

Die Elemente  
der  
Entwicklungslehre des Menschen  
und der Wirbelthiere.

---

Anleitung und Repetitorium  
für Studierende und Aerzte

von

**Dr. Oscar Hertwig,**

o. ö. Professor, Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin.

---

Mit 332 Abbildungen im Text.



---

**J e n a**

Verlag von Gustav Fischer

1900.

---

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

---

## Vorwort.

„Die Entwicklungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper.“  
C. E. V. BAER, Ueber Entwicklungsgesch. der Thiere, Beobachtung und Reflexion (Bd. I, S, 231).

Wie in keinem Zeitraum zuvor, hat der Gedanke der Entwicklung die Wissenschaft im 19. Jahrhundert beherrscht, am tiefsten und nachhaltigsten aber die Biologie. Wie sind die Lebewesen entstanden? Wie hat sich ein so hoch zusammengesetzter Organismus, wie der Mensch, in welchem sehr zahlreiche Organe wie nach bestimmtem Plan harmonisch zusammenwirken, auf natürlichem Wege gebildet? Solche und ähnliche Fragen sind das Lösungswort in der biologischen Wissenschaft der letzten 50 Jahre gewesen. Seit den Tagen, in welchen C. E. VON BAER sein Meisterwerk, welchem ich das Motto zu meinem Vorwort entnommen habe, geschrieben hat, ist die Entwicklungslehre ein Hauptfeld anatomischer Forschungen geworden; durch die emsige und auf sicheren Wegen nach bestimmten Zielen gerichtete Thätigkeit zahlreicher, vorzüglicher Forscher ist in einer kurzen Spanne Zeit ein Wissensgebäude entstanden, das einen Physiologen des 18. Jahrhunderts, einen HALLER oder CASPAR FRIEDRICH WOLFF, wenn sie jetzt wieder unter den Lebenden erschienen, mit Bewunderung erfüllen würde.

Der dem Studium der Entwicklungsprocesse zugewandte Eifer der Forscher hat mehr und mehr auch im Kreise der Studierenden und Aerzte ein lebhafteres Interesse für die Thatsachen und Theorien der Entwicklungslehre wachgerufen, trotzdem sie noch nicht den Gegenstand eines besonderen Examenfaches ausmacht. Diesem Umstand glaube ich es nicht zum wenigsten zu verdanken, dass im Laufe von 12 Jahren mein Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere 6 Auflagen erlebt hat und dass es in die französische, englische, italienische und russische Sprache übertragen worden und in den beiden ersteren auch schon in je einer 2. Auflage erschienen ist.

Das Studium der Entwicklungsgeschichte den Studierenden der Medicin und Naturwissenschaften noch mehr zu erleichtern und es soweit als möglich zu einem allgemeinen Bildungsmittel zu machen, ist die Aufgabe des vorliegenden Buches, welchem ich den Titel: „Elemente der Entwicklungslehre“ gegeben habe. Bei der Neubearbeitung der letzten Auflagen meines Lehrbuchs ist mir immer mehr zum Bewusstsein gekommen, dass ich in ihm zwei nicht leicht zu vereinende Aufgaben zu verbinden versucht hatte. Einmal sollte es ein Hilfsmittel bei der Erlernung der entwicklungsgeschichtlichen Disciplin für den Anfänger, zugleich aber auch ein wissenschaftliches Buch sein, in welchem der Forscher sich einen Ueberblick über den Stand der wissenschaftlichen Fragen und einen Einblick in neue Errungenschaften verschaffen konnte. Es wurde daher auch mit ausführlichen

Literaturübersichten versehen. Darans sind für mich zwei Schwierigkeiten erwachsen. Die eine bestand darin, bei der raschen Aufeinanderfolge der Auflagen den in der kurzen Zwischenzeit eingetretenen Errungenschaften nach allen Seiten gerecht zu werden, worüber ich mich schon in der 5. und 6. Auflage, in letzterer mit folgenden Worten ausgesprochen habe:

„Wie in den Naturwissenschaften überhaupt, so insbesondere auch auf dem Gebiete der Entwicklungslehre wird so viel wissenschaftlich gearbeitet, dass die Literatur fortwährend in raschem Wachsen begriffen ist, und dass in wenigen Jahren fast jedes Kapitel geringere oder eingreifendere Veränderungen aufzuweisen hat. Daher sieht sich der Herausgeber, wenn er den Fortschritten seiner Wissenschaft Rechnung tragen will, fast Schritt für Schritt in die Lage gebracht, bald eingreifendere, bald geringere Verbesserungen an dieser oder jener Stelle anzubringen, und dabei wird er angesichts der grossen, in den verschiedenen Culturländern jährlich erscheinenden Literatur doch die unangenehme Empfindung nicht los, dass es ohne einen unverhältnissmässigen Aufwand von Zeit und Mühe nicht möglich ist, allen auf einzelnen Gebieten erfolgten Fortschritten in gleichem Maasse gerecht zu werden.“

Die zweite Schwierigkeit fand ich darin, bei dem Bestreben, die erste Aufgabe zu erfüllen, zugleich auch den Character eines Lehrbuchs für Studierende zu wahren. In dieser Hinsicht aber hatte ich den Eindruck, dass bei den im Laufe der Jahre nothwendig gewordenen Veränderungen und Zusätzen auch manches Nebensächliche in das Lehrbuch mit aufgenommen und dass besonders sein Umfang über das für den Anfänger erwünschte Maass hinausgewachsen war. So reifte allmählich im Einvernehmen mit dem Herrn Verleger der Entschluss, den angeführten Schwierigkeiten zu begegnen, indem ich die nicht gut zu verbindenden zwei Aufgaben von einander löste durch getrennte Darstellung in zwei Lehrbüchern, von denen das eine mehr auf die Interessen der Studierenden und Aerzte, das andere mehr für die Anforderungen eines schon tiefer in den Gegenstand eingedrungenen Leserkreises berechnet ist.

Von diesen Motiven geleitet, werde ich von jetzt ab neben dem älteren, zur Zeit in 6. Auflage vorliegenden Lehrbuch noch die Elemente herausgeben, welche zur Einführung in das Gebiet der Entwicklungslehre dienen und nur ihre Hauptthatsachen in kürzerer Form zur Darstellung bringen sollen. Dank dem Entgegenkommen des Herrn Verlegers ist es mir trotz des von ihm festgesetzten niedrigen Preises für das Lehrbuch möglich gewesen, es mit einer reichen Auswahl von 332 Figuren auszustatten, welche das Verständniss der Entwicklungsprocesse sehr wesentlich erleichtern werden. Jedem Kapitel ist eine knapp zusammengefasste Uebersicht des Inhalts gewissermaassen in Form einzelner Thesen beigefügt worden, so dass sie als eine Art Repetitorium dem Studierenden förderlich und daher willkommen sein werden.

Und so gebe ich in das neue Jahrhundert den an seiner Schwelle jetzt erscheinenden „Elementen“ den Wunsch mit auf den Weg, dass sie das Licht entwicklungsgeschichtlicher Erkenntniss in immer weitere Kreise hineinragen mögen.

Berlin, October 1899.

Oscar Hertwig.



# Inhalt.

Seite

## Erster Haupttheil.

### Die Anfangsprozesse der Entwicklung und die embryonalen Eihüllen.

#### Erstes Kapitel.

Die Natur von Ei- und Samenzelle . . . . .	1
1. Die Eizelle . . . . .	3
2. Die Samenfäden . . . . .	12
Repetitorium . . . . .	14

#### Zweites Kapitel.

Die Reifeerscheinungen von Ei- und Samenzelle und der Befruchtungsprozess . . . . .	16
1. Die Reifeerscheinungen . . . . .	16
2. Der Befruchtungsprozess . . . . .	22
Repetitorium . . . . .	27

#### Drittes Kapitel.

Der Furehungsprozess bis zur Bildung der Keimblase . . . . .	29
Repetitorium . . . . .	42

#### Viertes Kapitel.

Entwicklungsphysiologische Theorien und Experimente . . . . .	44
1. Idioplasmatheorie . . . . .	44
2. Geschlechtliche Zeugung und Parthenogenese . . . . .	48
3. Beobachtungen und Experimente über die Beziehungen der Anlagensubstanz zur Organisation des ausgebildeten Geschöpfes . . . . .	49
a) Die Theorien der organbildenden Keimbezirke . . . . .	49
b) Die Mosaiktheorie . . . . .	52
c) Die Theorie der Biogenese . . . . .	54

#### Fünftes Kapitel.

Die Lehre von den Keimblättern . . . . .	55
1. Die Keimblattbildung beim Amphioxus . . . . .	62
2. Die Keimblattbildung bei den Amphibien . . . . .	67
3. Die Keimblattbildung bei den Fischen . . . . .	80
4. Die Keimblattbildung bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren . . . . .	84
Repetitorium . . . . .	99

#### Sechstes Kapitel.

Die Entwicklung der Ursegmente, die Entstehung von Bindesubstanz und Blut . . . . .	103
1. Die Ursegmente . . . . .	103
2. Die Entstehung der Bindesubstanzen . . . . .	107
3. Die Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes . . . . .	110
Repetitorium . . . . .	115

	Seite
Siebentes Kapitel.	
Bildung der äusseren Körperform und des Dottersacks der Wirbelthiere sowie der Eihüllen der Reptilien und Vögel	117
1. Die Bildung des Rumpfes durch Einfaltung der Keimblätter zu Röhren	120
2. Die Verwendung des ausserembryonalen Bezirkes der Keimblätter zum Dottersack der Fische und zu den Eihüllen der Reptilien und Vögel	123
Repetitorium . . . . .	129
Achstes Kapitel.	
Die Eihüllen der Säugethiere und des Menschen . . . . .	131
1. Die Säugethiere . . . . .	131
2. Die menschlichen Eihüllen . . . . .	141
Repetitorium . . . . .	161
Zweiter Haupttheil.	
Neuntes Kapitel.	
Die Organe des inneren Keimblattes . . . . .	166
Das Darmrohr mit seinen Anhangsorganen . . . . .	166
1. Die Bildung der Oeffnungen des Darmcanals. — After, Mund, Schlundspalteu . . . . .	166
2. Sonderung des Darmrohrs in einzelne Abschnitte und Bildung der Gekröse (Mesenterieu) . . . . .	175
3. Entwicklung der einzelnen Organe des Eingeweiderohrs . . . . .	182
a) Zähne, Zunge, Tonsille und Speicheldrüsen . . . . .	182
b) Thymus, Schilddrüse, Kehlkopf und Lunge . . . . .	190
c) Leber, Pancreas, etc. . . . .	194
Repetitorium . . . . .	201
Zehntes Kapitel.	
Die Organe des mittleren Keimblattes . . . . .	206
Musculatur, Harn- und Geschlechtsorgane . . . . .	206
1. Die Entwicklung der willkürlichen Musculatur . . . . .	206
2. Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane, der Nebennieren	214
Repetitorium . . . . .	250
Elftes Kapitel.	
Die Organe des äusseren Keimblattes . . . . .	255
1. Die Entwicklung des Nervensystems . . . . .	255
2. Die Entwicklung der Sinnesorgane . . . . .	281
a) Die Entwicklung des Auges . . . . .	282
b) Die Entwicklung des Gehörorgans . . . . .	294
c) Die Entwicklung des Geruchsorgans . . . . .	307
3. Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane . . . . .	312
Repetitorium . . . . .	319
Zwölftes Kapitel.	
Die Organe des Zwischenblattes oder Mesenchyms . . . . .	324
1. Die Entwicklung des Blutgefässsystems . . . . .	326
a) Die Entwicklung des Herzens, des Herzbeutels und Zwerchfells	327
b) Dotterkreislauf, Allantois- und Placentar-Kreislauf . . . . .	341
c) Die Umwandlungen im Bereich des Arteriensystems . . . . .	344
d) Die Umwandlung im Bereich des Venensystems. — Milz . . . . .	348
2. Die Entwicklung des Skelets . . . . .	356
a) Das Achsenskelet . . . . .	356
Wirbelsäule, Rippen, Brustbein . . . . .	356
Das Kopfskelet . . . . .	362
b) Die Entwicklung des Extremitätenskelets . . . . .	384
Repetitorium . . . . .	393

# ERSTER HAUPTTHEIL.

## Die Anfangsprozesse der Entwicklung und die embryonalen Eihüllen.

---

### ERSTES KAPITEL.

#### Die Natur von Ei- und Samenzelle.

Im 17. und 18. Jahrhundert herrschten noch die unklarsten Vorstellungen über das Wesen des thierischen Entwicklungsprocesses. Von den religiösen Dogmen ihrer Zeit unwillkürlich beeinflusst, waren die bedeutendsten Anatomen und Physiologen mit wenigen Ausnahmen der Ansicht, dass der Keim oder der erste Jugendzustand eines Organismus nichts anderes als ein ausserordentlich verkleinertes Miniaturbild vom späteren ausgebildeten Zustand darstelle. Im Ei sollten schon am Anfang seiner Entwicklung alle Organe wie im erwachsenen Geschöpf in derselben Zahl, Lage und Verbindung, nur in einem ausserordentlich viel kleineren Zustand vorhanden sein. Da es nun aber mit den Vergrößerungsgläsern, welche schon damals als Instrumente der Forschung in Gebrauch gekommen waren, nicht möglich war, die zahlreichen vorausgesetzten Organe im Ei am Anfang seiner Entwicklung zu sehen und nachzuweisen, nahm man zu der Hypothese seine Zuflucht, dass die einzelnen Theile, wie Nervensystem, Knochen, Drüsen etc., in den ersten Stadien der Entwicklung nicht nur ausserordentlich klein, sondern dabei auch vollkommen durchsichtig seien. Demnach würde der Entwicklungsprocess nichts anderes sein, als ein Auswachsen des schon vorhandenen Miniaturgeschöpfes zu seinem unendlich vergrößerten Ebenbilde, etwa in ähnlicher Weise, wie das neugeborene Kind, bei dem ja schon alle Organe vorhanden sind, durch ihre Vergrößerung heranwächst. Dabei sollten die grösser werdenden Theile auch allmählich ihre Durchsichtigkeit verlieren.

