stark vergrössertes Bild des Vorderdarms aus dieser Zeit gibt. Die wirklichen Distanzen zwischen den einzelnen Schnitten betragen $\frac{1}{30}$ Mm. und da die Zeichnungen 52fach vergrösserte Bilder geben, folgen sie in Zwischenräumen von $\frac{52}{30}$ Mm. aufeinander. Hierbei sei zugleich bemerkt, dass es bei der Krümmung des embryonalen Kopfendes trotz der grössten Sorgfalt unmöglich war die Schnitte so zu legen, dass beide Seitentheile immer in gleicher Höhe getroffen wurden. Diese Differenz lässt sich jedoch leicht ausgleichen und wirkt daher nicht störend.

Man sieht, dass der Vorderdarm nach oben in eine kurze Spitze (der späteren RATHKE'schen Tasche) ausläuft, welche Partie jedoch als der eigentlichen Schlundgegend nicht angehörig kein weiteres Interesse für uns hat. Unmittelbar hinter der Spitze jedoch beginnt der Darm sich in seinem Lumen bedeutend zu erweitern und wir begegnen auf

Fig. 2.



dem Querschnitte von hinten nach vorn schreitend folgenden wichtigen Gebilden. Zuerst macht sich der grosse längsovale von der hinteren Peripherie bis über die Mitte der Embryonalanlage reichende Durchschnitt des Medullarrohres bemerklich, unmittelbar vor seiner Mitte die Chorda und von ihr durch eine dünne Schicht des mittleren Keimblattes getrennt im vordersten Abschnitte des Embryo erscheint das von hinten nach vorn plattgedrückte Oval des Vorderdarmkörpers.

Dieser zeigt nun in den zunächst nach abwärts folgenden Schnitten eine breitere und zugleich halbmondförmige Gestalt, besteht aus einer mittleren, stärker klaffenden Partie und zwei seitlichen, von vorn nach hinten comprimierten, mit abgerundeten Spitzen versehenen Fortsätzen, die sich sanft nach hinten krümmen.

Die hintere Wand des Darmes verläuft als leichte Wellenlinie mit nach vorn schwach convexer Krümmung und ist aus einem feinen, einschich-

tigen Plattenepithel gebildet, während die vordere Darmwand bedeutend stärker convex gebogen ist und ihren Verlauf durch ein höheres kubisches Epithel bezeichnet, welches über die Umbiegungsstelle nach hinten sich fortsetzt und sich verflachend in das Epithel der hinteren Wand übergeht. Vergl. Taf. IX Fig. 35.

Bei der vorhandenen, längsovalen Durchschniffsfigur des embryonalen Körpers und der geschilderten Krümmung des Darmes kommt es, dass seine seitlichen Enden fast parallel mit dem Ectoderm, mit schwacher Convergenz nach hinten, verlaufen. Dabei bleibt zwischen ihnen und dem äusseren Keimblatt trotzdem eine dicke Schicht des Mesoderm.

Die Mundbucht ist in diesem Stadium schon deutlich markirt, sie beginnt im oberen Abschnitte des Darmes flach, vertieft sich nach abwärts, indem die Kieferleisten an Höhe gewinnen, so dass zuletzt die Epithelflächen des Ecto- und Endoderm sich berühren.

Dieses geschilderte Verhalten der embryonalen Querschnittsfigur bleibt zunächst, wie man an den Abbildungen sieht, ungefähr dasselbe, weiter abwärts jedoch treten bemerkenswerthe Veränderungen auf.

An der Stelle nämlich, wo sich zuerst die LabyrinthEinstülpung als grubenförmige Vertiefung an der Seite des Embryo bemerkbar macht, sehen wir zugleich, dass der Darm, welcher sich bisher mit seinen seitlichen Fortsätzen stets in angemessener Entfernung vom Ectoderm hielt, sich diesem so genähert hat, dass sein Epithel an den Spitzen mit dem des äusseren Keimblattes etwa in der Mitte der embryonalen Peripherie in breite Berührung tritt.

An dieser Stelle, müssen wir vermuthen, wird es also zunächst zum Durchbruch und demnach zur Bildung einer Kiemenspalte kommen. Dabei ist jedoch bemerkenswerth, dass sich an Querschnitten kaum entscheiden lassen wird, ob sich das äussere Blatt, wie REMAK annahm, an der Spaltbildung durch eine entgegenkommende Einstülpung betheiligt, oder ganz passiv verhält. An Flächenbildern habe ich, wie oben erwähnt, im Bereich der zweiten, dritten und vierten Spalte ganz bestimmt leichte radienförmige Vertiefungen des Ectoderm vor dem Durchbruch wahrgenommen.

Dieser eigenthümlichen Annäherung des Darmes an das äussere Keimblatt begegnen wir in der ganzen Serie nur einmal; es geht daraus also hervor, dass sich die Spalten nicht gleichzeitig bilden, sondern dass die Gegend der ersten Spalte zu-

nächst zum Durchbruch vorbereitet wird, denn wir befinden uns am Ende der Mundbucht, also am unteren Rande des ersten Kiemenbogens.

Die seitliche Berührungsstelle des Endoderms mit dem Ectoderm hat von oben nach unten nur eine geringe Ausdehnung, so dass sie sich nur über 2 Schmitte à $\frac{1}{30}$ Mm. erstreckt, denn weiter abwärts sehen wir die Enden des Darms wieder wie früher, weit vom äusseren Blatte zurückgezogen.

Die Mundbucht ist, sobald wir mit dem Schnitt das Labyrinthstreifen, verschwunden, an ihrer Stelle treffen wir jetzt auf die Herzanlage.

Die Gestalt des Darmes selbst zeigt zunächst keine wesentlichen Abweichungen von der früheren Form, nur erscheinen die Enden etwas stärker nach rückwärts gekrümmt.

Weiter abwärts jedoch, vom siebzehnten Schmitte an, verliert er sehr bald seine dorsale Krümmung. Die hintere Wand erhält dadurch einen gerade gestreckten Verlauf, die Enden erscheinen mehr abgerundet, während die vordere Wand in der Mitte eine weite Ausbuchtung nach vorn zu treiben anfängt. Indem diese nach unten sich immer deutlicher als erste Anlage der Schilddrüse (W. MÜLLER) und der noch ungeschieden in einander übergehenden Luftwege ausprägt, erhält der Darm eine dreieckige, fast herzförmige Gestalt.

Die inneren Blätter des gespaltenen Mesoderms liegen weiter abwärts der vorderen Darmwand unmittelbar an, um nach vorn mit einander in Berührung zu treten. Allmähig wird diese Berührung jedoch dadurch aufgehoben, dass der Darm sich mehr und mehr nach vorn ausstülpt, bis er sich endlich zur vorderen Darmforte öffnet.

Wir gehen jetzt über zur Beschreibung des Vorderdarms von einem 3—4 tägigen Hühnchen, bei dem die 4 Kiemenpalten noch geöffnet sind. Auch hier ist eine fortlaufende Reihe von Abbildungen aus der für uns wichtigsten Strecke des Vorderdarms wiedergegeben (S. Taf. VII Fig. 11—19).

Wenn wir von oben beginnen, so sehen wir, dass die Scheidewand, welche im vorigen Stadium die Mundbucht von der Vorderdarmhöhle trennte, die Rachenhaut REMAK's, in ansehnlicher Ausdehnung zerrissen ist, so dass sich das Darmrohr nach vorn klaffend öffnet,

während seine seitlichen Partien vom Oberkieferfortsatz bogenförmig umgrenzt werden.

Gehen wir weiter abwärts zur Gegend des Unterkieferfortsatzes, so finden wir den Darm auf dem Querschnitt von eigenthümlichem Aussehen, welches sich von dem des früheren Alters in höchst merkwürdiger Weise unterscheidet und daher unsere Aufmerksamkeit in höchstem Grade beansprucht. Die frühere halbmondförmige Gestalt ist hier durch besondere Bildungen verdeckt.

Wir unterscheiden nämlich eine mittlere gleichmässig weite Partie, von der jederseits zwei seitliche verschmälerte Ausbuchtungen oder Hörner abgehen, von denen die hinteren (*st*), wie sich aus der Betrachtung der betreffenden Figuren (Fig. 12—16) ergibt, die Richtung nach rückwärts, die anderen (*sl*) nach vorn einschlagen. Beide werden durch eine das Epithel des Vorderdarms convex gegen sein Lumen vordrängende Wucherung des mittlern Keimblattes (*c*) getrennt.

Diese eigenthümliche Gestalt des Darms erhält sich im grossen und ganzen so lange, als wir uns im Bereich des Unterkieferfortsatzes befinden. Hinsichtlich der Grösse der Fortsätze treten aber auffallende Verschiedenheiten auf. Die beiden vorderen Hörner des Darms nämlich haben an der Grenze zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz ihre grösste Tiefe, indem sie sich in die zwischen beiden befindliche Spalte und mit dieser nach aussen öffnen (Fig. 12 rechts), weiter abwärts verflachen sie sich nach und nach, um an dem untern Rande des ersten Bogen aufzuhören.

Ein umgekehrtes Verhalten zeigen die hinteren Hörner, sie sind anfangs kaum angedeutet, vertiefen sich nach abwärts mehr und mehr, um zuletzt in die erste Kiemenspalte überzugehen (Fig. 15 und 16).