Um sich den Vorgang verständlicher zu machen, wies man als erläuterndes Beispiel auf die Entstehung einer Pflanzenblüthe aus ihrer Knospe hin. Wie in einer kleinen Knospe von den grünen, noch fest zusammengeschlossenen Hüllblättern doch bereits alle Blüthentheile



wie die Staubfäden und die gefärbten Kelchblätter eingehüllt werden, wie diese Theile im Verborgenen wachsen und sich dann plötzlich zur Blüthe entfalten, so sollten, meinte man, auch in der Thierentwicklung die bereits vorhandenen, aber unendlich kleinen und durchsichtigen Organe wachsen, sich allmählich enthüllen und unserem Auge erkennbar werden. Auch die Entstehung eines Schmetterlings aus der Puppe pflegte man zum Beweis heranzuziehen.

In der Geschichte der Wissenschaften wurde die eben skizzirte Auffassung vom Wesen des Entwicklungsprocesses als die Theorie der Evolution oder der Entfaltung bezeichnet. In den letzten Decennien ist hierfür der Name „Präformationstheorie“ mehr in Aufnahme gekommen. Denn im Gegensatz zu dem, was wir jetzt vom Entwicklungsprocess kennen gelernt haben, ist ja das Eigenthümliche der alten Lehre die Annahme, dass im Keim schon alle späteren Organe und Bestandtheile von Anfang an in ihrem späteren Zustand vorgebildet oder präformirt sind. Das Neuentstehen oder Werden ursprünglich nicht vorhandener Organe, was wir jetzt mit dem Begriff der Entwicklung eines Organismus als etwas Selbstverständliches verbinden, wurde von den Anhängern der Präformationstheorie geleugnet. „Es giebt kein Werden“ heisst es in den Elementen der Physiologie von HALLER. „Kein Theil im Thierkörper ist vor dem anderen gemacht worden, und alle sind zugleich erschaffen.“ Die alten Naturforscher wollten bei ihrer Auffassung der Entwicklungslehre gerade das nicht anerkennen, was uns bei diesem Studium am meisten anzieht und interessirt, das Entstehen einer complicirteren Organisation aus einer einfacheren, die Umwandlungen oder Metamorphosen, denen die Organe, indem sie sich compliciren, nach bestimmten, feststehenden Entwicklungsgesetzen unterliegen.

Das Dogmatische und Irrige in der Präformationstheorie zuerst scharf angegriffen und den Grund für den grossartigen Aufschwung, welchen die Entwicklungslehre in unserem Jahrhundert genommen hat, gelegt zu haben, ist das unsterbliche Verdienst von CASPAR FRIEDRICH WOLFF. Noch ein jugendlicher Forscher, stellte er in seiner Doctor-dissertation 1759 der Theorie der Präformation die Theorie der Epigenesis entgegen, welche, eine Zeit lang von den ersten Autoritäten heftig beföhlet, sich in unserem Jahrhundert die allgemeine Anerkennung durch die Wucht der Thatsachen errungen hat. Nach der Theorie der Epigenesis ist der Keim eine einfache, noch nicht aus Organen zusammengesetzte Substanz, welche sich erst im Laufe des Entwicklungsprocesses vermöge ihr eigenthümlicher Kräfte (Nisus formativus) nach und nach organisirt und vom Einfacheren zum Complicirteren umwandelt.

Ihre Hauptstütze hat die Theorie der Epigenesis in unserem Jahrhundert durch die Zellenlehre erhalten, welche, ebenso wie für die Anatomie und Physiologie, auch für die Entwicklungslehre ein festes Fundament der Forschung geliefert hat. Durch sie wissen wir, dass, wie die höheren Organismen Vereinigungen zahlreicher Zellen, ebenso auch die Keime neuer Organismen nichts anderes als Zellen sind, welche sich zu gewissen Zeiten aus dem Verbande mit den übrigen loslösen, selbständig werden und unter geeigneten Bedingungen wieder zum Ausgangspunkt für einen neuen vielzelligen Organismus ihrer Art werden. Daher können Ei und Samenfaden selbstverständlicher Weise nicht den Ban des Organismus haben, von welchem sie sich als

selbständig werdende Elementartheile ablösen, weil dieser ja aus vielen Zellen zusammengesetzt ist, die in dieser und jener Weise differenziert und zu besonderen Organen verknüpft sind.

Mit der Zellennatur von Ei und Samenfaden und mit ihren besonderen Eigenschaften haben wir uns daher zunächst bekannt zu machen.

### 1. Die Eizelle.

Das noch nicht in die Entwicklung eingetretene Ei (Fig. 1) ist die weitaus grösste Zelle des thierischen Körpers, welche bei manchen Thierarten ganz gewaltige Dimensionen erreicht und die anderen Zellen des Körpers um das Millionenfache an Gewicht und Umfang übertrifft. Aber auch in letzterem Falle sind an ihm im Wesentlichen nur dieselben Bestandtheile wie an einer gewöhnlichen anderen Zelle zu unterscheiden: der Zelleninhalt, der Zellkern oder Nucleus und die Zellenmembran. Diese Bestandtheile hat man zu einer Zeit, wo man die Zellennatur des Eies noch nicht erkannt hatte, mit besonderen, auch jetzt gebräuchlichen Namen belegt. Den Zelleninhalt bezeichnete man als Eidotter oder Vitellus, den Kern als das Keimbläschen (*Vesicula germinativa*, PURKINJE), die in ihm eingeschlossenen Kernkörperchen oder Nucleolen als Keimflecke (*Maculae germinativae*, WAGNER), die Zellenmembran endlich als Dotterhaut oder *Membrana vitellina*.

Der Dotter oder Vitellus lässt, gleich wie der Inhalt vieler Zellen, wieder zwei verschiedene Substanzen unterscheiden, 1) das eigentliche Protoplasma, jene eigenthümliche, aus Proteinkörpern aufgebaute Substanz, in welcher sich die Lebensprocesse in erster Reihe abspielen, und 2) das Deutoplasma (VAN BENEDEN) oder Paraplasma (KUPFFER). Mit diesem Namen werden chemische Stoffe zusammengefasst, welche vom Protoplasma meist deutlich optisch unterschieden und in Form kleinerer oder grösserer Körner, Schollen, Plättchen, Kugeln, Krystalle etc in die protoplasmatische Grundsubstanz eingelagert sind (Fig. 2 u. 3). Sie können aus Fetten, aus Albuminaten oder aus Gemischen von beiden bestehen und stellen in physiologischer Hinsicht Reservestoffe dar, welche als Nährmaterial beim Entwicklungsprocess allmählich aufgebraucht werden.

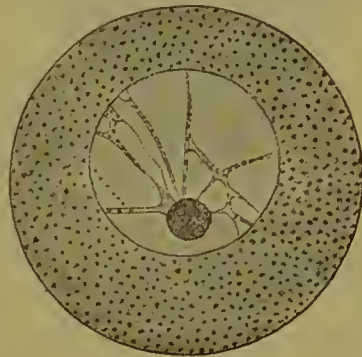


Fig. 1. Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms (etwa 300 mal vergrössert). Das grosse Keimbläschen zeigt in einem Netzwerk von Fäden, dem Kernnetz, einen Keimfleck oder Nucleolus.

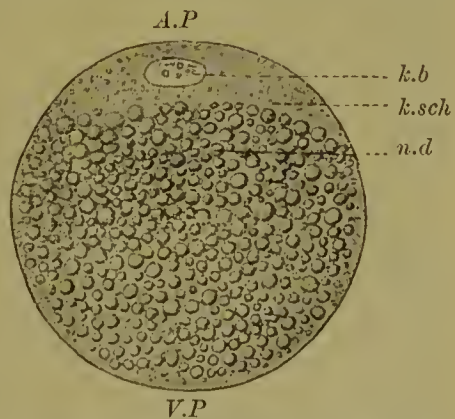


Fig. 2. Schema eines Eies mit vollständigem Nahrungsdotter. Der Bildungsdotter bildet an animalen Pole *A.P* eine Keimscheibe *k.sch*, in welcher das Keimbläschen *k.b* eingeschlossen ist. Der Nahrungsdotter *n.d* füllt den übrigen Eiraum nach dem vegetativen Pol (*V.P*) zu aus.



Wenn die einzelnen Deutoplasmakörner eine beträchtlichere Grösse erreichen und sehr reichlich in das Ei abgelagert sind, so kann sehr häufig das Protoplasma durch sie ganz verdeckt werden. Es füllt dann die kleinen Lücken zwischen den dicht zusammengedrängten Dotterkugeln, Dotterplättchen, Fetttropfen etc. wie der Mörtel zwischen den Steinen eines Mauerwerks aus und erscheint auf dem Durchschnitt nur als ein zartes Netzwerk, in dessen kleineren und grösseren Maschen die Einschlüsse liegen. Nur an der Oberfläche des Eies ist stets das Protoplasma als eine mehr oder weniger dicke, zusammenhängende Rindenschicht vorhanden.



Fig. 3. Schema eines Eies mit mittelständigem Nahrungsdotter. Das Keimbläschen *k.b* nimmt die Mitte des Nahrungsdotters (*n.d*) ein, welcher von einem Mantel von Bildungsdotter (*b.d*) eingehüllt wird.

Das Deutoplasma ist es besonders, welches durch seine massenhafte Ablagerung die oben erwähnte, zuweilen so riesige Grösse der Eizelle hervorruft und ihr im Unterschied zu allen übrigen Zellen des Körpers ein charakteristisches Gepräge verleiht. Denn die

Eizelle, welche bei ihrer Entstehung im Eierstock klein und von anderen Zellen kaum zu unterscheiden ist, bereitet sich gewissermaassen auf ihre zukünftige Aufgabe frühzeitig dadurch vor, dass sie aus dem Blutkreislauf nährnde Substanzen über ihren augenblicklichen Bedarf an sich zieht und als Reservestoffe in ihrem Protoplasma aufspeichert, was in den einzelnen Thierclassen in sehr ungleichem Maasse, bei Vögeln und Reptilien z. B. viel mehr als bei den Säugthieren geschieht. Wenn dann später nach der Befruchtung die Eizelle ihre Entwicklung beginnt, werden die in fester Form abgelagerten Reservestoffe allmählich bei den im Protoplasma vor sich gehenden Stoffwechselprocessen in lösliche Modificationen übergeführt und zur Ernährung und zum Wachsthum der activen Zellenbestandtheile, des Protoplasma und des Kerns verwandt. So kann der sich entwickelnde Embryo zu einer Zeit, wo er noch nicht von aussen feste Substanzen als Nahrung aufnehmen kann, sich von den als mütterliche Mitgift im Dotter aufgespeicherten Reservestoffen ernähren und sie für seinen Stoff- und Kraftwechsel verwerthen.

Das Keimbläschen (Fig. 1—3 *k.b*) zeigt gewöhnlich eine dem Umfang des Eies entsprechende Grösse, ist daher das grösste Kerngebilde des thierischen Körpers und kann zuweilen, so in den Eiern der Fische, Amphibien und Reptilien solche Dimensionen erreichen, dass es schon mit unbewaffnetem Auge erkannt und beim Zerzupfen des Eies mit Nadeln für sich isolirt werden kann. Man unterscheidet an ihm 1) eine flüssige Grundsubstanz als Kernsaft, 2) die Kernmembran, durch welche die mit Saft erfüllte Höhle gegen den Dotter abgegrenzt wird, 3) ein den Kernsaft durchsetzendes Netzwerk von feinen Fäden, die aus einer dem Protoplasma ähnlichen Substanz, dem Linin, bestehen, 4) das Chromatin, eine der wichtigsten und charakteristischsten Substanzen des Kerns, welche sich durch ihre Eigenschaft, gewisse Farbstoffe wie Carmin, Hämatoxylin, basische Anilinfarben, an sich zu ziehen, auszeichnet und in Form feiner Körnchen und Fäden

meist auf dem Lininnetz abgelagert ist, 5) die Nucleoli oder Keimflecke, grössere kuglige oder lappige Körper einer Proteinsubstanz, welche sich ähnlich wie das Chromatin mit Farbstoffen verbindet. Ihre Anzahl ist je nach der Grösse des Keimbläschens und je nach der Thierart eine sehr verschiedene. Während kleinere Keimbläschen kleiner Eier, z. B. der Säugethiere, gewöhnlich nur einen einzigen Keimfleck besitzen, kann ihre Anzahl sich in anderen Fällen auf 100 und mehr belaufen (Fig. 4 *kf*), z. B. in den sehr grossen Keimbläschen der Fische, Amphibien und Reptilien.

Bei vielen Thieren wird das Ei nur von einer feinen Hülle, der oben erwähnten Dotterhaut (Membrana vitellina) umgeben, welche einer Zellenmembran entspricht und vom Protoplasma des Eies zum Schutz nach aussen abgeschieden wird. In anderen Fällen gesellen sich jedoch zur Membrana vitellina noch andere Hüllen, zuweilen in grösserer Anzahl, hinzu. Sie werden am zweckmässigsten nach ihrer Entstehungsweise in zwei Gruppen eingetheilt, 1) in die primären Hüllen, welche von der Eizelle selbst oder den sie umgebenden Follikelzellen gebildet werden, und 2) in die secundären Hüllen, welche häufig noch um das Ei, nachdem es aus dem Eierstock ausgetreten ist, von der Wandung der Ausführwege des Geschlechtsapparates ausgeschieden werden.

Im Thierreich bieten die Eier der zahllosen Thierarten bald geringere, bald sehr auffällige Unterschiede von einander dar, so dass ein guter Kenner von einer ihm vorgelegten Eiart im Stande sein würde, anzugeben, welcher Species sie angehört. Ausserordentlich verschieden ist in den einzelnen Classen und Ordnungen ihre Grösse. Während die Eier bei den Säugethiere mit unbewaffnetem Auge kaum noch als kleine Pünktchen wahrgenommen werden können, erreichen sie bei den Vögeln im Vergleich hierzu ganz gewaltige Dimensionen, wie im Eidotter des Huhnes oder gar eines Straussen. Auch ihre Form zeigt Verschiedenheiten; am häufigsten ist sie vollkommen kuglig (Fig. 1 u. 5), zuweilen aber auch oval oder cylindrisch. — Viele Verschiedenheiten können ferner die Hüllen darbieten in ihrer Zahl, in chemischer Beschaffenheit, in Consistenz und Färbung; dergleichen die Keimbläschen nach ihrer Grösse und Lage im Dotter und nach der charakteristischen Anordnung ihrer oben unterschiedenen Bestandtheile. Besonders wichtig aber sind für den Embryologen die Verschiedenheiten, welche in den einzelnen Thierclassen der Dotter darbietet nach der Menge, der Beschaffenheit und der Vertheilung der in ihm abgelagerten Reservestoffe. Denn wie sich später zeigen wird, üben sie einen tiefgreifenden Einfluss auf den Verlauf der an die Befruchtung sich anschliessenden Entwicklungsprocesse aus und bedingen nach den einzelnen Thierclassen verschiedene Arten des Furchungsprocesses, der Keimblätterbildung und der Gestaltung der Embryonal-

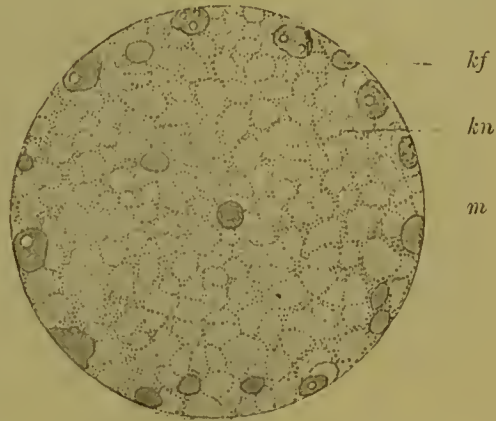


Fig. 4. Keimbläschen eines noch unreifen, kleinen Froscheies. Es zeigt in einem dichten Kernnetz (*kn*) sehr zahlreiche, meist wandständige Keimflecke (*kf*). *m* Kernmembran.



hüllen. Daher sei die folgende Auseinandersetzung gleich von vorn herein der Beachtung und dem sorgsamem Studium des Lesers ganz besonders empfohlen.

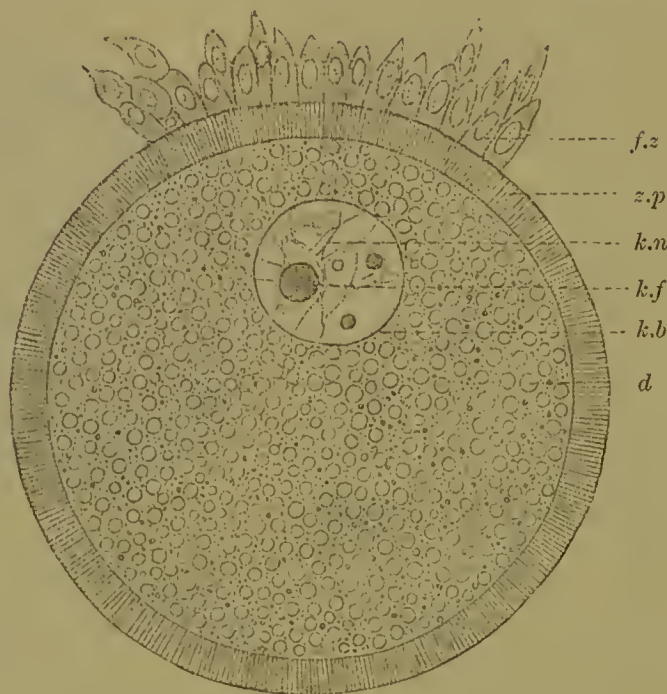


Fig. 5. Ei aus einem 2 mm dicken Follikel des Kaninchens, nach WALDEYER. Dasselbe ist von der Zona pellucida (*z.p.*) umgeben, welcher an einer Stelle Follikelzellen (*f.z.*) aufsitzen. Der Dotter enthält Körner von Deutoplasma (*d*). In das Keimbläschen (*k.b.*) ist das Kernnetz (*k.n.*) besonders eingezeichnet, welches einen grossen Keimfleck (*k.f.*) einschliesst.

Je nach der Art und Weise, wie Protoplasma und Deutoplasma (Reservestoffe) im Eiraum vertheilt sind, ergeben sich drei sehr wichtige Modificationen, auf Grund deren sich die Eier in drei Gruppen eintheilen und als alecithale, telolecithale und centrolecithale unterscheiden lassen.

#### a) Alecithale oder dotterarme Eier (Fig. 5).

Die Eier dieser Gruppe enthalten nur wenige Reservestoffe, die mehr oder minder gleichmässig im Eiraum vertheilt sind; in Folge dessen sind sie auch entsprechend klein und zuweilen mit unbewaffnetem Auge überhaupt nicht mehr wahrzunehmen. Unter den Wirbelthieren kommen ausser beim Amphioxus nur bei den Säugthieren und dem Menschen derartige dotterarme Eier vor, deren Durchmesser hier im Durchschnitt nur 0,2 mm, beim Menschen sogar nur 0,17 mm beträgt. In Folge ihrer Kleinheit sind sie verhältnissmässig spät, erst im Jahre 1827, durch CARL ERNST V. BAER entdeckt worden, nachdem man vorher in einem übrigens leicht begreiflichen Irrthum die viel grösseren GRAAF'schen Bläschen des Eierstocks, in welchen die viel kleineren wahren Eier erst eingeschlossen sind, für die letzteren selbst gehalten hatte. (Man vergleiche das spätere Kapitel über die Entwicklung des Eierstocks.) Das kleine Keimbläschen

(Fig. 5 *k.b*) besitzt einen einzigen grossen Keimfleck (*k.f*). Um den Dotter, der bei manchen Säugethieren trotz der Kleinheit des Eies in Folge stark glänzender, fetthaltiger Reservestoffe sehr trübe, bei anderen dagegen, wie beim Menschen, ganz durchsichtig ist, liegt eine ziemlich dicke Hülle, die Zona pellucida (*z.p*) herum; da sie noch innerhalb des Eierstocks von den Follikelzellen (*f.z*) des GRAAF'schen Bläschens ausgeschieden wird, muss sie zu den oben unterschiedenen primären Eihüllen gerechnet werden. Bei starker Vergrösserung erscheint sie fein radiär gestreift; sie wird nämlich von zahlreichen Porenkanälchen durchsetzt, in welche, solange das Ei im GRAAF'schen Bläschen verweilt, feinste Fortsätze der Follikelzellen, wahrscheinlich zum Zweck der Ernährung und des Wachstums des Dotters, eindringen und mit dem Eiplasma verschmelzen. Daher bleiben auch nach der Entleerung des Eies aus dem geplatzten GRAAF'schen Bläschen an der Oberfläche seiner Zona pellucida noch längere Zeit 2—3 Lagen von Follikelzellen (Fig. 5 *f.z*) haften und werden, da sie mit ihren Längsdurchmessern in radiärer Richtung um das Ei herum angeordnet sind, als seine Corona radiata bezeichnet.

#### b) Telolecithale oder dotterreiche, polar differenzirte Eier.

In der zweiten Gruppe haben wir es mit grösseren, zuweilen sogar mit gewaltig grossen Eiern zu thun, deren Umfang durch massenhafte Aufspeicherung von Reservestoffen hervorgerufen ist. Dabei ist ihre Ablagerung im Eiraum eine ungleichmässige der Art, dass in der einen Hälfte der Eikugel sich mehr Deutoplasma, in der anderen dagegen mehr Protoplasma vorfindet. Da nun dieses im Allgemeinen wasserreicher ist und ein geringeres specifisches Gewicht besitzt als die in ihm eingelagerten, aus festerer Substanz bestehenden Reservestoffe, suchen derartig organisirte Eier stets eine ganz bestimmte Ruhelage im Raume einzunehmen. Die schwerere Kugelhälfte, welche man gewöhnlich wegen ihres grösseren Gehaltes an Dottereinschlüssen die vegetative nennt, wird nach abwärts, die leichtere Hälfte, welche auch die animale heisst, nach oben gekehrt. Eine Linie, welche die Mittelpunkte der vegetativen und der animalen Kugelhälften verbindet und sich immer lothrecht einstellt, wird als Eiaxe, ihre beiden Endpunkte werden als animaler und vegetativer Pol des Eies von einander unterschieden. Der Schwerpunkt eines solchen Eies liegt nicht mehr central, sondern ist nach dem vegetativen Pol zu verschoben. Daher ist die Bezeichnung polar differenzirte oder telolecithale Eier, d. h. Eier, bei denen die Dottereinschlüsse nach den beiden Polen zu in ungleicher Weise vertheilt sind, ganz passend gewählt.

Es ist zweckmässig, unter ihnen noch einmal eine Eintheilung in zwei Untergruppen vorzunehmen, je nachdem der Unterschied zwischen animalen und vegetativen Eipol weniger oder schärfer ausgeprägt ist.

Zu der ersten Abtheilung gehören die Eier der Amphibien, der Cyclostomen, der Ganoiden. Das Froschei z. B. lässt die polare Differenzirung seines Inhaltes nur daran erkennen, dass in der vegetativen Hälfte die fettglänzenden Dotterplättchen grösser und sehr dicht zusammengedrückt sind, während sie nach dem animalen Pol zu kleiner werden, weiter auseinanderliegen und daher von reichlicherem Protoplasma eingehüllt sind. In Folge dessen bieten auch beide Hälften



in ihrem specifischen Gewicht geringe Unterschiede dar, was sich geltend macht, wenn die Froscheier in das Wasser gebracht werden. Denn dann kehrt sich regelmässig — besonders rasch einige Zeit nach der Befruchtung — die animale Hälfte, als die leichtere, nach oben. Uebrigens sind animale und vegetative Hälfte beim Froschei auch schon durch ein äusserliches Merkmal leicht von einander zu unterscheiden, da die erstere durch Pigmentkörnchen, die in der oberflächlichsten Protoplasmarinde reichlich abgelagert sind, braun bis tiefschwarz gefärbt ist, während die letztere in Folge fehlender (*Rana esculenta*) oder schwächer ausgeprägter Pigmentirung (*Rana fusca*) hellgelb oder grau aussieht. Ausser der bereits im Follikel gebildeten, ziemlich breiten *Zona radiata* erhält das Froschei während seiner Wanderung durch den Eileiter noch eine secundäre Hülle, eine dicke, von Drüsenzellen des Eileiters ausgeschiedene, klebrige, im Wasser ausserordentlich quellende Gallertschicht.