Der hügelartige Vorsprung in das Darmlumen, welcher beiderseits die Veranlassung zu der genannten Gestaltveränderung des Darmes gibt, ist es nun, welcher oben in der Gesammtheit mit dem Namen *colliculus palato-pharyngeus* bezeichnet wurde. Die beiden Hörner aber, die zu seinen Seiten liegen, sind die Querschnitte der längs des *colliculus palato-pharyngeus* herablaufenden Furchen, deren vordere wir bereits als *suleus lingualis*, die hintere als *suleus tubo-tympanicus* kennen.

Für letzteren *suleus* charakteristisch ist der Umstand, dass er sich überall beiderseits vom Darm dort abzweigt, wo seitlich von

der Chorda die hintere Darmwand durch die Kiemenarterie etwas vorgetrieben wird und dass er sich mit seinem Grunde höchstens bis zu dem Punkte erstreckt, wo sich der äussere Durchschnitt desselben Gefässes, das bei seinem bogenförmigen Verlauf zweimal vom Schnitt getroffen werden muss, befindet.

Sobald wir den Unterkiefer verlassen öffnet sich der Vorderdarm in die erste Spalte (Fig. 15 u. 16) indem sein Epithel ohne bemerkenswerthe Grenzen in das des äussern Keimblattes übergeht. Von hier an nach abwärts ist die vierfach gebuchtete Gestalt des Darms vollständig verschwunden. Er zeigt ein einfach spaltförmiges Lumen (Fig. 17—18).

Seine Tiefe ist hier verhältnissmässig gross, während die Dimensionen seines Querdurchmessers verringert sind und sich seine seitlichen Enden wegen der zunehmenden Dicke der Halswand in ziemlicher Entfernung vom Ectoderm befinden.

Im Bereich des zweiten Bogens begegnen wir auch dem schon völlig vom Ectoderm abgeschnürten Labyrinthbläschen.

Embryo vom sechsten Tage.

Der Embryo, mit dem wir es hier zu thun haben, ist derselbe, dessen Flächenbild wir schon oben in Fig. 3 beschrieben haben. Die Spalten sind geschlossen mit Ausnahme einer kleinen hinteren Stelle der ersten Spalte. Der frühere Verlauf der ersten Spalte wird noch durch eine seichte Furehe angedeutet, der Hügelkranz und die Diagonalfureche sind bereits deutlich ausgebildet. Dieser Embryo wurde in Schmitte zerlegt, welche genau parallel der ersten Kiemenfureche also fast in querer Richtung durch den Hals verlaufen. Von diesen Schnitten ist Fig. 23, als der wichtigste, vollständig wiedergegeben. Fig. 22 ist der zunächst nach oben folgende, Fig. 24 der zweite zunächst nach unten.

Die Fig. 23, welche dem untern Rande des ersten Bogens entspricht, soll zunächst untersucht werden.

Die Vorderdarmhöhle erscheint, wie früher, vor allem wieder 4 buchtig und beginnen die sulci tubo-tympanici genau vor dem inneren Durchschnitte der Kiemenarterie, um vor dem äusseren zu enden.

Es dürfte vielleicht auffallen, dass der sulcus lingualis und mit ihm der colliculus palato pharyngeus (*sl* u. *cpp*) flacher erscheint als man erwarten möchte. Dies rührt jedoch zum Theil daher, dass der Schnitt, wie gesagt, dem untern Rande des ersten Bogens angehört, an welchem der genannte Hügel endigt (entsprechend den Fig. 15 u. 16). Indessen ist der Hügel in unserem vorgerückteren

Stadium, des starken Breitenwachsthumes des Kopfes wegen, auch in weiter vorwärts gelegenen Schnitten relativ niedriger, aber breiter, als zuvor, um erst später, wie wir noch sehen werden, stark zu wachsen.

Was den *suleus tubo-tympanicus* betrifft, so erstreckt er sich (Fig. 23 *st*) am weitesten seitlich und rückwärts und ist besonders die Rückwärtsbiegung deutlich ausgesprochen. Das Ectoderm zeigt aber in dieser Figur nicht mehr den einfachen Verlauf wie früherhin, vielmehr sehen wir zunächst nach hinten und aussen in der Verlängerung der Spitze des *suleus tubo-tympanicus* eine leichte Ein-senkung und einen ventralwärts von ihr sich erhebenden Hügel (*cp*). Weiter vorwärts von ihm liegt eine zweite breitere Einsattelung (*m*), an deren vorderen Ende die Substanz des Kiemenbogens rasch sich wiederum erhebt (*ca*), um alsdann in unregelmässiger, wellig gebogener Curve zur Medianlinie zu gelangen. An den weiter abwärts gelegenen Schnitten nimmt der *suleus tubo-tympanicus* sehr rasch an Tiefe ab, wie Fig. 24 zeigt. In letzterem Schnitt ist dagegen bereits das Labyrinth getroffen, welches im vorhergehenden noch fehlte. An den noch weiter nach vorwärts gelegenen Schnitten (Fig. 22) ist der *suleus tubo-tympanicus* zwar vorhanden, doch erstreckt er sich seitlich und rückwärts minder weit.

Beziehen wir nunmehr die aus den Schnitten gewonnenen Ergebnisse auf das Flächenbild (Fig. 3), so lässt es sich unschwer ermitteln, dass wir in dem Vorsprung *cp* den *colliculus posterior* des ersten Bogens vor uns haben und in dem Vorsprung *ca* den *colliculus anterior* desselben Bogens. Die zwischen beiden Vorsprüngen gelegene Einsattelung entspricht aber offenbar der vom Schnitt getroffenen Diagonalfurche. Wir begegnen den Hügeln und der Diagonalfurche natürlich auch noch auf jenen Schnitten, die von dem zunächst oberhalb und unterhalb gelegenen Gebiete stammen. Auch der hinterste Theil der ersten Spalte, dessen Flächenbild (Fig. 3) auf noch nicht vollständige Verwachsung schliessen liess, ist in einigen Schnitten deutlich erkennbar. Letzteres Verhältniss, ebenso wie die Frage des bestimmten Antheils der beiden ersten Kiemenbögen an der Herstellung der Bilder wird erst später bei Beschreibung der Frontalschnitte berücksichtigt werden. Die wesentlichen Eigenschaften der gewonnenen Bilder erleiden jedoch durch die angegebenen noch zu erledigenden Punkte keinerlei Veränderung.

Man könnte jetzt vielleicht noch in Zweifel sein, was aus dem vorangehenden Befunde zu folgern sei. Insbesondere könnte man

geneigt sein. die der Linie *ab* entsprechende Einbiegung des Ectoderm für eine Stelle besonderer Wichtigkeit zu halten. Jeder Zweifel hebt sich aber sofort bei der Untersuchung eines weiter entwickelten Stadiums. Fig. 25 zeigt ein solches von einem

Embryo von 9 Tagen.

Die Schnittrichtung ist die auf Fig. 6 angegebene, entspricht daher im wesentlichen der vorher angewendeten. Fig. 25 zeigt den *sulcus lingualis* und *sulcus tubo-tympanicus*, dessen letzteres laterales blindes Ende als eine Erweiterung (*ct*). Gegenüber dieser Erweiterung an der Aussenfläche des embryonalen Kopfes stossen wir auf eine sehr bedeutende Einsenkung, welche von hinten her allmählig sich vertieft und an ihrer ventralwärts gelegenen tiefsten Stelle durch einen steil sich erhebenden mächtigen Vorsprung nach vorwärts abgeschlossen wird. Der *colliculus palato-pharyngeus* (*cpp*) ist beträchtlich gewachsen und drängt weit gegen die Medianebene vor. Aus dem Unterkieferfortsatz (*u*) ist nunmehr ein kräftiges Organ geworden.

Auch Fig. 25 entspricht der breitesten lateralen Erstreckung des *sulcus tubo-tympanicus*. Weiter nach vorwärts nimmt er wiederum allmählig, nach hinten rasch an Ausdehnung ab.

Der *colliculus posterior* (*cp*) ist fast verstrichen, um so stärker erhebt sich der *colliculus anterior*, als welcher der Ursprung *ca* aufzufassen ist. Von einer hinter dem *colliculus posterior* gelegenen Einsenkung, wie sie auf Fig. 23 entsprechend der Linie *ab* hervortrat, ist jetzt in diesem Stadium nichts mehr zu sehen.

Wer aber möchte noch zweifeln, dass wir in der tiefen winkligen Einsenkung *m* der Figur 25 die Anlage des äusseren Gehörganges vor uns haben und dass dieselbe die weiter entwickelte Vertiefung *m* (Fig. 23) darstellt. Doch untersuchen wir noch vor allem die genannten Verhältnisse in weiterer Ausbildung. Hierzu ist ein

Embryo von 12 Tagen

am geeignetsten. An diesem Embryo (Fig. 27), welcher in der Fig. 7 durch einen Pfeil angegebenen Richtung geschnitten wurde, ist zunächst der äussere Gehörgang bedeutend tiefer geworden, obgleich seine Form sehr leicht auf das vorausgehende Stadium zurück zu beziehen ist. Sie zeigt indessen doch schon eine bestimmte Gliede-

rung, die vorher fehlte, oder nur angedeutet war. Dies gilt insbesondere von dem Grunde des Gehörganges, der als eine fast ebene Platte gegen den rückwärts gelegenen mehrfach gebogenen Abschnitt des äussern Gehörganges in einen allerdings beträchtlich stumpfen Winkel gestellt ist. Derjenige Winkel dagegen, in welchem die genannte Grundplatte zu dem vorderen Hügel steht, ist noch bedeutend spitzer als zuvor und beträgt kaum 20 Grad.

Ist es aber nicht unzweifelhaft, dass das erweiterte Ende des sulcus tubo-tympanicus (*ct* Fig. 25) als der Anfang einer viel weiter gehenden Höhlenbildung erscheint, die wir bei dem 12tägigen Embryo sicher als Paukenhöhle auffassen müssen. Jene erweiterte Stelle beim 9tägigen Hühnchen erscheint daher als erste Andeutung der Paukenhöhle und nur ein bedeutender Resorptionsprocess kann es sein, welcher eine solche Umwandlung herbeizuführen vermag. — Vergessen wir aber nicht auch dem Trommelfell des 12tägigen Hühnchens unsere Aufmerksamkeit zu widmen. Dasselbe stellt in diesem Stadium eine ansehnliche Platte (*mt*) zwischen der Paukenhöhle und dem Gehörgang dar. Die mikroskopischen Verhältnisse desselben werden jedoch später beschrieben werden. Die Columella (*c*) ist knorplig angelegt, mit ihrem Fusse die Wand des Labyrinthes (*l*) erreichend, mit ihrem Kopfe an das Trommelfell herantretend. Die Tuba ist auf diesem Schnitte nicht getroffen.

Das Trommelfell des 9tägigen Hühnchens Fig. 25 grenzt sich von dem äussern Gehörgang nach hinten noch nicht deutlich ab, ist aber absolut ungefähr doppelt so dick, als das des 12tägigen, wie vorher nur im allgemeinen bemerkt werden soll.

Vergleichen wir noch das Trommelfell des 9tägigen mit dem des 6tägigen Hühnchens (Fig. 23) und dieses wiederum mit den Ergebnissen, die vom 4tägigen Hühnchen gewonnen wurden Fig. 11 — 19, so ist der Grundplan des Entwicklungsprocesses sowohl der Ohrtrompete und Paukenhöhle, als auch des Trommelfells und des äussern Gehörganges nunmehr vollständig durchsichtig geworden.

Wir sehen also, dass nicht diejenige Einsenkung der äusseren Kopfhaut, welche in der Verlängerung des sulcus tubo-tympanicus nach hinten und auswärts gelegen ist (Fig. 23 Linie *ab*), die Anlage des Gehörganges und in Folge dessen die zwischen jener Einsenkung und dem blinden Ende des sulcus tubo-tympani gelegene Substanzplatte das primitive Trommelfell darstellt, — dieser Entwicklungsmodus würde zum Theil der bisher herrschenden Ansicht entsprechen —, sondern dass diese Gebilde aus einem weiter ven-

tralwärts gelegenen viel ausgedehnteren Abschnitte der Gesichtswand ihren Ursprung nehmen. So kommt es, dass das Trommelfell mit dem hinteren blinden Ende des *suleus tubo tympanicus* überhaupt in keiner Beziehung steht, indem seine Schleimhautfläche einem bestimmten und ansehnlichen Bezirke des ventralen Abschnittes der Vorderdarmwand entspricht.

So verhält sich der Gegenstand beim Hühnchen und wenn schon von vornherein ein principieller Unterschied in der Entwicklung der genannten Gebilde bei den Säugethieren nicht zu erwarten war, so genügt ein Blick auf Fig. 26, die einen Querschnitt durch die entsprechende Kiemengegend eines Rehemryo wiedergibt, um von der vollständigen Homologie dieses Entwicklungsprocesses überzeugt zu sein.

Es versteht sich von selbst, dass im Verlaufe dieser Untersuchung auch andere Schnittrichtungen geübt wurden, als die bisher verwendeten. So war es insbesondere diejenige, welche die Kiemenbögen und Kiemenfurchen nicht parallel, sondern senkrecht, trifft, durch deren Anwendung theils Bestätigung, theils Erweiterungen der gewonnenen Ansichten erwartet werden dürfte. Die auf diese Weise gewonnenen Schnitte sind im Folgenden als

Frontalschnitte

bezeichnet.

Wiewohl die Aussen- und Innenwand der Kiemenbögen in den verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung schon auf Flächenbildern untersucht worden ist und obgleich Reihen von Querschnitten zu Hülfe gezogen worden sind, so wird man die Aneinanderfügung der Querschnittreihen zu einem einheitlichen Ganzen erst durch die Herbeiziehung von Frontalschnitten vollständig zu erreichen im Stande sein. Erst diese werden uns einen sichern Aufschluss geben können über Offensein oder Verschluss, sowie über die Art und den Grad des Verschlusses der Kiemenspalten. Letzteres wird sich als besonders wichtig zeigen für die Bestimmung des Antheils, welchen die beiden ersten Kiemenbögen an der Bildung des Trommelfells nehmen. Dass nicht blos eine Naht zwischen den Kiemenbögen zur Anlage des Trommelfells Veranlassung gibt, wurde bereits zur Genüge klar gestellt, ob dagegen der erste oder zweite Bogen, oder beide zusammen die Construction des Trommelfells bewerkstelligen, ist aus dem Vorhergehenden nicht ohne Weiteres gewiss.

Betrachtet man die verschiedenen Querschnittreihen, so ergibt sich übrigens von vornherein eine gewisse Schwierigkeit durch die Gegenwart des *colliculus palato-pharyngeus*, welcher von Frontalschnitten durch den ersten Kiemenbogen der Länge nach getroffen wird und gerade an derjenigen Stelle vorzuspringen anfängt, welche der Spitze des äusseren Gehörganges gegenüberliegt. Dieser Umstand darf jedoch nicht abhalten gegenüber dem bedeutenden Nutzen Frontalschnitte in den Bereich des Studiums zu ziehen.

Der in Fig. 2 im Flächenbilde wiedergegebene Embryo von 4 Tagen wurde in eine vollständige Reihe von Schnitten zerlegt, deren Richtung genau senkrecht den Verlauf der ersten Kiemenspalte kreuzte. Zunächst erhalten wir die Bestätigung, dass die hinterste in der Figur durch einen tiefen schmalen Schatten gekennzeichnete Strecke der ersten Spalte in der That in noch offener Communication mit der Vorderdarmhöhle steht. Diese Stelle ist in der Figur 29* sichtbar.

An einem Schnitt, welcher die beiden Bögen an einer weiter ventralwärts gelegenen Stelle trifft und zwar an derjenigen, welche in der Figur 2 mit * bezeichnet und wo, wie wir wissen, der äussere Gehörgang und das Trommelfell sich entwickelt, sehen wir, dass die Verwachsung beider Bögen thatsächlich bereits eingetreten ist (Fig. 30*). Die Tiefe der Verwachsung ist an dieser Stelle, wie die Figur zeigt, nicht beträchtlich. Die schmale Substanzbrücke, an welcher alle drei Keimblätter sich betheiligen, lässt keine epitheliale Naht mehr erkennen, vielmehr schiebt sich das Mesoderm von einem zum andern Bogen zwischen Ecto- und Endoderm hindurch. Auf den Modus der Verwachsung jetzt näher einzugehen liegt nicht in meiner Absicht, sondern einfach die Thatsache zu constatiren.

Was die zweite Kiemenspalte betrifft, so zeigt sich dieselbe noch vollständig klaffend, während der zweite Kiemenbogen die Aussenfläche des dritten bereits zu umfassen beginnt. Die Wandstärke beider Bögen ist im übrigen eine beträchtliche, wie schon die Querschnitte lehrten.

Embryo von 7 Tagen.

Die hinterste Strecke der früheren ersten Kiemenspalte ist nunmehr geschlossen, eine breite Naht vereinigt den ersten und zweiten Bogen Fig. 31. An derselben Figur ist die Form und Lage des primitiven Paukenhöhlenabschnittes dieser Gegend kenntlich, deren

untere Wand nahezu in der Richtung der Kiemennaht liegt, die Höhle selbst liegt demgemäss hier im Bereich des ersten Bogens und zwar an dessen Innenseite. Ein Schnitt durch denselben Embryo an einer weiter ventralwärts gelegenen Stelle entsprechend der Anlage des Gehörganges geführt (Fig. 32), zeigt die von aussen nach einwärts gerichtete Einbuchtung des Gehörganges und ihr ungefähr gegenüber die Ausbuchtung des *suleus tubo-tympanicus* (*stt*). Die Spitzen beider Buchten liegen sich doch nicht genau gegenüber, vielmehr schneidet die des *suleus tubo-tympanicus* in die Substanz des zweiten Bogens ein. Die äussere und innere Grenzlinie des ersten Bogens bildet flach gestreckte, diejenige des zweiten Bogens steile Curven.

Wenden wir uns nun zu der Frage nach dem Antheil beider Bögen an der Bildung des Trommelfells, so möchte die Betrachtung der Flächenbilder leicht die Vorstellung erwecken, als wenn der hintere Hügel des zweiten Bogens nicht allein zur Bildung der hinteren Wand des Gehörganges, sondern auch zur Anlage des Trommelfells selbst verwendet werde. Gewiss ist aber nur, dass im Bereich der früher sogenannten Diagonalfurche auch die Anlage des Trommelfells gesucht werden müsse.