Die Eier der Amphibien etc. bilden gewissermaassen einen Uebergang von den dotterarmen (alecithalen) Eiern mit gleichmässig vertheilten Reservestoffen zu der zweiten Unterabtheilung unserer zweiten Gruppe, zu den Eiern der Selachier und Teleostier, der Reptilien und Vögel. Die polare Differenzirung (Fig. 2) ist hier dadurch noch eine schärfere geworden, dass die Umgebung des animalen Poles überhaupt keine gröberen Dotterkörner als Einschlüsse mehr enthält und somit fast nur aus reinem Protoplasma besteht, in welches auch das Keimbläschen (*k.b*) zu liegen kommt. Nach dem Vorgang von REICHERT hat man den protoplasmatischen, meist sehr kleinen Bezirk des Eies (*k.sch*) als den Bildungsdotter (*Vitellus formativus*) und den übrigen, ausserordentlich viel voluminöseren Theil als den Nahrungsdotter (*Vitellus nutritivus*, *n.d*) bezeichnet. Die Namengebung ist eine recht zutreffende, wie namentlich der weitere Verlauf der Entwicklung lehren wird. Es bleiben nämlich, wie hier im voraus gleich angedeutet werden mag, die Veränderungen, welche wir später als Furchungsprocess kennen lernen werden, nur auf den Bildungsdotter beschränkt; er allein wird in Zellen zerlegt und liefert das Material zum Aufbau des Embryo, während der Nahrungsdotter an diesen Entwicklungsprocessen selbst nicht Theil nimmt, sondern nur allmählich verflüssigt und zur Ernährung des Embryo aufgebraucht wird.

Der vom Bildungsdotter erfüllte Bezirk heisst wegen seiner Form gewöhnlich auch die Keimscheibe (Fig. 2 *k.sch* u. Fig. 6). Sie ist wegen ihres geringeren specifischen Gewichts in jeder Lage des Eies stets nach oben gekehrt; sie breitet sich auf dem Nahrungsdotter gleichsam wie ein Oeltropfen auf dem Wasser aus.

Als Beispiel eines polar differenzirten Eies mit Keimscheibe sei auf das Hühnerei, welches von jeher zu embryologischen Untersuchungen mit Vorliebe benutzt worden ist, noch etwas genauer eingegangen.

Man muss die Eizelle des Huhnes oder irgend eines anderen Vogels, um ein richtiges Bild von ihrer Beschaffenheit zu gewinnen, noch im Eierstock aufsuchen in dem Augenblicke, wo sie ihr Wachstum vollendet hat und im Begriff steht, sich aus dem Follikel abzulösen. Man lernt dann, dass sich in dem traubenförmigen Eierstock nur der kuglige Eidotter, das sogenannte Gelbei, entwickelt, welches für sich eine ausserordentlich grosse Zelle darstellt (Fig. 6).



Das „Gelbei“ wird von einem dünnen, aber ziemlich festen Häutchen, der Dotterhaut (*d.h*), eingeschlossen, deren Verletzung ein Ausfließen des weichen, breiigen Inhalts zur Folge hat. An letzterem wird man bei genauerer Untersuchung einen kleinen, weisslichen Fleck, die Keimscheibe (*k.sch*) (*Discus proligerus*, auch Hahmentritt oder Narbe, *Cicatricula*, genannt), entdecken. Die Keimscheibe ist an der Eikugel stets nach oben gekehrt, da sie aus der leichteren Substanz, aus Bildungsdotter besteht, einem feinkörnigen Protoplasma mit kleinen Dotterkugelchen, an welchem sich der Furchungsprocess allein vollzieht. Sie liegt also immer am animalen Pol unmittelbar unter der Dotterhaut und hat etwa einen Durchmesser von 3 bis 4 mm. In der abgeplatteten Keimscheibe findet sich auch das Keimbläschen (Fig 6 *k.b* und Fig. 7 *x*), welches gleichfalls etwas abgeplattet und linsenförmig ist.

Die übrige Hauptmasse der Eizelle ist der Nahrungsdotter; er setzt sich aus zahllosen Dotterkugelchen zusammen, die durch geringe Spuren von Protoplasma, wie durch einen Kitt, verbunden werden. Ueber seine feinere Structur erhält man Aufschluss durch dünne Durchschnitte, welche senkrecht zur Keimscheibe durch die gehärtete Dotterkugel anzufertigen sind. Man kann dann nach Verschiedenheiten der Färbung und der elementaren Zusammensetzung den weissen und den gelben Nahrungsdotter unterscheiden (Fig. 6). Der weisse Dotter (*w.d*) ist nur in spärlicher Menge

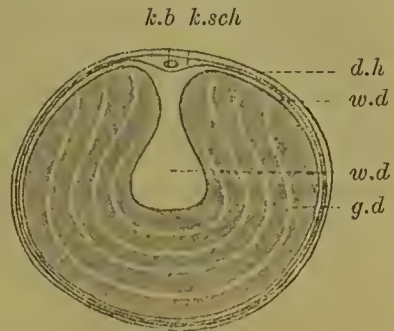


Fig. 6. Eizelle (Eidotter) des Huhns aus dem Eierstock. *k.sch* Keimscheibe, *k.b* Keimbläschen, *w.d* weisser Dotter, *g.d* gelber Dotter, *d.h* Dotterhaut.

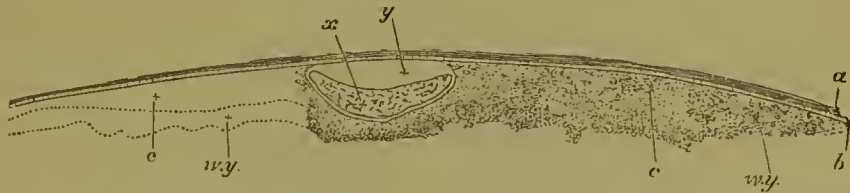


Fig. 7. Durchschnitt der Keimscheibe eines noch in der Kapsel eingeschlossenen reifen Eierstockseies. nach BALFOUR. *a* Bindegewebskapsel des Eies; *b* Epithel der Kapsel, an dessen Innenseite auf dem Ei die Dotterhaut liegt; *c* körnige Substanz der Keimscheibe; *w.y* weisser Dotter, der unmerklich in die feinkörnige Substanz der Keimscheibe übergeht; *x* das von einer deutlichen Membran umgebene, aber geschrumpfte Keimbläschen; *y* ursprünglich vom Keimbläschen eingenommener, durch seine Schrumpfung leer gewordener Raum.

in der Eizelle vorhanden und stellt einen dünnen Ueberzug auf der ganzen Oberfläche, die weisse Dotterrinde, her; zweitens sammelt er sich unter der Keimscheibe, für welche er gleichsam ein Bett oder Polster bildet (PANDER'scher Kern), in etwas grösserer Menge an und dringt drittens von hier aus in Form eines Zapfens in den gelben Dotter bis zum Centrum der Kugel vor, wo er kolbenartig anschwillt (Latebra, PURKINJE). Beim Kochen des Eies gerinnt er weniger und bleibt weicher als der gelbe Dotter. Dieser lässt in geronnenem Zustand auf dem Durchschnitt eine Schichtung erkennen, indem er

sich aus kleineren und grösseren Kugelschalen zusammensetzt, die um die Latebra herumgelegt sind. Auch in der Beschaffenheit ihrer elementaren Theilchen sind beide Dotterarten von einander verschieden. Der gelbe Dotter besteht aus weichen, dehnbaren Kügelchen (Fig 8 A) von 25 bis 100  $\mu$  Grösse, die durch zahlreiche, feinste Körnchen ein punkirtes Aussehen erhalten. Die Elemente des weissen Dotters sind meist kleiner (Fig. 8 B), ebenfalls kuglig, schliessen aber ein oder mehrere grössere, stark lichtbrechende Körner ein. An der Grenze zwischen beiden Dotterarten kommen Kügelchen vor, die einen Uebergang vermitteln.

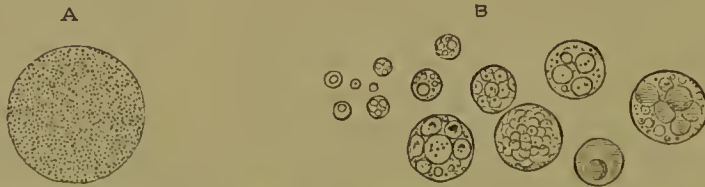


Fig. 8. Dotterelemente aus dem Ei des Huhns, nach BALFOUR. A Gelber Dotter. B Weisser Dotter.

Von dem so beschaffenen Eierstocksei unterscheidet sich das nach aussen abgelegte Hühnerei (Fig. 9) in seinem Aussehen. Dies rührt daher, dass um den Eidotter, wenn er sich aus dem Ovarium ablöst und von dem Ausführweg des weiblichen Geschlechtsapparates oder dem Eileiter aufgenommen wird, von den Wandungen des letzteren mehrere secundäre Umhüllungen, das Eiweiss oder Albumen, die Schalenhaut und die Kalkschale, abgelagert werden. Jeder

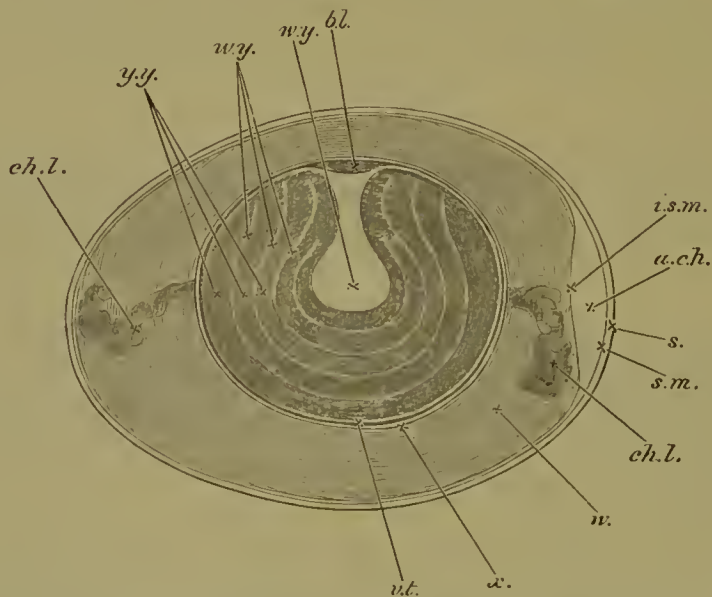


Fig. 9. Schematischer Längsschnitt eines unbebrüteten Hühnereies. (Nach ALLEN THOMSON, etwas verändert.) *b.l.* Keimscheibe, *w.y.* weisser Dotter; derselbe besteht aus einer centralen, flaschenförmigen Masse und einer Anzahl concentrisch den gelben Dotter *y.y.* umgebender Schichten; *v.t.* Dotterhaut; *x.* etwas flüssige Eiweisschicht, welche den Dotter unmittelbar umgiebt; *w.* Eiweiss, aus abwechselnd dichteren und flüssigeren Lagen zusammengesetzt; *ch.l.* Chalazen (Hagelschmüre); *a.ch.* Luftkammer am stumpfen Ende des Eies; sie ist einfach ein Zwischenraum zwischen den beiden Schichten der Schalenhaut; *i.s.m.* innere, *s.m.* äussere Schicht der Schalenhaut; *s.* Schale.

der 3 Theile wird in einem besonderen Abschnitt des Eileiters der Henne gebildet. Der Eileiter zerfällt nämlich in 4 Abschnitte: 1) in einen engen, flimmernden Anfangstheil, in welchen die aus dem Eierstock ausgetretene Eizelle aufgenommen wird, um von den daselbst angesammelten Samenfäden befruchtet zu werden; 2) in einen mit Längsfalten bedeckten, drüsigen Abschnitt, von welchem das Eiweiss secernirt und in dicker Schicht um den Dotter ausgebreitet wird; 3) in einen etwas ausgeweiteten, mit kleinen Zotten bedeckten Theil, dessen Zellen Kalksalze ausscheiden und so die Bildung der Kalkschale veranlassen, 4) in einen engeren und kurzen Abschnitt, durch welchen das Ei bei der Ablage, ohne weiter verändert zu werden, rasch hindurchtritt.

Die vom Eileiter nach einander gelieferten Umhüllungen haben folgende Beschaffenheit:

Das Eiweiss oder Albumen (*w.*) stellt ein Gemisch mehrerer Stoffe dar; es enthält nach chemischen Analysen 12 % Eiweissstoffe, 1,5 % Fett und andere Extractivstoffe, 0,5 % Salze (Chlorkalium, Chlornatrium, Sulphate und Phosphate), 86 % Wasser. Es umgibt in mehreren Schichten von wechselnder Consistenz den Dotter. Eine ihm ziemlich dicht auflagernde Schicht ist fester und noch deswegen besonders bemerkenswerth, weil sie sich in zwei eigenthümliche und aus sehr dichter Eiweisssubstanz bestehende, spiralig aufgerollte Stränge (*ch.l.*), die Hagelschnüre oder Chalazen, fortsetzt, welche sich durch das Albumen hindurch zu dem stumpfen und zu dem spitzen Pole des Eies begeben.