In Fig. 10 ist auf das innere Flächenbild des Medianschnittes eines siebentägigen Hühnchens das äussere Flächenbild nach Prismenzeichnungen aufgepasst. Die Vorderdarmhöhle ist dunkel schraffirt, während die Linien des äussern Flächenbildes roth gehalten sind. Man erkennt darum an dieser Doppelfigur auf den ersten Blick, welche wichtigen Theile sich einander decken. So sehen wir den *suleus tubo-tympanicus* mit seinem untern Ende längs der Diagonalfurche nach aufwärts steigen, um noch eine Strecke weit jenseits derselben zu verlaufen. Auch hiernach könnte es noch scheinen, als ob der hintere untere Hügel zu den Anlagen des Gehörganges und zugleich des Trommelfells sich umbildet. Um jedoch den richtigen Maassstab zu finden, müssen wir zurückgreifen auf dasjenige Stadium, in welchem bei einem 4tägigen Hühnchen (Fig. 2) die kritische Strecke der ersten Kiemenspalte bereits ohne Nahtspur ist, wie uns die Frontalschnitte selbst soeben gelehrt haben. Ist aber einmal hier die Substanz beider Bogen eine einzige ungeschiedene, so können nur die Dickenverhältnisse beider Bogen, bezüglich deren Betheiligung an den fraglichen Anlagen Aufschluss geben, während wir die Nahtbildung selbst als völlig unbrauchbar für diesen Zweck bei Seite lassen müssen. Die Dickenverhältnisse zeigen aber, dass der erste Bogen gegen den zweiten hin allmählig sich zuspitzt,

um mittelst der zugespitzten Stelle in die breite Wölbung des zweiten Bogens überzugehen. Die Lage der früheren Naht werden wir an dem Uebergang des zugeschärften unteren Randes des ersten Bogens in den zweiten vermuthen müssen. Da aber die Substanz des Trommelfells vor dieser Uebergangsstelle liegt, so müssen wir sie dem ersten Bogen zurechnen.

Hieraus geht aber hervor, dass die mit dem Trommelfell in Berührung kommende Strecke der ersten Kiemenspalte längs dessen unterem hinteren Rande verlaufen muss. Mit diesem Ergebniss stimmt die Nervenversorgung des Trommelfells in der That überein.

D. Histologisches.

1. Branchialsuturen.

Die Kiemenspalten des Hühnchens entstehen, wie wir gesehen haben, alle auf übereinstimmende Weise, die verschiedenen durch diese Vorgänge entstandenen Bögen verwachsen aber keineswegs auf ein und dieselbe Weise. Fassen wir zunächst die Zerreissungslinie in das Auge, so ergibt sich, dass dieselbe längs der Berührungsflächen des Endoderm und Ectoderm der Schlundwand, entsprechend denjenigen Ausstülpungen des Endoderm, die als Kiementaschen zu bezeichnen wären, erfolgt. In letzteren fehlt jede Spur des Mesoderm (vergl. Fig. 34*t*, die einen Frontalschnitt durch die Kiemengegend eines 4 — 5 tägigen Embryo darstellt). In der Wand der Taschen zeigen sich hierselbst die beiderseitigen Zellenlager aneinander gelöthet, so dass eine Andeutung ihrer früheren Trennung nur an einigen Stellen bemerkbar ist. Zugleich ist die Dicke der Platte geringer als das aneinander gelegte Ectoderm und Endoderm betragen würde. Da ursprünglich die Dicke eine grössere sein musste, so werden wir an einen Dehnungs- oder Schrumpfungsprocess denken müssen, der dies bewirkte.

Das Ectoderm des Bogens besitzt eine tiefere aus Cylinderzellen bestehende Schleimschicht und eine aus Plattenepithel zusammengesetzte Hornschicht, das Endoderm des Bogens lässt an dieser Stelle zwei deutlich geschiedene Lagen rundlicher Zellen erkennen. Doch in der Wand der Branchialtasche kommen Cylinderzellen nicht vor. Ist die Zerreissung der verschiedenen Kiementaschen erfolgt, so geschieht dieselbe nicht, ohne dass die Reste der Taschen einige Zeit hindurch sichtbar bleiben. Sie zeigen sich als kleinere, oder

grössere epitheliale Wülste, *noduli branchiales*, welche einigermaßen an die Epithelspitzen der embryonalen Extremitätenenden erinnern, zum Theil aber erscheinen sie als längere Fortsätze, oder Stränge von unregelmässiger Gestalt, die mit dem einen Ende am Bogen befestigt sind, während das andere deutliche Risspuren an sich trägt (Fig. 33 *n*, 34 *n*). Welche Ursache es auch sein mag, von welcher die Sprengung der Branchialtaschen, eben so der REMAK'schen Rachenhaut ausgeht, gewiss ist, dass die einander zugekehrten Risslinien der verschiedenen Kiemenbögen keineswegs durchgängig bei der seltsamer Weise sehr bald nachfolgenden Verwachsung der Kiemenbögen eine Rolle spielen. Im Gegentheil treten nur beim Verschluss der ersten Kiemenspalte die früheren Rissränder, deren Lage immer noch kenntlich ist, wieder mit einander in Berührung und leiten die Verschmelzung ein (Fig. 20 I u. II). Der zweite Kiemenbogen dagegen schiebt sich, wie schon früher bemerkt, über die Aussenfläche des dritten hinweg, der dritte weniger stark über den vierten. Die Umfassung des dritten Bogen durch den zweiten ist so vollkommen, dass ein beträchtlicher Theil des Endoderm des zweiten Bogens das Ectoderm des dritten Bogens von aussen zunächst überlagert, um bald darauf mit ihm zu verschmelzen.

Die Verwachsung zweier sich einander berührender Epithelflächen hat überhaupt im ersten Augenblick immer etwas befremdliches, wenigstens für denjenigen, welcher mit fertigen erwachsenen Epithelien zu rechnen gewohnt ist, da Epithel und Epiderm eher dazu vorhanden zu sein scheinen zwei Gewebemassen von einander zu trennen, statt sie zu verbinden. In embryonalen Zuständen aber hat dieses Verhältniss keine durchgehende Geltung. Oefter, sogar in den wichtigsten Fällen, sehen wir hier bekanntlich Verwachsung von Epithelplatten. Ich erinnere an die Verschliessung des Medullarrohrs, des Labyrinthbläschens, der secundären Augenblase u. s. w.

Bei den Kiemenbögen müssen wir daher nach dem Vorausgegangenen zwischen Verwachsung der Kiemenränder und der Kiemenflächen unterscheiden.

Die Randverwachsung beginnt in der Weise, dass blos zwei schmale Säume anfänglich sich berühren und darauf verschmelzen. Diese Verschmelzung geht an gewissen Stellen ausserordentlich rasch vor sich, so dass von einer Nahtspur in der Substanz sich bald nichts mehr erkennen lässt, sondern das Mesoderm des einen Bogens sich ohne Unterbrechung in das des andern Bogens fortsetzt. Nur Einkerbungen der äusseren und inneren Oberfläche bezeichnen noch

die frühere Trennung. Eine solche Stelle ist zum Beispiel gerade diejenige, von welcher die Anlage des Trommelfells ausgeht (Fig. 2*, Fig. :0*). Die Verdickung der Substanzbrücke zwischen beiden Bögen geschieht alsdann wahrscheinlich ohne weitere Beanspruchung des Ectoderm und Endoderm, sondern ist allein auf Rechnung des wuchernden Mesoderm zu setzen. Der Verschluss des hinteren Winkels der ersten Kiemenspalte geschieht, wie schon angegeben, beträchtlich viel später und ist die Epithelnaht hier selbst am achten Tage noch deutlich sichtbar (Fig. 31 sb).

Das schönste Bild ausgedehnter Flächenverwachsung liefert der zweite und dritte Bogen, indessen verschwindet jede Spur der früheren Trennung auch hier und die Mesodermmassen gehen schliesslich gleichmässig in einander über. In Fig. 20 II u. III linkerseits haben wir ein Bild der noch nicht vollständig abgelaufenen Ueberlagerung des dritten durch den zweiten Bogen. Fig. 21 zeigt einen Frontalschnitt von einem etwa 7 tägigen Hühnchen, an welchem trennende Epithelplatten (Branchialsuturen) zwischen den drei ersten Kiemebögen nicht wahrzunehmen sind, während äussere und innere Einkerbungen noch auf das frühere Verhältniss hinweisen.

Was geschieht nun aber mit den zwischen den verwachsenden Bögen eingeschlossenen Epithelmassen?

Bei der Randverwachsung handelt es sich freilich nur um verhältnissmässig wenige mitten im Mesoderm lagernde Epithel- und Epidermzellen, bei der Flächenverwachsung aber kommen bedeutende Zellenmassen in Betracht. Gehen diese unter und werden sie resorbiert? Oder nehmen sie die Eigenschaften des umgebenden Mesoderm an oder bleiben sie etwa gar als eigentliche Epithelzellen bestehen, nachdem nur ihr gegenseitiger Zusammenhang gelöst worden ist. Thatsächlich können zu keiner Zeit Zellen, die von den Mesodermzellen verschieden wären, beobachtet werden. Immerhin muss es als ein geistreicher Versuch von Seiten der pathologischen Anatomie betrachtet werden, gewisse tiefe Atherome des Halses auf von den Nähten her zurückgebliebene Epithelien zurückzuführen, wenn es auch schwer sein dürfte, thatsächliche Beweise zu finden.

Das primitive Trommelfell.

Das Ectoderm und Endoderm eines Hühnchens vom Ende des ersten Tages besitzt je nach dem embryonalen Bezirk sehr verschiedene Beschaffenheit. Für uns ist es von besonderem Interesse zu-

zusehen, wie die genannten Zellenblätter in der Kiemengegend sich verhalten.

In Fig. 35 ist der bezügliche Theil eines Querschnitts durch die Kiemengegend eines 30 Stunden alten Hühnchens dargestellt. Das Epithel des Vorderdarms besteht in seinem dorsalen Abschnitt medianwärts aus platten Zellen, die in ziemlichen Abständen auf einander folgen; diese rücken um so näher zusammen, je näher wir an das seitliche Horn des Vorderdarms gelangen, woselbst sie kubische Form annehmen. Der ventrale Theil zeigt zunächst dieselben kubischen Zellenformen, es folgt darauf eine mittlere Strecke platter Zellen, die in der Gegend der Mundbucht (*mb*) an Höhe wiederum gewinnen und mehr zusammenrücken. Auch die Epidermis ist um diese Zeit noch einschichtig, sie hängt in der Gegend der Mundbucht dicht mit dem Vorderdarmepithel zusammen, ohne dass mesodermale Elemente sich zwischen beide hineinschöben. Die Epidermis ist zugleich um diese Zeit dicker als die Vorderdarmwand. Das Mesoderm zeigt grösstentheils zerstreut liegende ästige Zellen, doch muss es zweifelhaft erscheinen, ob diese Aeste nicht als Kunstproducte aufgefasst werden können.

Bei einem Hühnerembryo vom Ende des zweiten Tages hat sich das bezügliche Bild ansehnlich geändert (Fig. 36 $\frac{200}{1}$). Das dorsale Vorderdarmepithel besteht noch aus platten Zellen, an der Umbeugungsstelle in die ventrale Hälfte ist es bereits mehrschichtig und zeigt in letzterer fast durchgängig zwei Zellenlagen. Die Epidermis hat ebenfalls zwei Reihen gleichartiger Zellen. Die Dicke der Epidermis ist etwas geringer als diejenige der Umbeugungsstelle. Das Mesoderm besteht nummehr aus dichtgedrängten Zellen.

In Fig. 37 ($\frac{300}{1}$) haben wir ein weiteres Entwicklungsstadium vor uns (Hühnchen vom achten Tage). Das dorsale Epithel des Vorderdarms ist ein Uebergangsepithel, welches stellenweise eine zweite Lage bedeckender platter Zellen erkennen lässt, die Umbeugungsstelle zeigt drei bis vier Lagen cylindrischer Zellen, der ventrale Theil dagegen zwei gleiche Lagen polygonaler Zellen.

Der Grund des Gehörganges desselben Embryo zeigt drei Zellenlagen, die tiefste besteht aus cylindrischen, die mittlere aus rundlich polygonalen, die oberste aus platten Zellen (Fig. 39).

Die Epidermis der übrigen Seitenwand des Kopfes desselben Embryo (Fig. 40) besteht dagegen blos aus einer Lage kubischer und einer sie bedeckender Lage abgeplatteter Zellen. Letztere ist die

embryonale Hornschicht, erstere die embryonale Schleimschicht. Eine von einander geschiedene Schleim- und Hornschicht zeigte schon der 4tägige Embryo (Fig. 39). Diese Hornschicht wurde in neuester Zeit von KERBERT¹⁾ Epitrichialschicht genannt, da dieselbe an der Bildung des späteren stratum corneum sich nicht betheiligt. Er zeigt, dass die wirkliche Hornschicht aus der unteren Zellenlage der ursprünglichen Schleimschicht entsteht.

Wenn auch nicht zu bestreiten ist, dass die genannte Epitrichialschicht späterhin einfach abgestossen wird und in die Hornschicht des fertigen Hühnchens nicht übergeht, womit die neue Bezeichnung in der That gerechtfertigt wird, so ist doch dabei zu bedenken, dass die Epitrichialschicht selbst aus derselben Zellenlage sich ableitet, aus welcher auch die bleibende Hornschicht sich entwickelt. Ist doch, wie wir gesehen haben, die ganze Epidermis ursprünglich einschichtig. Die Epitrichialschicht sehen wir aber bereits in Fig. 36 gebildet. Sie ist die äussere der beiden Zellenlagen der Epidermis, ihrer Form nach jedoch in dieser Zeit der inneren vollkommen gleich.

Bald darauf schiebt sich bekanntlich zwischen Epitrichial- und Schleimschicht in der ganzen Ausdehnung der Epidermis eine dritte Lage von Zellen ein.

Verfolgen wir zu einer Zeit, wo schon das Trommelfell als besondere Membran von seiner Umgebung differenzirt ist, dessen lamina ectodermalis und endodermalis in ihrer weiteren Ausbildung, so ergibt sich das Folgende:

Fig. 42 zeigt den Querschnitt des 12tägigen Hühnchens (Fig. 27) bei 300facher Vergrösserung. Die Epidermis (äusseres Epithel) besteht aus einer einzigen Schicht nahezu kubischer Zellen (Schleimschicht) und einer einzigen Lage platter Zellen (embryonalen Hornschicht), das innere Epithel dagegen besteht scheinbar aus einer Lage platter Zellen. Bei näherem Zusehen jedoch zeigt es sich, dass die Thäler der einen Schicht belegt werden von einer zweiten Lage abgeplatteter Zellen derselben Beschaffenheit.

Fig. 41 gibt die Umbiegungsstelle des Epithels des äusseren Gehörganges in das äussere Epithel des Trommelfells von demselben Hühnchen ($\frac{300}{1}$). Die Epidermis des Gehörganges besteht hier aus

¹⁾ KERBERT: Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere. Dissertation. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 13.

einer drei- bis vierschichtigen Zellenlage, von welchen die unterste aus pyramidalen Zellen zusammengesetzt ist.

Bei einem Hühnchen vom fünfzehnten Tage (Fig. 44 $\frac{300}{1}$) besitzt die lamina ectodermalis als auch die lamina endodermalis noch dieselbe Beschaffenheit wie vorher, doch kommt die interessante Erscheinung hinzu, dass in der Schleimschicht Anhäufungen dunklen Pigmentes (*p*) von verschiedener Form wahrzunehmen sind, wie dieses auch zu selbiger Zeit in der Epidermis anderer Körpertheile vorkommt. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Pigmentanhäufungen durch Wanderzellen bewirkt sind.

Fig 45 u. 46 endlich zeigen Querschnitte zweier verschiedener Stellen vom Trommelfell eines erwachsenen Huhnes ($\frac{300}{1}$). Die Hornschicht (*h*) hat eine beträchtliche Dicke und besteht aus Reihen dicht verbundener Schuppenlagen, unter welcher unmittelbar die einzellige Schleimschicht erscheint. Die endodermale Lage lässt nur eine einzige Schicht abgeplatteter Zellen erkennen.

Das primitive Trommelfell besteht jedoch nicht allein aus einer lamina ecto- und endodermalis, sondern zu dieser kommt gleich in der Anlage die wichtige mesodermale Schicht hinzu.

Sie besteht anfänglich aus rundlich polygonalen Zellen (Figur 39 *md*). Späterhin werden die Zellen sowohl abgeplattet, als sich auch ihre Grenzen verwischen, indem ihre länglich gewordenen Kerne mit einer faserigen Zellsubstanz sich umgeben (Fig. 42, 44 *m*). Die nächste Umgebung des Kernes zeigt das Protoplasma häufig von der Faserung noch frei. Beim erwachsenen Huhu tritt die Faserung der mittleren Schicht (*membrana propria*) zurück, während die Kerne der Zellen starke Abplattung zeigen.

Von besonderer Bedeutung erscheint der auffallende Wandel der Dicke des Trommelfells im Verlauf der Entwicklung. Es geht aus der bisherigen Schilderung hervor, dass dieser Unterschied wesentlich auf Rechnung des Mesoderm zu setzen ist. Das bei seiner ersten Anlage verhältnissmässig dünne Trommelfell nimmt in Folge mesodermaler Wucherung bis zu einer gewissen Grenze an Dicke zu, um dann einer rückgängigen Metamorphose anheimzufallen. bis es schliesslich beim erwachsenen Hühnchen an seiner dünnsten Stelle dünner ist. als es selbst bei seiner ersten Anlage war. Diese Unterschiede können aus dem Vergleich der betreffenden Figuren 23, 25, 27 sowie 42, 44, 45 und 46 erkannt werden. Bei einem

6 tägigen Hühnchen (Fig. 23) misst die Dicke des Trommelfells 0,11 Mm., bei einem 9 tägigen (Fig. 25) 0,14 Mm., beim 12 tägigen Hühnchen (Fig. 42) 0,072 Mm., beim erwachsenen Huhn dagegen 0,012 Mm.

E. Individuelle und Stammesentwicklung.

Für den Zweck einer Vergleichung der gewonnenen Ergebnisse mit den Verhältnissen des äusseren und mittleren Ohres der verschiedenen Wirbelthierklassen ist es am Platze, die in das Gewicht fallenden Hauptpunkte der individuellen Entwicklung aus ihrer Zerstreuung zu sammeln und in ein einheitliches Bild zusammen zu stellen.