Das Eiweiss wird nach aussen von der dünnen, aber festen, aus verfilzten Fasern zusammengesetzten Schalenhaut (*s.m.*) (*Membrana testae*) eingeschlossen. Diese ist in zwei Lamellen zerlegbar, in eine äussere, dickere und festere und in eine dünnere, glatte, innere Lamelle. Beide weichen am stumpfen Pole des Eies bald nach seiner Ablage auseinander und schliessen zwischen sich einen mit Luft gefüllten Hohlraum ein (*a.ch.*), die Luftkammer, welche sich während der Bebrütung immer mehr vergrössert und für die Athmung des sich entwickelnden Hühnchens von Bedeutung ist.

Die Schale endlich oder Testa (*s.*) legt sich an die Schalenhaut dicht an und besteht aus 2 % einer organischen Grundlage, in welche 98 % Kalksalze abgelagert sind. Sie ist porös, von kleinen Kanälchen durchsetzt, durch welche die atmosphärische Luft in das Innere des Eies eindringen kann. Die Porosität der Kalkschale ist für die normale Entwicklung des Eies ein unbedingtes Erforderniss, da nur bei immer erneuter Sauerstoffzufuhr die Lebensprocesse im Protoplasma sich abspielen können. Man wird in kurzer Zeit den Tod des bebrüteten Eies hervorrufen, wenn man die Porosität der Kalkschale dadurch vernichtet, dass man sie mit Oel durchtränkt oder mit Firniss die Poren verschliesst.

### c) Centrolecithale oder dotterreiche, central differenzirte Eier (Fig. 3).

Beispiele für die dritte Gruppe kommen im Stamme der Wirbelthiere nirgends vor, lassen sich aber in vielen Classen der Arthropoden, so bei den Insecten, in reicher Auswahl finden. Auch hier ist eine schärfere Sonderung in einen Bildungsdotter (Fig. 3 *b.d.*) (*Vitellus*



formativus) und einen Nahrungsdotter (*n.d.*) (*V. nutritivus*) eingetreten, was sich namentlich wieder auf den weiteren Stadien der Entwicklung, wie schon beim Furchungsprocess in bedeutsamer Weise geltend macht. Im Gegensatz zu den oben besprochenen polar differenzirten Eiern der Wirbelthiere mit Keimscheibe ist aber hier (Fig. 3) der Bildungsdotter gleichmässig an der ganzen Oberfläche des Eies angesammelt und umgibt als eine ringsum geschlossene, gleichmässig dicke, feinkörnige Rindenschicht den central gelegenen Nahrungsdotter. Das Ei ist also central differenzirt oder, wie man auch sagen kann, es besitzt anstatt eines polständigen einen mittelständigen Nahrungsdotter.

## 2. Die Samenfäden (Spermatozoen).

Während die Eier die weitaus grössten Zellen des thierischen Körpers sind, die zuweilen ganz riesige Dimensionen erreichen, stellen die männlichen Geschlechtsproducte im Gegensatz zu ihnen die allerkleinsten Elementartheile dar, die im Thierreich überhaupt beobachtet werden. In Folge ihrer Kleinheit sind sie nur mit stärkeren Vergrößerungen in der Samenflüssigkeit aufzufinden und konnten daher auch erst zu einer Zeit entdeckt werden, in welcher man die Kunst, Vergrößerungsgläser anzufertigen und zu mikroskopischen Untersuchungen zu verwenden, erlernt hatte. Ihre Geschichte beginnt mit dem Jahre 1677, in welchem ein Schüler des berühmten LEEUWENHOEK, der Student HAMM in Leyden, bei mikroskopischer Untersuchung der Samenflüssigkeit in ihr die sich lebhaft bewegenden Fäden sah und diese Beobachtung seinem auf dem Gebiete der Mikroskopie vielbewanderten Lehrer mittheilte, der sie weiter verfolgte und in mehreren Aufsehen erregenden Schriften veröffentlichte. Da die Entdeckung in eine Zeit fiel, in welcher das Dogma der Präformationstheorie allgemein herrschte, hat sie alsbald zu einer interessanten, wissenschaftlichen Fehde Veranlassung gegeben. Denn mit Rücksicht darauf, dass bei allen höheren Thieren ein neues Geschöpf nur durch die Vereinigung der Zeugungsstoffe eines männlichen und eines weiblichen Individuums entsteht, konnte jetzt die Frage aufgeworfen werden, ob die Eier, wie man früher glaubte, oder die neu entdeckten Samenfäden die präformirten Miniaturanlagen der Thiere sind. LEEUWENHOEK selbst regte sofort diese Streitfrage an, indem er das letztere behauptete und in dem Ei nichts anderes als ein von der Mutter geliefertes Nährmaterial erblicken wollte, in welches er bei der Befruchtung einen Samenfaden hineindringen und den geeigneten Boden für sein weiteres Wachsthum finden liess. So entstanden die sich lange Zeit heftig befehdenden Schulen der Animalculisten und der Ovisten. Hierbei verstieg sich die durch Dogmen voreingenommene wissenschaftliche Phantasie so weit, dass einzelne Forscher mit starker Vergrößerung an dem Samenfaden die Körperform des späteren Geschöpfes zu erkennen und Kopf, Rumpf, Schwanz und Extremitäten an ihm zu unterscheiden glaubten, ja sogar in wissenschaftlichen Werken die Samenfäden als solche Phantasieschöpfe abbildeten.

Als später die durch LEEUWENHOEK hervorgerufene Streitfrage durch die Entdeckung von Eiern, die sich auch ohne Befruchtung auf dem Wege der Parthenogenese entwickeln, zu Gunsten des Eies entschieden schien, blieb man lange Zeit im Unklaren darüber, was die

fädigen Gebilde im Samen eigentlich sind und was für eine Rolle sie bei der Befruchtung spielen. Noch in den ersten vier Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts hielt man sie allgemein für selbständige parasitische Geschöpfe (Spermatozoa), den Infusorien vergleichbar. Noch in JOH. MÜLLER'S Physiologie heisst es: „Ob die Samenthierchen parasitische Thiere oder belebte Urtheilchen des Thieres, in welchem sie vorkommen, sind, lässt sich für jetzt noch nicht mit Sicherheit beantworten.“

Die Entscheidung wurde durch das physiologische Experiment und besonders durch vergleichende histologische Untersuchungen des Samens und der Samenentwicklung (Spermatogenese) im Thierreich herbeigeführt. In ersterer Beziehung wurde durch Filtration des Samens (SPALLANZANI) festgestellt, dass nicht die durch das Filter hindurchgegangene Flüssigkeit, sondern der aus den Samenfäden bestehende Filtrerrückstand das befruchtende Princip enthält. Die Infusoriennatur der Samenfäden aber war widerlegt, als KÖLLIKER zeigte, wie die Samenfäden aus besonderen Zellen des Hodens (der Spermatocyten) durch eigenthümliche Umwandlung entstehen. Wie die Eier, besitzen also auch die Samenfäden den Formwerth von Zellen; jene sind die weiblichen, diese sind die männlichen Geschlechtszellen. Daher muss auch in der Organisation der Samenfäden sich ein Theil, welcher dem Zellkern, und ein Theil, welcher dem Protoplasmakörper entspricht, nachweisen lassen.

Für gewöhnlich sind an den thierischen Samenfäden, welche übrigens für jede Thierart geringe spezifische Unterschiede in ihrer Grösse und Form darbieten, drei Abschnitte als Kopf, Mittelstück und Schwanz zu unterscheiden (Fig. 10). Es wird genügen, wenn wir uns hierbei auf die Beschreibung der menschlichen Samenfäden allein beschränken. — Ihre Länge beträgt etwa 0,05 mm. Der vorderste Abschnitt, der Kopf, hat die Form eines ovalen Plättchens, das nach dem Vorderende zu etwas dünner ist. Von der Seite gesehen, gewinnt er eine gewisse Aehnlichkeit mit einer platt gedrückten Birne. In chemischer Hinsicht besteht er, wie mikrochemische Reactionen lehren, aus Chromatin. Der Kopf des Samenfadens entspricht also dem Kern einer Zelle. Bewiesen wird dies durch Untersuchungen, die bei anderen Thieren, namentlich bei *Salanandra maculata* etc. über die Spermatogenese angestellt worden sind und gelehrt haben, dass der Kopf des Samenfadens direct durch allmähliche Umwandlung aus dem Kern der Samenbildungszelle (Spermatocyte) hervorgeht.

Mit dem Kopf verbindet sich durch einen kurzen als Mittelstück bezeichneten Theil der lange, fadenartige Anhang, der protoplasmatischer Natur ist und am besten einer Geissel verglichen werden kann, da er contractile Eigenschaften besitzt und eigenthümlich schlängelnde Bewegungen ausführt, vermöge deren sich der Samenfaden mit ziemlicher Geschwindigkeit in der Flüssigkeit vorwärts bewegt. Wenn der Kopf dem Kern, so entsprechen Mittelstück und Schwanz dem Körper einer Zelle; sie entwickeln sich beide aus dem

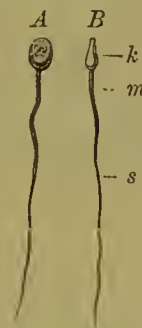


Fig. 10. Reife Samenfäden des Menschen in zwei verschiedenen Ansichten. Sie bestehen aus Kopf (*k*), Mittelstück (*m*) und Schwanz (*s*). 500mal vergrößert.



Protoplasma der Spermatoocyte. Von verschiedenen Seiten hat man daher mit Recht die Samenfäden als Flimmer- oder noch besser als Geisselzellen bezeichnet.

Noch einige physiologische Bemerkungen mögen hier Platz finden. Im Vergleich zu anderen Zellen des thierischen Körpers und namentlich im Vergleich zu den Eiern zeichnen sich die Samenfäden durch grössere Lebensdauer und Widerstandsfähigkeit aus, was für das Gelingen des Befruchtungsprocesses in vielen Fällen von Wichtigkeit ist. Nach ihrer Lösung aus dem Zellenverbände verweilen die reifen Samenfäden Monate lang im Hoden und Samenleiter, ohne ihre befruchtende Kraft einzubüssen. Auch in die weiblichen Geschlechtswege eingeführt, scheinen sie noch längere Zeit, beim Menschen vielleicht einige Wochen lang, lebensfähig zu bleiben. Für mehrere Thiere ist dies mit Bestimmtheit nachweisbar. So ist von den Fledermäusen bekannt, dass sich der Samen in der Gebärmutter des Weibchens während des ganzen Winters hindurch lebendig erhält, und vom Huhn weiss man, dass es noch bis zum 18. Tage nach Entfernung des Hahns befruchtete Eier legen kann.

Aeusseren Eingriffen gegenüber erweist sich der Samen sehr viel widerstandskräftiger als die Eizelle, die leicht geschädigt und abgetödtet wird. Wenn man z. B. Samen gefrieren lässt und wieder auftaut, kehrt die Bewegung der Samenfäden wieder. Viele Salze, wenn sie nicht in zu starker Concentration angewandt werden, wirken nicht schädigend. Narcotica in starker Concentration und bei längerer Einwirkung machen die Fäden bewegungslos, ohne sie aber zunächst abzutödten; denn durch Entfernung des schädigenden Mittels kann man sie wiederbeleben. Alcalische Lösungen regen in starker Verdünnung die Bewegung der Samenfäden an, Säuren dagegen, auch wenn sie sehr verdünnt sind, führen den Tod herbei. Demgemäss wächst auch in allen thierischen Flüssigkeiten von alcalischer Reaction die Lebhaftigkeit der Bewegung, während sie in sauren Lösungen sehr bald erlischt.

### Repetitorium zu Kapitel I.

Die wichtigsten Ergebnisse des ersten Kapitels fassen wir kurz dahin zusammen:

1) Weibliche und männliche Geschlechtsproducte sind einfache Zellen.

2) Die Samenfäden sind Geisselzellen vergleichbar. Sie setzen sich meist aus drei Abschnitten zusammen, aus dem Kopf, dem Mittelstück und dem contractilen Faden.

3) Der Samenfaden entwickelt sich aus einer Samenbildungszelle (der Spermatoide), und zwar der Kopf aus dem Chromatin (Nuclein) des Kernes; das Mittelstück und der contractile Faden legen sich in dem Protoplasma an.

4) Die Eizelle besteht aus dem Protoplasma und eingelagerten Reservestoffen oder Deutoplasma.

5) Menge und Vertheilung der Reservestoffe in der Eizelle sind sehr verschiedenartig und üben den grössten Einfluss auf den Verlauf der ersten Entwicklungsprocesse aus.

a) Die Reservestoffe (Deutoplasma) sind in geringer Menge und gleichmässig im Protoplasma vertheilt.