Die Substanzanlage des Trommelfells ist nach dem Vorausgehenden zu betrachten als ein an die erste Kiemenspalte grenzender Abschnitt des ersten Kiemenbogens. Dieser Abschnitt erstreckt sich der Tiefe nach durch die ganze Wandstärke des Kiemenbogens und schliesst demnach die Elemente des äusseren, mittleren und inneren Keimblattes von vornherein in sich. Die Dicke dieses Theiles steht aus dem Grunde schon ursprünglich hinter den angrenzenden Strecken des ersten Kiemenbogens zurück, weil ihm jederseits von innen her bei der ersten Gliederung des embryonalen Körpers eine seitwärts weithin erstreckende Bucht der Vorderdarmhöhle entgegenkommt, der *suleus tubo-tympanicus*.

Die Flächenausdehnung der genannten Substanzanlage ist anfänglich unbestimmt und ihr Gebiet an der Aussenfläche des Körpers durch keinerlei Besonderheit ausgezeichnet. Erst nach dem vierten Tage tritt hier eine deutliche Differenzirung ein.

Denn nach dem Verschlusse der grösseren Länge der ersten Kiemenspalte und im Verlaufe des Wachsthums der beiden ersten Kiemenbögen kommt es zu Knickungen der letzteren und der ersten Kiemenfurchen, zugleich aber auch zu äusseren Hügelbildungen, von denen zwei auf jeden der ersten Bögen kommen. Die Hügel bilden den Gehörgang, überhaupt das äussere Ohr, welches daher der Betheiligung beider Kiemenbögen seinen Ursprung verdankt. Das von den Hügeln umschlossene Gebiet beider Bögen, die *pars auricularis* derselben, ist anfänglich ausserordentlich gross und nimmt etwa die Hälfte der Seitenfläche der Bögen ein. Späterhin wächst der Kiefertheil raseh und ansehnlich und überwiegt bald an Umfang. Aus der anfänglichen Grösse der *pars auricularis* erklärt sich bei der

innigen Beziehung der Nerven zu den epithelialen Oberflächen, der grosse Nervenreichthum des äusseren Ohres und des Trommelfells. Bei den Vögeln bleibt die Entwicklung jener Hügel hinter der bei den Säugethieren zurück, so dass es zwar zur Anlage eines Gehörganges, aber nicht zur Ausbildung einer Ohrmuschel kommt.

Das Trommelfell erhält seine spätere tiefe Lage nicht durch fortlaufende Einsenkung der Oberfläche in die Dicke der Gesichtswand, sondern umgekehrt erhebt und verdickt sich die umgebende Gesichtswand, so dass hierdurch allmählig eine zwischen den Hügeln gelegene Tasche entsteht, deren Grund vom Trommelfell eingenommen wird. Das Trommelfell erhält seine beim Erwachsenen vorhandene Neigung nicht erst späterhin, sondern übernimmt als Theil der Gesichtswand deren nach vorn convergirende Richtung. Die Wandstärke des Trommelfells nimmt während einer gewissen Zeit nicht unbedeutend, wenn auch nicht in dem Maasse wie die Gesichtswand zu, um später eine allmählig weitgehende Verdünnung zu erfahren, die sogar über den ursprünglichen Grad seiner Dünne hinausgeht. Mit dieser Verdünnung ist indessen eine solche Verdichtung der Substanz verbunden, dass sie das Trommelfell zu seiner späteren Aufgabe als schwingende Membran in hohem Grade befähigt.

Die Bildung der Paukenhöhle als des erweiterten Endstückes des *suleus tubo-tympanicus* ist ein secundärer Vorgang. Sie vollzieht sich in Folge eines allmählig voranschreitenden Resorptionsprocesses, im Bereiche der lockeren Binde-substanz in der Umgebung des lateralen Endes des *suleus*. Nach der Labyrinthseite zu kann die Erweiterung des bezüglichen Canalabschnittes nicht beträchtlich sein, weil das Labyrinth selbst sich ihr entgegenstellt, und sehen wir in der That noch beim Erwachsenen die Labyrinthwand in der Flucht der Tubenrichtung. Um so ungehinderter kann sie nach der entgegengesetzten Seite Platz greifen, wo die Hindernisse geringer sind, und ist hierin auch die Veranlassung zur allmählichen Verdünnung des Trommelfells gegeben. Die Ursache des Resorptionsprocesses ist schwer ersichtlich, sie könnte anfänglich zu suchen sein in Druckverhältnissen, welche durch das Wachsthum der epithelialen Wände selbst nach den Seiten ausgeübt wird. Die Dicke des Epithels ist in der That an den betreffenden Stellen anfänglich sehr beträchtlich, doch ist zu bedenken, dass späterhin das Paukenhöhlenepithel als ganz niedriges Plattenepithel erscheint, gleichsam als wäre es selbst einem intratympanalen Druck ausgesetzt gewesen. In Folge des in jedem Fall vorliegenden Resorptionsprocesses gelangt die

knorpelige Columella, die sich natürlicher Weise ausserhalb der Paukenhöhle und zwar in dem nach hinten von dem Trommelfell gelegenen Abschnitt der Gesichtswand entwickelt, allmählig in das Bereich der Paukenhöhle hinein.

Die anfänglich sehr weite Rachenmündung der Tube wird nach unten abgeschlossen durch die Verwachsung der beiden Kiemenbögen. Durch allmähliche Erhebung der vorderen und unteren Wand kommt die Verengung des ostium pharyngeum auf einfache Weise zu Stande.

Von Abweichungen in der normalen Entwicklung, wie sie soeben in kurzen Zügen noch einmal vorgeführt wurde, habe ich im Ganzen sehr wenig wahrgenommen und fällt das wenige mehr in das Bereich der Variabilität, als der eigentlichen Missbildungen. So zeigte sich zum Beispiel der Grad der Ausbildung der Hügel bei gleichen Entwicklungsstadien verschieden, auch der Verschluss der Kiemenpalten erfolgte in dem einen oder anderen Falle auf etwas unregelmässige Weise. Dies gilt insbesondere von dem hintersten Abschnitt der ersten Kiemenpalte, der sich früher als gewöhnlich verschliessen oder auch länger offen bleiben konnte.

Der Missbildungen bei den Säugethieren hier speciell zu gedenken; bei welchen allein eine gewisse Zahl gesammelt worden ist, dürfte nicht ganz am Platze sein, sondern es wird dieses Gebiet und eine kritische Belenchtung der in der Literatur bekannt gewordenen Fälle zweckmässig auf eine spätere Auseinandersetzung der bezüglichen Entwicklungsvorgänge bei den Säugethieren verschoben werden. Man ist gegenwärtig auf der einen Seite nur allzu leicht geneigt jede angeborene Fistelöffnung im Umkreise der früheren Kiemengegend als eine Bildungshemmung zu betrachten, auf der andern Seite ist man im Gegentheil durchaus abgeneigt für das Trommelfell solche Bildungshemmung anzunehmen. Es würde leicht sein auf Grund unserer Beobachtungen Stellung zu dieser Frage zu nehmen, indessen soll hier nur hervorgehoben werden, dass im ersteren Falle nur eine sorgfältige Untersuchung des concreten Falles als nothwendige Unterlage des Urtheils gefordert werden muss; was aber die letztere Ansicht betrifft, so scheinen mir diejenigen im Unrecht zu sein, welche das Bereich des Trommelfells dem allgemeinen Gesetze der Hemmungsbildungen entziehen wollen. Lenken wir nun vielmehr unsere Aufmerksamkeit auf die Formverhältnisse des Trom-

melfells und Mittelohres in der Reihe der unterhalb stehenden Wirbelthierklassen.

Bei Selachiern und Ganoiden¹⁾ bleiben Theile der embryonalen ersten Kiemenspalte von verschiedener Form als Spritzloch beständig offen. Von den Amphibien an tritt die erste Kiemenspalte in engere Beziehung zum Labyrinth. Während einer bestimmten Embryonalperiode überall offen verschliesst sich die Spalte mit zunehmender Entwicklung und treten dabei verschiedene Zustände auf.

Bei den Coccilien und Urodelen verschliesst sich der Raum der Spalten so vollkommen, dass es weder zur Ausbildung einer Paukenhöhle noch Ohrtrumpete kommt. Bei Pelobates finden sich nur Andeutungen einer Ausstülpung der Schlundschleimhaut, bei den meisten übrigen Anuren ist diese Ausstülpung beträchtlicher. Sie besitzen eine Paukenhöhle, die nach aussen durch ein Trommelfell abgeschlossen ist. Von den Reptilien fehlt den Schlangen und Amphisbänen die Paukenhöhle, bei Chamaeleo besteht eine Paukenhöhle, fehlt jedoch ein Trommelfell. Beide Theile kommen bei den übrigen Reptilien vor. Was das äussere Ohr (Ohrmuschel und Gehörgang) betrifft, so fehlen den Amphibien, Reptilien, Vögeln diese Theile entweder vollständig, oder es sind mehr oder minder beträchtliche Andeutungen vorhanden. So findet sich bei Krokodilen eine das Trommelfell deckende Hautfalte vor, die bei manchen Vögeln (Eulen) durch eine bewegliche häutige Klappe vertreten ist. Vorsprungsbildungen der das Trommelfell tragenden Schädelknochen können die Lage des Trommelfells vertiefen und auf diese Weise einen kurzen äusseren Gehörgang zusammensetzen.