- b) Die Reservestoffe sind in grösserer Masse vorhanden und in Folge ungleichmässiger Vertheilung entweder an einem Pole des Eies oder in seiner Mitte dichter angehäuft. (Polständiges und mittelständiges Deutoplasma.)
- c) An den polar differenzirten Eiern unterscheidet man den Pol mit reicherm Gehalt an Reservestoffen als vegetativen, den entgegengesetzten Pol als animalen.
- d) Bei polar differenzirten Eiern kann sich das am animalen Pole reichlicher vorhandene Protoplasma als Keimscheibe (Bildungsdotter) schärfer von dem an Deutoplasma reicheren Abschnitt (Nahrungsdotter) absetzen. Am Bildungsdotter spielen sich allein die Entwicklungsprozesse ab, während sich der Nahrungsdotter im Ganzen passiv verhält.
- 6) Die Eier kann man nach der Vertheilung der Reservestoffe in ihrem Protoplasma in 3 Hauptgruppen eintheilen, wie folgendes Schema lehrt:
- I. Alecithale oder dotterarme Eier mit geringer Menge von gleichmässig im Protoplasma vertheilten Reservestoffen. (Amphioxus, Säugethiere, Mensch.)
  - II. Telolecithale oder dotterreiche, polar differenzirte Eier.
    - 1) Polar differenzirte (telolecithale) Eier, bei denen animale und vegetative Eihälfte allmählich in einander übergehen. (Cyclostomen, Amphibien.)
    - 2) Polar differenzirte Eier, die sich von der vorausgehenden Untergruppe dadurch unterscheiden, dass es bei ihnen noch zu einer schärferen Sonderung in Bildungsdotter (Keimscheibe) und in Nahrungsdotter, in einen bei der Entwicklung activen und in einen passiven Theil gekommen ist. (Polar differenzirte Eier mit Keimscheibe; Fische, Reptilien, Vögel.)
  - III. Centrolecithale oder central differenzirte Eier mit mittelständigem Nahrungsdotter (centrolecithal) und oberflächlich ausgebreitetem Bildungsdotter (Keinhaut). (Arthropoden.)
-

## ZWEITES KAPITEL.

Die Reifeerscheinungen von Ei- und Samenzelle  
und der Befruchtungsprocess.

## 1. Die Reifeerscheinungen.

Eier, welche noch ein Keimbläschen besitzen, müssen, ehe sie in den mit der Befruchtung beginnenden Entwicklungsprocess eintreten können, zuvor noch eine Reihe von Veränderungen durchmachen, welche als die Reifeerscheinungen zusammengefasst werden. Die Reifeerscheinungen spielen sich an dem Keimbläschen ab, führen seinen Untergang herbei und enden mit der Bildung der sogenannten Polzellen. Sie beginnen, wie man an geeigneten lebenden Objecten, an kleinen durchsichtigen Eiern wirbelloser Thiere im Zusammenhang verfolgen kann, damit, dass das grosse Keimbläschen aus der Mitte des Eies weiter an die Oberfläche heranrückt und ein wenig einschrumpft, indem aus seinem Inhalt Kernsaft in den umgebenden Dotter austritt (Fig. 11 *A*). Die in Folge dessen faltig gewordene Kernmembran beginnt sich jetzt aufzulösen; auch der Keimfleck — oder wo ihrer zahlreichere vorhanden sind, die Keimflecke — zerfallen in kleine Fragmente, die sich nach einiger Zeit ganz der weiteren Beobachtung entziehen. Das Ei ist indessen durch die vollständige

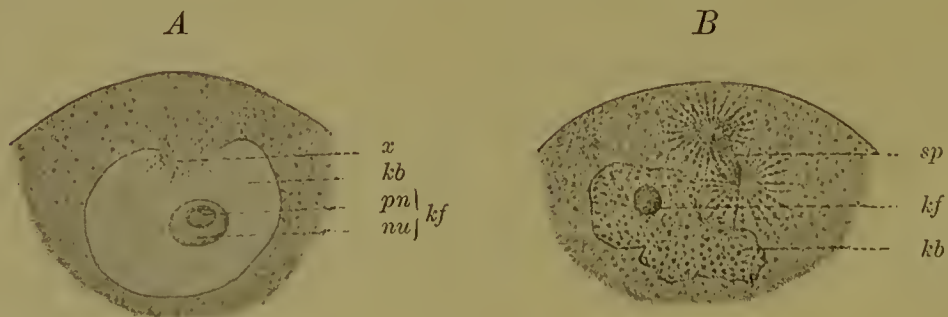


Fig. 11. Ausschnitte aus Eiern von *Asterias glacialis*.

Sie zeigen die Rückbildung des Keimbläschens (*kb*). In Figur *A* beginnt dasselbe zu schrumpfen, indem ein Protoplasmahöcker (*x*) mit einer Strahlung in sein Inneres eindringt und die Membran daselbst auflöst. Der Keimfleck (*kf*) ist noch deutlich, aber in zwei Substanzen, Nuclein (*nu*) und Paranuclein (*pn*), gesondert.

In Figur *B* ist das Keimbläschen (*kb*) ganz geschrumpft, seine Membran ist aufgelöst, der Keimfleck (*kf*) nur noch in kleinen Resten vorhanden, in der Gegend des Protoplasmahöckers der Figur *A* ist eine Kernspindel (*sp*) in Ausbildung begriffen.



Rückbildung der Keimbläschen keineswegs, wie es den Anschein hat, kernlos geworden; es hat nur eine Umwandlung des Kerns in der Weise, welche überall im Pflanzen- und Thierreich als Vorbereitung zur Zelltheilung eintritt, stattgefunden; denn wie man bei geeigneter Behandlung mit Reagentien leicht feststellen kann, ist aus einzelnen Bestandtheilen des Keimbläschens (Fig. 11 *B*) während seiner Auflösung eine Kernspindel (*sp*) entstanden, über deren eigenthümliche Zusammensetzung das Nähere in Lehrbüchern der Histologie nachzusehen ist.

Die Kernspindel verfolgt hierauf den vom Keimbläschen schon vorher eingeschlagenen Weg noch weiter, bis sie mit ihrer Spitze an die Oberfläche des Dotters anstösst, wo sie sich mit ihrer Längsaxe in die Richtung eines Eiradius einstellt (Fig. 12 *I sp*). Bald kann man an dieser Stelle bei continuirlicher Beobachtung des lebenden Eies wahrnehmen, dass sich an der Dotterrinde ein kleiner Hügel emporwölbt, in welchen die Kernspindel selbst zur Hälfte hineinrückt.

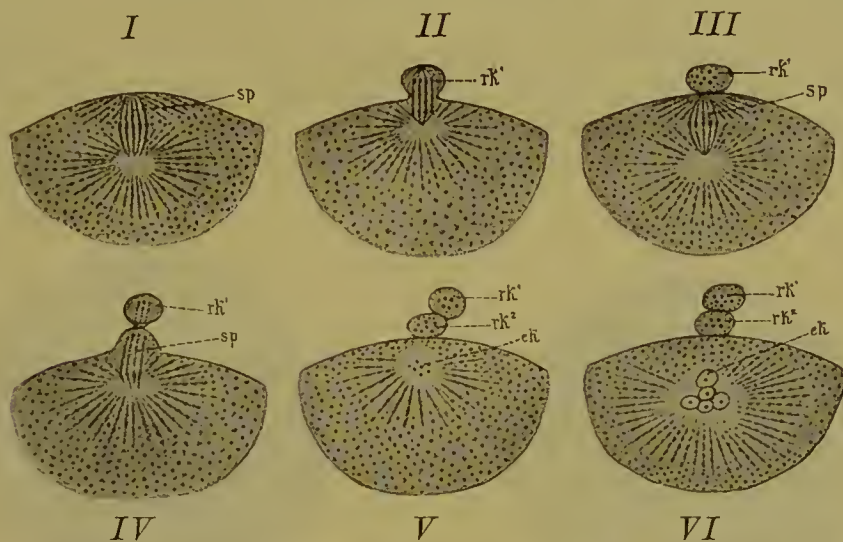


Fig. 12. Bildung der Polzellen (Richtungskörperchen) bei *Asterias glacialis*.

In Fig. *I* ist die Kernspindel *sp* an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. *II* hat sich ein kleiner Hügel (*rk*<sup>1</sup>) gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. *III* ist der Hügel zu einer Polzelle (*rk*<sup>1</sup>) abgeschnürt. Aus der Hälfte der früheren Spindel ist wieder eine zweite vollständige Spindel (*sp*) entstanden. In Fig. *IV* wölbt sich unter der ersten Polzelle ein zweiter Hügel hervor, der sich in Fig. *V* zur zweiten Polzelle (*rk*<sup>2</sup>) abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern (*ek*) in Fig. *VI*.

Der Hügel schnürt sich darauf (Fig. 12 *II rk*<sup>1</sup>) an seiner Basis ein und löst sich mit der Hälfte der Spindel vom Dotter als ein sehr kleines Kügelchen ab, welches den Formwerth einer Zelle besitzt, da es aus Protoplasma und Kern besteht und unter den charakteristischen Erscheinungen der Zell- und Kerntheilung (Karyokinese) entstanden ist (Fig. 12 *III rk*<sup>1</sup>). Allerdings unterscheidet sich der hier vorliegende Process von einer gewöhnlichen Zelltheilung dadurch, dass die beiden Theilproducte von so ausserordentlich ungleicher Grösse sind. Genauer gesagt, haben wir es also mit jener Modification der Theilung zu thun, die als Zellenknospung unterschieden und namentlich im Kreis der niederen Organismen ziemlich häufig beobachtet wird.

Bei der Reife des Eies wiederholt sich nun genau derselbe Vorgang noch einmal. An die erste schliesst sich an derselben Stelle eine zweite Zellenknospung an, nachdem sich die im Ei zurückgebliebene Hälfte der Spindel wieder zu einer ganzen Spindel (Fig. 12 *III* u. *IV sp*) ergänzt oder umgewandelt hat, ohne zuvor wieder in das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns eingetreten zu sein. Somit liegen jetzt auf der Oberfläche des Eies 2 winzige Kügelchen (Fig. 12 *V rk<sup>1</sup>*, *rk<sup>2</sup>*), zuweilen auch ihrer 3, wenn, was häufig geschieht, die zuerst gebildete Zellenknospe sich noch einmal in 2 Tochterzellen theilt; sie sind hier oft noch zu einer Zeit, wo das befruchtete Ei bereits in einen Haufen von Zellen zerlegt ist, unverändert nachzuweisen. Schon in der Mitte unseres Jahrhunderts sind sie von Anatomen und Zoologen bei einigen Thierarten entdeckt und als Richtungskörper oder Polzellen (*corpuscules polaires*) beschrieben worden. Den letzteren Namen haben sie deswegen erhalten, weil sie bei Eiern, an denen ein animaler Pol zu unterscheiden ist, stets an diesem ihren Ursprung nehmen.

Bei der Bildung der zweiten Polzelle ist die eine Hälfte der zweiten Kernspindel in sie mit übergegangen, die andere Hälfte (*V ek*) ist in der Dotterrinde zurückgeblieben und wandelt sich hier (*VI ek*) in einen sehr kleinen, leicht zu übersehenden, bläschenförmigen Kern um (Fig. 13 *ek*), welchen wir zum Unterschied vom grossen

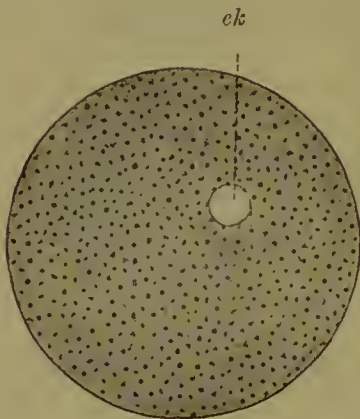


Fig. 13.

Fig. 13. **Reifes Ei eines Echinoderms.** Es schliesst im Dotter den sehr kleinen homogenen Eikern (*ek*) ein. 300mal vergr.



Fig. 14.

Fig. 14. **Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms.** 300mal vergr.

Keimbläschen als Eikern oder mit einem von VAN BENEDEN herührenden Namen als weiblichen Vorkern (*Pronucleus femelle*) bezeichnen wollen. Von seiner Bildungsstelle in der Eirinde wandert er in der Regel bald wieder mehr in die Tiefe des Dotters, zuweilen sogar bis in die Mitte des Eies zurück.

Der Eikern oder weibliche Vorkern darf mit dem Keimbläschen des unreifen Eies nicht verwechselt werden. Man vergleiche die bei derselben Vergrösserung gezeichneten Figuren, das unreife (Fig. 14) und das reife Ei (Fig. 13) eines Echinoderms. Das Keimbläschen ist von sehr ansehnlicher Grösse, der Eikern verschwindend klein. Am Keimbläschen unterscheidet man eine deutlich entwickelte Kernmembran, ein Kernnetz und einen Keimfleck; der Eikern dagegen sieht im



lebenden Zustand nahezu homogen aus, ist ohne Keimflecke und gegen das Protoplasma durch keine feste Membran abgegrenzt. Aehnliche Unterschiede kehren überall im Thierreich in der Beschaffenheit beider Kerngebilde wieder.

Polzellen werden während der Reife des Eies bei allen Thierarten ohne Ausnahme gebildet. Bei den ausgedehnten vergleichenden Untersuchungen, die wir darüber besitzen, hat man die wichtige Beobachtung gemacht, dass parthenogenetische Eier nur **eine** einzige Polzelle ausstossen, während bei befruchtungsbedürftigen Eiern deren 2 oder 3 nachgewiesen werden, eine Thatsache, deren Erklärung erst später gegeben werden soll.