So sehen wir also auch hier wiederum bei den niederen Wirbelthierklassen Zustände vorliegen, wie dieselben frühen Embryonalstufen der höhern Wirbelthierklassen entsprechen. Die Steigerung der formalen Ausbildung des schalleitenden Apparates erscheint aufs deutlichste zusammenhängend mit einer Steigerung der Leistungen, bei Anpassung an das Lebensmedium des Thieres. Die Veränderungen, deren es bedarf, um aus den primitiven Verhältnissen des Apparates der Selachier die höheren und höchsten Formen herauszubilden sind kleiner, als man anfangs glauben möchte. Eine minimale Veränderung der Wachstumsrichtung, wenn sie frühzeitig Platz greift, erscheint als genügend, um die veränderten Verhältnisse herbeizuführen. ..

¹⁾ GEGENBAUR: Grundzüge der vergleichenden Anatomie.

Der Beweis für diese Behauptung ist in der vorausgehenden Schilderung enthalten. Einige wenige Handgriffe an Wachsmo-
dellen genügen, um aus der primitiven Bildung des Apparates der Selachier die complicirtere eines Vogels hervorgehen zu lassen.

Wem aber sollte nicht aufgefallen sein, dass wir in den genannten Ausbildungsstufen die Hauptzüge der Missbildungen der höheren Formen des Apparates wiedererkennen?

Die Gehörknöchelchen sind bei der Vergleichung ausser Betracht gelassen worden. Ungeachtet neuerer Arbeiten über diesen Gegenstand ist deren Entwicklungsgeschichte nicht so vollständig bekannt als es für einen solchen Zweck nothwendig ist.

Leipzig, September 1876.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI.

Fig. 1. Hühnerembryo vom Ende des zweiten Bebrütungstages.

Die rechte Seite bei auffallendem Licht mit dem Prisma gezeichnet.

- I. Erster Kiemenbogen mit Oberkiefer- und Unterkieferfortsatz.
- II. Zweiter Kiemenbogen vom ersten durch die erste Kiemenspalte geschieden.
- III. Dritter Kiemenbogen.
- IV. Viertes Kiemenbogen.

Die zweite, dritte und vierte Kiemenspalte ist noch nicht vorhanden, die Stelle des Durchbruchs jedoch je durch eine von oben nach abwärts an Tiefe abnehmende Radiärfurche gekennzeichnet.

- l.* Labyrinthbläschen noch nicht vollständig geschlossen. Der noch offene Zugang als querovaler Spalt sichtbar, welcher in diesem Stadium genau der zweiten Kiemenfurche gegenüber liegt.
- f.* Leichte rundliche Hervorragung die dem Ganglion Gasseri entspricht. $\frac{30}{1}$.

Fig. 2. Hühnerembryo von vier Tagen.

I, II, III, IV wie in Fig. 1.

Die erste Kiemenspalte ist bereits geschlossen mit Ausnahme des hinteren Winkels. Die Kiemenspalte stellt keine völlig gerade Linie dar, sondern hat einen leicht wellenförmigen Verlauf. Der zweite Kiemenbogen, welchem in diesem Stadium der Labyrinthhügel direct gegenüber liegt, beginnt mit seinem Kiemendeckelfortsatz sich über die äussere Fläche des dritten Bogens hinweg zu schieben.

* Stelle der Trommelfellanlage. $\frac{10}{1}$.

Fig. 3. Hühnerembryo vom Anfang des sechsten Tages.

I. und II. Kiemenbogen sind noch deutlich von einander geschieden durch den Rest der ersten Kiemenspalte, die erste Kiemenfurche. Unterhalb des zweiten Kiemenbogens ist der dritte und vierte noch als kleiner Wulst sichtbar. Der Kiemendeckelfortsatz des zweiten Kiemenbogens tritt stark nach abwärts hervor. Der hintere Winkel der ersten Kiemenspalte scheint bei Oberflächenbetrachtung noch offen zu sein. Die wellenförmige Biegung der ersten Kiemenfurche hat sich in eine zickzackförmige umgewandelt. Zugleich zeigt sie sich nach oben und unten begrenzt je durch ein Hügelpaar, welche den beiden ersten Kiemenbögen angehören. $\frac{10}{1}$.

Fig. 4. Hühnerembryo vom siebenten Tage.

I. und II. Kiemenbogen noch deutlich als solche erkennbar, desgleichen die erste Kiemenfurche. Der von den Hügeln umfasste Abschnitt der Furche zerfällt in drei Theile, einen hinteren, mittleren und vorderen. Im Bereiche des mittleren zeigt sich eine grubenförmige Vertiefung, die erste Anlage des äusseren Gehörganges.

II'. Kiemendeckelfortsatz. $\frac{10}{1}$.

Fig. 5. Hühnerembryo vom achten Tage.

Die vorderen Hügel des ersten und zweiten Bogens treten stärker hervor, wodurch die hinter ihnen gelegene Grube tiefer erscheint. Die beiden hinteren Hügel sind flacher geworden.

* Eine feine Furche, die der ersten Kiemenspalte entspricht. $\frac{10}{1}$.

Fig. 6. Hühnerembryo vom neunten Tage.

Die beiden vorderen Hügel haben sich weiter entwickelt, die frühere Grenzfurche ist verschwunden. Von den hinteren Hügeln ist nur mehr der obere (I') als solcher erkennbar.

t. Stelle, die sich durch ihre besondere Färbung von der Umgebung abhebt und dem Trommelfell entspricht. Der Pfeil deutet die Schnitttrichtung, in welcher der Embryo zerlegt wurde. Vergl.

Fig. 23. $\frac{10}{1}$.

Fig. 7. Hühnerembryo vom zwölften Tage.

Der äussere Gehörgang und sein Grund (t) sind von der Umgebung deutlich geschieden. Der Antheil, welchen die beiden ersten Kiemenbögen an der Begrenzung des Gehörganges nehmen, ist aus der Bezeichnung sichtbar.

t. Trommelfell.

Der Pfeil bezeichnet die Schnitttrichtung für Fig. 25. $\frac{10}{1}$.

e. Embryonaldunen.

Tafel VII.

Fig. 8. Hühnerembryo vom vierten Tage durch einen Medianchnitt halbirt und die Schnittfläche der linken Hälfte bei auffallendem Licht und 20facher Vergrößerung gezeichnet.

I, II, III, IV. Die Kiemenbögen. Zwischen ihnen die 4 Spalten als

tiefe Schatten sichtbar. Die Innenfläche des ersten Bogens zeigt zwei an der ersten Spalte beginnende senkrecht nach aufwärts verlaufende Furchen und im Zusammenhang damit zwei Hügel, auf welche in der Figur durch die Linie I hingewiesen wird, den *colliculus lingualis* vorn, den *colliculus palato-pharyngeus* hinten. Die vordere Furche ist der *sulcus lingualis*, die hintere *sulcus tubo-tympanicus*.

e. Schnittfläche der Kiemenbögen.

f. Vorderster umgebogener Theil der *Chorda dorsalis*, welcher nahe an die Spitze der RATHKE'schen Tasche (9) herangeht, ohne sie zu berühren. $\frac{20}{1}$.

pph. *processus pharyngeus* als Rest der durchrissenen Rachenhaut.

Fig. 9. Taubenembryo, seiner Ausbildung nach einem Hühnchen von zehn Tagen entsprechend, behandelt wie der Embryo Fig. 8, um die weitere Entwicklung der *colliculi palato-pharyng.* (*cpp*) zu zeigen.

cs. *Crus superius*.

ci. *Crus inferius*.

o. Oberkiefer.

u. Schnittfläche des Unterkiefers.

t. *Ostium pharyng. tubae.* $\frac{10}{1}$.

Fig. 10. Embryo von Fig. 3.

Derselbe wurde durch einen Medianschnitt getheilt, die äussere und innere Fläche der rechten Seite mit dem Prisma gezeichnet und beide Flächenbilder aufeinander gepasst. Die Contouren des äusseren Flächenbildes sind roth gehalten, die Vorderdarmhöhle ist dunkel schraffirt. Der *sulcus tubo-tympanicus* (*st*) füllt zusammen mit dem primitiven äusseren Gehörgang.

cas. *Colliculus anterior superior*.

cai. *colliculus anterior inferior*.

R. Basis der RATHKE'schen Tasche.

b. Mittlerer Hirnbalken. $\frac{10}{1}$.

Fig. 11—19. Hühnerembryo von vier Tagen.

Zusammenhängende Reihe von Querschnitten durch die obere Kiemengegend bis zum dritten Kiemenbogen exclusive. Von 14 bis 18 ist blos Vorderdarmhöhle gezeichnet.

m. *medulla oblongata*.

g. *Ganglion Gasseri*.

ch. *Chorda dorsalis*.

ab. *Arteria branchialis*.

o. Oberkieferfortsatz.

u. Unterkieferfortsatz.

st. *sulcus tubo-tympanicus*.

sl. *sulcus lingualis*.

c. *colliculus palato-pharyngeus*.

l. Labyrinthbläschen.

mr. Mundrachenhöhle.

Fig. 15 u. 16 streift die erste Kiemenspalte. $\frac{22}{1}$.

Fig. 20. Hühnerembryo von vier Tagen.

Frontalschnitt durch die Kiemenbogen.

I, II, III, IV. Kiemenbögen.

ch. Chorda.

ab. arteria branchialis.

kt. Kiementasche.

Die Verbindungsbrücke zwischen III. und IV. Bogen besteht aus Epidermis und Epithel.

n. nodulus branchialis.

ph. Pharynx. $\frac{22}{1}$.

Fig. 21. Hühnerembryo vom siebenten Tage.

Schnitttrichtung und Bezeichnung wie in Fig. 20.

s. Stelle, die den Kiemennähten entspricht. $\frac{22}{1}$.

Tafel VIII.

Fig. 22—24. Embryo Fig. 3 (6 Tage).

Querschnitt längs der ersten Kiemenfurche.

mo. medulla oblongata.

g. Ganglion Gasseri.

ch. chorda.

ab. arteria branchialis.

ep. colliculus posterior.

ca. colliculus anterior.

st. sulcus tubo-tympanicus.

sl. sulcus lingualis.

cl. colliculus lingualis.

cpp. colliculus palato-pharyngeus.

m. meatus auditorius externus.

mt. membrana tympani.

l. Labyrinth.

f. Kiemenfurche. $\frac{22}{1}$.

Fig. 25. Querschnitt längs der ersten Kiemenfurche vom Embryo Fig. 6 (neunter Tag). Bezeichnung wie in Fig. 22.

mu. Muskel.

u. Unterkiefer.

ct. cavum tympani.

sl. sulcus lingualis.

Fig. 26. Taubenembryo circa zehn Tage alt.

Schnitttrichtung ungefähr wie in Fig. 23, ebenso Bezeichnung.

l. Labyrinth.

a. Auge.

o. Oberkiefer.

n. Nasenhöhle.

ph. Mund-Rachenhöhle. $\frac{10}{1}$.

Fig. 27. Hühnerembryo vom zwölften Tage (Fig. 7).

Schnitttrichtung in Fig. 7 angegeben.

gg. Ganglion Gasseri.

ga. Ganglion acustic.

- gt.* Ganglion tympanicum.
ct. cavum tympani.
c. knorpelige Columella.
cp. colliculus posterior.
ca. colliculus anterior.
m. meatus auditorius externus.
mt. membrana tympani.
mm. musculus Masseter.
l. Labyrinth.
r. reticulum.
epl. canalis perilymphaticus. $\frac{22}{1}$.

Fig. 28. Rehembrryo von circa 2 Ctm. Länge. Schnitttrichtung ähnlich der in Fig. 24.

- l.* Labyrinth.
st. sulcus tubo-tympanicus.
mt. membrana tympani.
ms. Mundspalte.
n. Nasenhöhle.
ph. Mund-Rachenhöhle. $\frac{10}{1}$.

Fig. 29 u. 30. Hühnerembryo von vier Tagen. Frontalschnitt vom Embryo Fig. 2. Fig. 29 trifft die noch offene Stelle der ersten Kiemenspalte, Fig. 30 die Trommelfellanlage.

- I, II, III. Kiemenbögen.
c. colliculus palato-pharyngeus.
ch. Chorda.
o. Auge.

Die Sterne beziehen sich auf correspondirende Stellen, der Pfeil in Fig. 30 deutet die Richtung des sulcus palato-pharyngeus an.

Tafel IX.

Fig. 31. Hühnerembryo vom siebenten Tage (Fig. 4). Frontalschnitt durch den hinteren Theil der I. Kiemenfurche.

- I, II. Kiemenbögen.
sb. sutura branchialis.
ct. cav. tympani. $\frac{90}{1}$.

Fig. 32. Embryo wie Fig. 31. Schnitt weiter vorwärts im Bereich des meatus auditorius gelegen. Der Pfeil deutet die Richtung des sulcus an.

- m.* meatus audit.
st. sulc. tympanic. $\frac{90}{1}$.

Fig. 33 u. 34. Frontalschnitte durch einen viertägigen Hühnerembryo, vergl. Fig. 20.

- II, III, IV. Kiemenbögen.
n. nodulus branchialis.
t. Kiementasche.
ab. Arteria branchialis. $\frac{90}{1}$.

Fig. 35. Hühnerembryo von 30 Stunden. Querschnitt durch das untere Ende der Mundbucht, die noch kaum angedeutet ist.



Fig. 1.

30
7



Fig. 2.

10
1

Fig. 3. $\frac{10}{7}$



Fig. 4. $\frac{10}{7}$

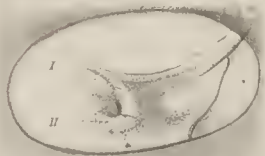


Fig. 5.

$\frac{10}{7}$

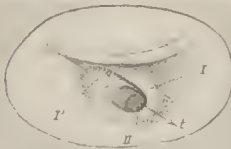


Fig. 6. $\frac{10}{7}$

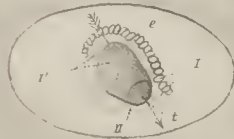


Fig. 7. $\frac{10}{7}$

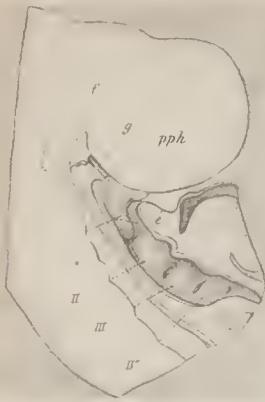


Fig 8

20
1

Fig 10

17



Fig 9

10
1



Fig 14



Fig 15

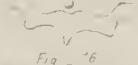


Fig 16

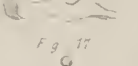


Fig 17

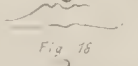


Fig 18

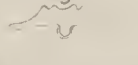


Fig 19

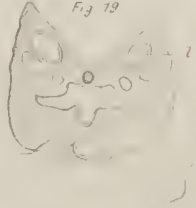


Fig 20

22
1

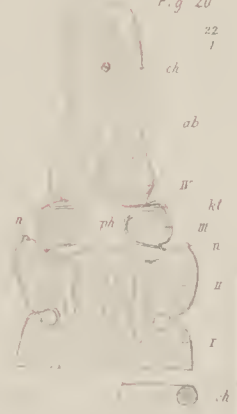


Fig 11

12
1



Fig 12



Fig 13



Fig 21









Fig 22 $\frac{22}{7}$



Fig 25. $\frac{22}{7}$



Fig. 26 $\frac{10}{1}$

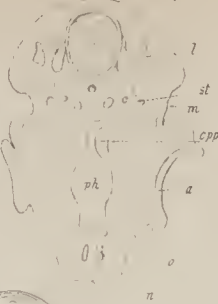


Fig 23 $\frac{22}{7}$

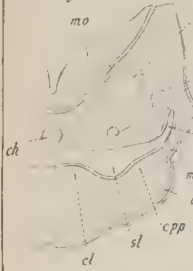


Fig 28. $\frac{10}{1}$

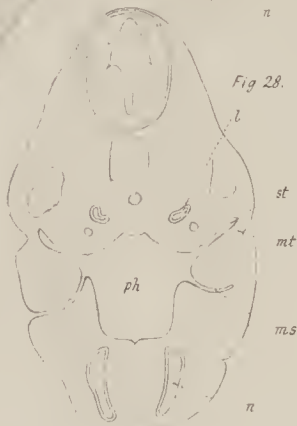


Fig 24 $\frac{22}{7}$



Fig. 27 $\frac{22}{7}$

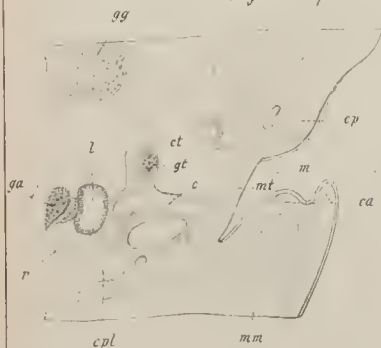


Fig 30



Fig 29

- en.* Endoderm.
ec. Ectoderm.
m. Mesoderm.
ch. Chorda.
v. Vorderdarmhöhle. $\frac{200}{1}$.

Fig. 36. Hühnerembryo vom Ende des zweiten Tages. Querschnitt durch die obere Kiemengegend. Bezeichnung wie in Fig. 35. $\frac{200}{1}$.

Fig. 37 u. 38. Hühnerembryo vom neunten Tage.

Dorsales und ventrales Epithel der Tuba (*t*) und des Cavum tympani (*ct*). $\frac{300}{1}$.

Fig. 39. Hühnerembryo vom neunten Tage. Grund des Gehörganges.

md. Mesoderm. $\frac{300}{1}$.

Fig. 40. Von der Rückenhaut desselben Thieres. $\frac{300}{1}$.

Fig. 41. Hühnerembryo vom zwölften Tage. Uebergangsstelle des äusseren Gehörganges auf das Trommelfell.

mt. äusseres Epithel des Trommelfells.

m. Epithel des meatus auditorius. $\frac{300}{1}$.

Fig. 42. Schnitt durch das Trommelfell eines zwölf Tage alten Hühnerembryo.

ec. ectodermale,

en. endodermale,

m. mesodermale Schicht des Trommelfells.

h. Horn- oder Epitrichialschicht.

s. Schleimschicht. $\frac{300}{1}$.

Fig. 43. Querschnitt durch die Rückenhaut desselben Embryo. $\frac{300}{1}$.

Fig. 44. Querschnitt durch das Trommelfell eines 14tägigen Hühnerembryo.

ec. Ectoderm.

en. Endoderm.

m. Mesoderm.

p. Pigmentanhäufungen. $\frac{300}{1}$.

Fig. 45 u. 46. Querschnitte durch das Trommelfell des erwachsenen Huhnes von einer dickeren und dünneren Stelle.

ec. Ectoderm.

en. Endoderm.

m. Mesoderm.

h. Hornschicht.

s. Schleimschicht.

g. Gefäss.

b. Blutkörperchen. $\frac{300}{1}$.