In Bezug auf die Zeit, welche zwischen Eireife und Befruchtung liegt, finden sich Unterschiede zwischen einzelnen Abtheilungen des Thierreichs. Während bei einigen die Reifung schon ganz abgeschlossen ist, ehe die Befruchtung erfolgt, fallen bei anderen beide Prozesse mehr oder minder zeitlich zusammen, wie bei den später noch zu besprechenden Nematoden. Bei den Säugethieren und wohl ebenso auch beim Menschen rückt das Keimbläschen, wie Untersuchungen am Kaninchen und an der Maus ergeben haben, schon mehrere Wochen vor dem Platzen des GRAAF'schen Bläschens an die Oberfläche des Eies empor; zur Zeit des Follikelsprungs verschwindet es hier, und so bilden sich an der Stelle, wo es geschwunden ist, bald nach dem Austritt aus dem Ovarium der Eikern und ein oder zwei unter der Zona pellucida gelegene Polzellen aus.

Was haben nun die mit so grosser Constanz im Thierreich auftretenden Gebilde zu bedeuten? Dass es wirkliche Zellen sind, wurde schon durch die Art ihrer Entstehung bewiesen. Wir haben jetzt noch weiter hinzuzufügen, dass sie rudimentär gewordene oder Abortiv-eier vorstellen. Zu Gunsten solcher Ansicht lassen sich einmal vereinzelte Beobachtungen anführen, dass bei einzelnen Würmern (*Prostheceraeus*, *Ascaris megalocephala*) unter besonderen Umständen die erste Polzelle eine erhebliche Grösse, fast wie der andere Theil des Eies erreicht, wie dieser befruchtet wird und sich zu einem wirklichen Embryo entwickelt. Auf diese Weise können in derselben Eischale Zwillinge entstehen. Einen zweiten Beweis liefert ein genauerer Vergleich der bei der Ei- und Samenbildung sich abspielenden Prozesse. Dieselben lassen sich besonders leicht bei den Nematoden, zumal bei *Ascaris megalocephala* vergleichend überschauen (Fig. 15 und 16).

Wenn wir das unreife Ei mit Keimbläschen, um es besonders zu characterisieren, als Eimutterzelle bezeichnen, so können wir ein ihm entsprechendes Gebilde auch in der Spermatogenese als Samenmutterzelle nachweisen. Die weitere Vergleichung lehrt dann, dass von der Ei- wie von der Samenmutterzelle unter gleich eigentümlichen Veränderungen des Kerns zuerst 2 Tochterzellen und von diesen wieder 4 Einzelzellen abstammen. Bei der Eibildung sind letztere in Grösse verschieden, sie stellen das reife Ei und die 2 resp. 3 winzigen Polzellen dar (Fig. 15 *IV*); bei der Spermatogenese sind alle 4 Theilproducte gleich gross (Fig. 16 *III B, C*), sie heissen Samenbildungszellen oder Spermatocyten und wandeln sich in 4 befruchtungsfähige Samenkörper um.

Im Gegensatz zur Samenbildung, durch welche zahlreiche, sehr kleine, bewegliche Zellen geliefert werden (siehe die auf S. 48 ge-

gebene Erklärung des Gegensatzes in der Grösse zwischen Samenfadens und Ei), kommt es bei der Eibildung darauf an, dass bei dem die Eireife ausmachenden Theilungsprocess sich eine Zelle des gesammten Vorraths an Reservestoffen, welche die Mutterzelle ange-

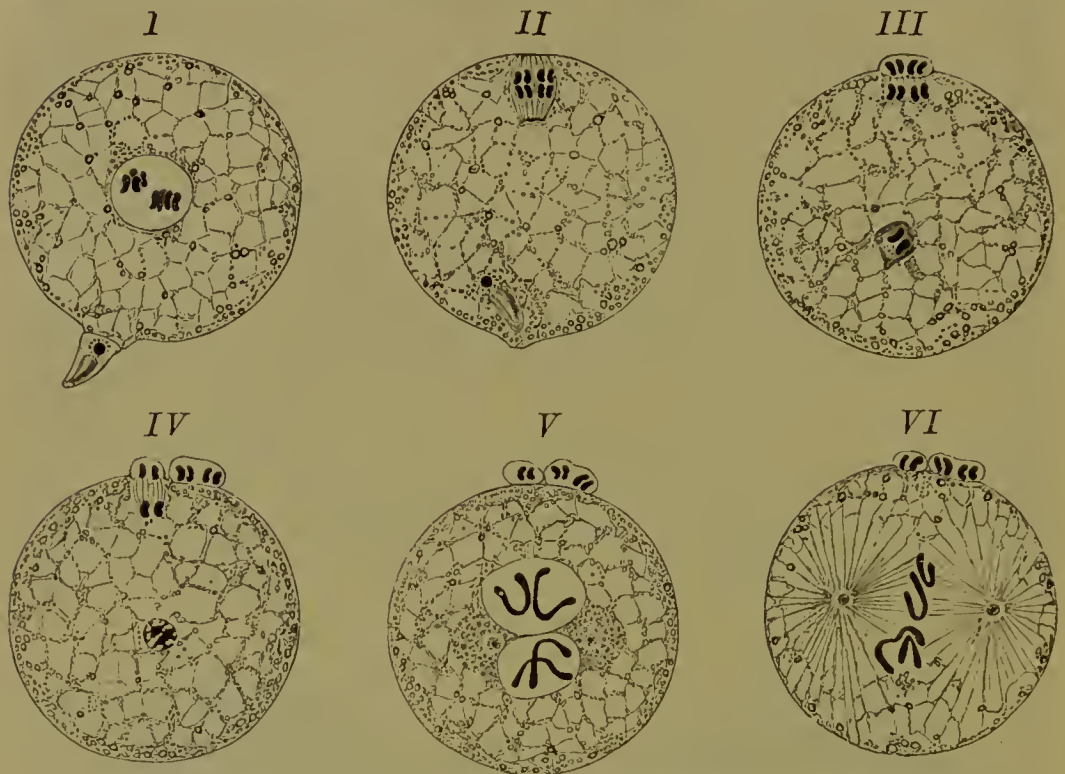


Fig. 15. Schema für die Bildung der Polzellen und die Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala bivalens*.

*I* Ei mit Keimbläschen und einem seiner Oberfläche aufsitzenden Samenkörper. *II* Ei, bei welchem sich aus dem Keimbläschen die erste Polspindel gebildet hat und der Samenkörper in die Oberfläche des Dotters eingedrungen ist. *III* Ei, bei welchem sich die erste Polzelle gebildet hat. *IV* Ei, bei welchem sich die zweite Polzelle abgeschnürt und der Samenkörper bis in die Mitte des Dotters gewandert ist. *V* Ei mit 2 Polzellen, mit Eikern und Samenkern, in welchem sich das Chromatin in je 2 Kernsegmenten angeordnet hat. *VI* Ei, in welchem sich die Kernspindel mit 4 Kernsegmenten ausgebildet hat, von welchen 2 vom Eikern, 2 vom Samenkern abstammen.

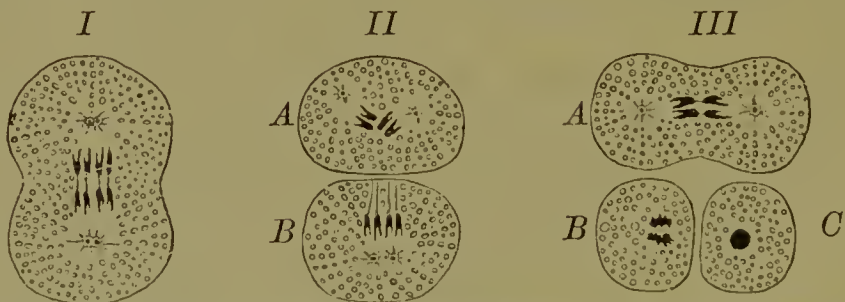


Fig. 16. Schema für die Entstehung der Samenzellen aus einer Samenmutterzelle von *Ascaris megalocephala bivalens*.

*I* Theilung der Samenmutterzelle (Spermatocyten erster Ordnung) in 2 Samentochterzellen (Spermatocyten zweiter Ordnung). *II* Die beiden Samentochterzellen (*A* u. *B*) bereiten sich gleich nach der ersten Theilung zu einer zweiten Theilung vor. *III* Die Samentochterzelle *A* theilt sich in 2 Samenenkelzellen (Spermatiden oder Samenbildungszellen). *B* u. *C* 2 Samenenkelzellen. Diese werden zu Samenkörpern oder Spermatozoën.



sammelt hat, bemächtigt, auf Kosten der anderen Theilproducte, welche zu rudimentären Gebilden, zu den Polzellen, werden. [Wer sich für diese wichtigen und interessanten Processe näher interessirt, findet eine eingehendere Darstellung in meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, S. 36. Auch vergleiche man die Erklärungen zu Fig. 15 und 16.]

Der Vorgang, welcher uns durch die gegebene Deutung morphologisch verständlich geworden ist, hat ausserdem noch eine hohe physiologische Bedeutung; er stellt nämlich eine besondere Vorbereitung für den sich anschliessenden Act der Befruchtung dar. Man ist hierauf zuerst durch das genaue Studium der Ei- und Samenreife und des Befruchtungsprocesses beim Pferdewurm, *Ascaris megalocephala*, aufmerksam geworden.

Wie bekannt, besteht eine der wichtigsten Veränderungen des Zellkerns, wenn er aus dem ruhenden Zustand in die Theilung übergeht, darin, dass sich aus seiner chromatischen Substanz eine für jede Thierart genau bestimmte Zahl von Chromosomen oder Kernsegmenten hervorbildet. Das geschieht nun auch bei der Ei- und Samenreife im Kern der Ei- und der Samenmutterzelle, aber in einer überaus eigenenthümlichen Weise (Fig. 15 I u. Fig. 17 I). Nicht nur werden die Kernsegmente schon überaus frühzeitig angelegt, sondern sie treten dabei, was man bei anderen Zellen nie gefunden hat, in Gruppen von je 4 vereinigt auf und zwar wieder in einer für jede Thierart genau festgesetzten Zahl. Die sehr charakteristische Anordnung, welche schon in den verschiedensten Abtheilungen des Thierreichs nachgewiesen worden ist, hat den passenden Namen der „Vierergruppe“ erhalten. Sie findet ihre Erklärung in den weiteren Vorgängen, durch welche sich die Theilungen bei dem Reifeprocess der Geschlechtsproducte von den gewöhnlichen Kerntheilungen unterscheiden. Denn bei einer gewöhnlichen Kerntheilung wird die Gesamtzahl der Kernsegmente, nachdem eine Längsspaltung in Tochtersegmente vorausgegangen ist, in 2 gleiche Gruppen getheilt, die auseinanderweichen, sich bei der Zerlegung der Zelle auf die beiden Tochterzellen vertheilen und die Grundlage für den jetzt folgenden bläschenförmigen Ruhezustand des Kerns bilden. Beim Reifeprocess dagegen werden die in einer Vierergruppe vereinigten Kernsegmente gleich auf 4 Zellen vertheilt, von denen jede nur ein Segment erhält. (Vergl. Fig. 15, 16 u. 17 und die dazu gehörigen Figurenerklärungen.) Es geschieht dies durch **zwei** Zelltheilungen, die sich unmittelbar auf einander folgen, ohne dass zwischen zwei Theilungen der Kern in den bläschenförmigen Zustand der Ruhe übergeht, und ohne dass dabei eine erneute Spaltung der schon im Keimbläschen vorbereiteten Segmente eintritt. Anstatt halbirt, wie bei der gewöhnlichen Zelltheilung, wird die Zahl der Kernsegmente und die Masse der Kernsubstanz, welche im Ruhekern von Ei- und Samenmutterzelle vor-

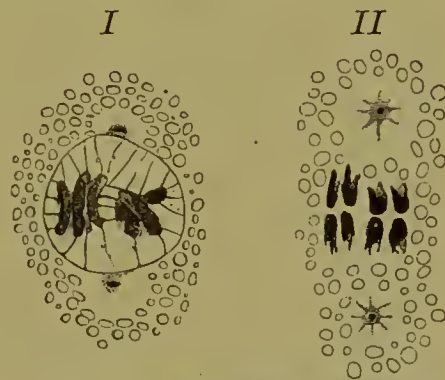


Fig. 17. Zwei Kerne von Samenmutterzellen von *Ascaris megalocephala bivalens* in Vorbereitung zur Theilung.



bereitet ist, in Folge der zwei zusammengehörigen Theilungen geviertelt. Eikern und Samenkern besitzen daher nur die halbe Masse des Chromatins (Nucleins) und die halbe Zahl der Kernsegmente eines Normalkerns, wie er aus einer gewöhnlichen Theilung hervorgeht. Der bei der Reife der Geschlechtsproducte stattfindende, in seiner Art einzig dastehende Theilungsprocess kann seinem Wesen nach mit einem von WEISMANN vorgeschlagenen Worte als *Reductionstheilung* bezeichnet werden.

Die Reduction der Chromatinmasse ist, wie wir im folgenden Abschnitt gleich sehen werden, eine Vorbedingung für den Befruchtungsprocess, sie unterbleibt daher auch bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern, die nur einen Richtungskörper bilden (siehe S. 19).

Genauer über den fundamentalen Vorgang und andere sich anknüpfende Probleme findet sich: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 6. Aufl., S. 36—42, ferner: Die Zelle und die Gewebe, Bd. I, S. 202—256, 280.

## 2. Der Befruchtungsprocess.

Nachdem festgestellt worden war (siehe S. 12, 13), dass die Samenfäden, wie die Eier, wirkliche Elementarbestandtheile des thierischen Körpers sind, konnte man doch lange Zeit nicht über die Rolle, welche sie beim Befruchtungsprocess spielen, ins Klare kommen. Dass sie sich an die Oberfläche der Eier, mit welchen sie zusammentreffen, in grösserer Anzahl ansetzen, war leicht zu beobachten; dagegen blieb dunkel, was weiter geschieht. Einige Forscher nahmen an, dass die Samenfäden schon durch den blossen Contact das Ei befruchten sollen, indem sie Träger eines Stoffes seien, der durch die Dotterhaut hindurchdringe und wie ein Ferment auf den Eihalt einwirke. Andere Forscher gaben an, in einigen Fällen Samenfäden im Dotter selbst gesehen zu haben, und glaubten, dass sie hier zerfielen und durch ihre Vermischung mit dem Ei seine Entwicklung anregten. Klarheit kam in die Befruchtungslehre indessen erst mit dem Jahre 1875, in welchem er mir glückte, durch das Studium eines überaus geeigneten Objectes, nämlich der kleinen durchsichtigen Eier von Echinodermen, den Befruchtungsprocess sowohl während des Lebens von Anfang bis zu Ende in seinen Einzelheiten zu verfolgen als auch an conservirtem und gefärbtem Material das Einzelne dann noch genauer festzustellen. Später ist eine weitere Vertiefung unseres Wissens besonders von ED. VAN BENEDEN durch das Studium von *Ascaris megalocephala*, eines für den Binnenländer besonders empfehlenswerthen, ebenfalls sehr geeigneten Untersuchungsobjectes, herbeigeführt worden.

Als Befruchtungsvorgang bezeichnet man die Vereinigung von Ei- und Samenzellen. Dieselbe kann entweder in den Ausführwegen des weiblichen Geschlechtsapparates, im Eileiter oder in der Gebärmutter stattfinden, oder sie geht bei vielen Thierarten, die im Wasser leben, ausserhalb des Organismus vor sich, indem Eier vom Weibchen und gleichzeitig vom Männchen die Samenfäden ins Wasser entleert werden. Im ersteren Fall spricht man von einer inneren, im letzteren Fall von einer äusseren Befruchtung.

Eine innere Befruchtung kommt bei fast allen Wirbelthieren vor mit Ausnahme der meisten Fische und vieler Amphibien. Bei dem Menschen und den Säugethieren treffen die beiderlei Geschlechts-

producte in der Regel wohl im Anfangstheil der Eileiter, in der sogenannten Ampulle, zusammen, desgleichen bei den Vögeln im ersten der 4 auf S. 11 unterschiedenen Abschnitte zu einer Zeit, wo der Dotter noch nicht von der Eiweisschülle und der Kalkschale umschlossen worden ist.

Die äussere Befruchtung ist die einfachere und ursprünglichere; sie findet sich bei vielen im Wasser lebenden wirbellosen Thieren, sowie gewöhnlich bei Fischen und Amphibien. Der ganze Vorgang ist hier der Beobachtung viel mehr zugänglich. Denn der Experimentator hat es ja in seiner Hand, die Befruchtung künstlich auszuführen, was schon im 18. Jahrhundert durch SPALLANZANI geschah; er kann so genau den Zeitpunkt bestimmen, in welchem Ei und Samen zusammentreffen sollen. Er braucht nur von einem Weibchen reife Eier in einem Uhrschildchen mit Wasser zu sammeln, desgleichen in einem zweiten Uhrschildchen reifen Samen von einem Männchen und dann beide in geeigneter Weise zu mischen. In dieser Art wird die künstliche Befruchtung in der Fischzucht für practische Zwecke ausgeführt.

Für eine wissenschaftliche Untersuchung ist die Auswahl einer geeigneten Thierart von grosser Bedeutung. Wie sich fast von selbst versteht, sind Thiere mit grossen, undurchsichtigen Eiern nicht zu empfehlen; dagegen sind solche Arten geeignet, deren Eier so klein und durchsichtig sind, dass man sie unter dem Mikroskop mit den stärksten Vergrösserungen beobachten und jedes Fleckchen dabei durchmustern kann. Solche ganz vorzüglichen Untersuchungsobjecte sind nun gerade die oben erwähnten Eier von den meisten der im Meere lebenden Echinodermen, daher wir sie auch zum Ausgangspunkt bei der Beschreibung des Befruchtungsprocesses wählen wollen.

Das reife Ei der Echinodermen ist schon früher (S. 3) beschrieben worden. Die sehr kleinen Samenfäden (Fig. 18) bestehen, wie bei den meisten Thieren, 1) aus einem, einer Spitzkugel ähnlich aussehenden Kopf, der das Chromatin enthält, 2) aus einem kleinen, darauf folgenden Kügelchen, dem Mittelstück oder Hals, und 3) aus einem feinen, contractilen Faden.

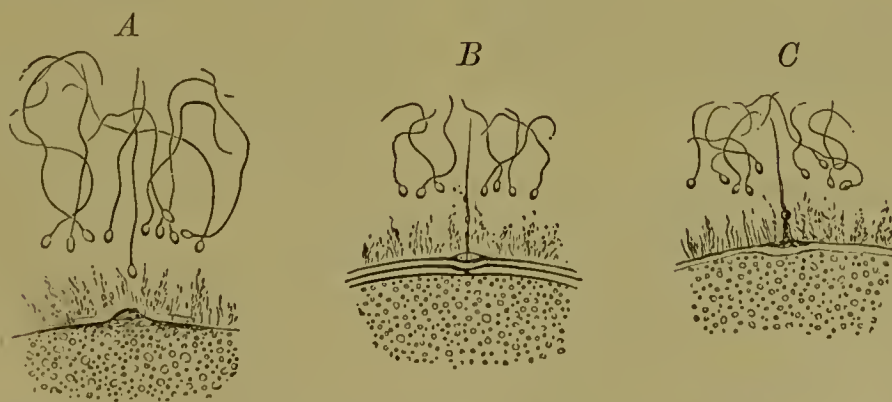


Fig. 18. A, B, C Kleinere Abschnitte von Eiern von *Asterias glacialis*. Nach FOL.

Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In A beginnt sich eine Vorrangung gegen den am weitesten vorgehenden Samenfaden zu erheben. In B sind Vorrangung und Samenfaden zusammengetroffen. In C ist der Samenfaden in das Ei eingedrungen. Es hat sich jetzt eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Oeffnung gebildet.



Wenn in einem Tropfen Meerwasser auf dem Objectträger beiderlei Geschlechtsproducte zusammengebracht werden, so setzen sich sofort viele Samenfäden an die Gallerthülle eines Eies an; von diesen befruchtet aber normaler Weise nur ein einziger, und zwar derjenige, welcher sich zuerst durch die pendelnden Bewegungen seines Fadens der Eioberfläche genähert hat. Wo er mit der Spitze seines Kopfes an diese anstösst, erhebt sich das hyaline Protoplasma, welches die Eirinde bildet, zu einem kleinen Höcker, dem **Empfängnisshügel** (Fig. 18 *A* u. *B*). Hier bohrt sich der Kopf, getrieben von den pendelnden Bewegungen des Fadens, in das Ei hinein. Gleichzeitig löst sich während des Einbohrens des Samenfadens eine feine Membran (Fig. 18 *B*) von der ganzen Oberfläche des Dotters, vom Empfängnisshügel beginnend, ringsum ab und wird durch einen immer grösser werdenden Zwischenraum getrennt. Der Zwischenraum entsteht wahrscheinlich dadurch, dass sich in Folge der Befruchtung das Eiplasma zusammenzieht und Flüssigkeit (wohl den nach dem Schwund des Keimbläschens vertheilten Kernsaft) nach aussen presst. Für den Befruchtungsact hat die Entstehung einer Dotterhaut insofern eine grosse Bedeutung, als sie ein Eindringen anderer männlicher Elemente unmöglich macht. Von den anderen in der Gallerthülle hin und her schwingenden Samenfäden gelangt jetzt kein einziger mehr in das befruchtete Ei hinein.

Der äusseren Copulation der beiden Zellen schliessen sich Vorgänge im Innern des Dotters an, welche als **innerer Befruchtungsact** zusammengefasst werden können. Der Faden hört zu schlagen auf und entzieht sich bald der Wahrnehmung, der Kopf aber dringt langsam weiter in den Dotter hinein (Fig. 19 *A*) und schwillt dabei durch Aufnahme von Flüssigkeit (Fig. 19 *B*) zu einem kleinen Bläschen an, das man, da sein wesentlicher Bestandtheil das Chromatin des Samenfadenskopfes ist, kurzweg als **Samenkern** bezeichnen kann, wie er sich denn auch in Carmin etc. sehr intensiv färben lässt. Unmittelbar vor ihm, an seiner nach der Eimitte zu gerichteten Seite (Fig. 19 *A* u. *B*) ist



Fig. 19 *A* u. *B*. Je ein Stück eines Durchschnittes durch ein befruchtetes Ei von *Astheracanthion*. Dem Samenkern wandert ein Centrosom (Spermacentrum) voraus. Nach FOL.

noch ein viel kleineres Körperchen, welches sich ausserordentlich schwer sichtbar machen lässt, nachgewiesen worden. Auf die Stelle, wo es im Ei liegt, wird die Aufmerksamkeit des Beobachters am meisten dadurch gelenkt, dass sich der Dotter in radiären Bahnen anzuordnen beginnt (Fig. 20) und eine allmählich immer schärfer ausgeprägte und auf grössere Entfernung hin ausgedehnte Strahlenfigur (einen Stern) bildet. Das Körperchen leitet sich von dem Mittelstück des Samenfadens ab und hat, wie von BOVERI zuerst klargestellt worden ist, beim Befruchtungsprocess die Aufgabe zu erfüllen, die beiden Centrosomen für die erste Theilspindel des Eies zu liefern. Es kann daher als Centrosoma des Samenkerns oder Spermacentrum (FOL) bezeichnet werden. Dass es bald nach der Befruchtung von der Oberfläche des Eies weiter entfernt ist als der Samenkern, erklärt sich daraus, dass der Kopf des Samenfadens unmittelbar, nachdem er sich



mit seiner Spitze in die Eirinde eingebohrt hat (Fig. 19 *A* u. *B*), sich zu drehen beginnt; in Folge dessen kommt sein Mittelstück oder das Spermacentrosom mehr nach dem Mittelpunkt des Eies zu liegen.

Jetzt beginnt ein interessantes Phänomen das Auge des Beobachters zu fesseln (Fig. 20 u. 21). Ei- und Samenkern ziehen sich gleichsam gegenseitig an und wandern mit wachsender Geschwindigkeit durch den Dotter einander entgegen; der Samenkern (*sk*), dem seine Strahlung mit dem in ihm eingeschlossenen Centralkörperchen stets voranschreitet, verändert rascher seinen Ort, langsamer der Eikern (*ek*). Bald treffen sich beide in der Mitte des Eies und werden hier zunächst von einem körnchenfreien Protoplasmahof und nach aussen von diesem von einer gemeinsamen Strahlung eingeschlossen (Sonnenstadium und Aureola

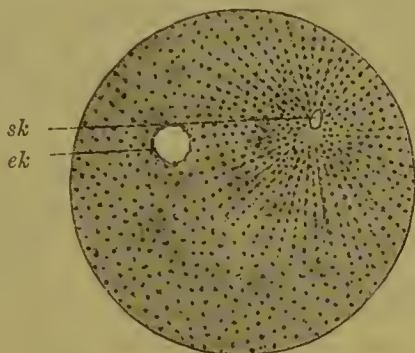


Fig. 20.

Fig. 20. Befruchtetes Ei eines Seeigels.

Der Kopf des eingedrungenen Samenfadens hat sich in den von einer Protoplasmastrahlung eingeschlossenen Samenkern (*sk*) umgewandelt und ist dem Eikern (*ek*) entgegengerückt.

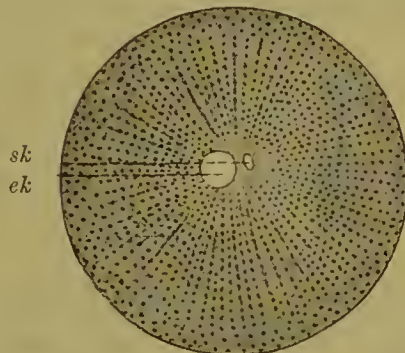


Fig. 21.

Fig. 21. Befruchtetes Ei eines Seeigels.

Der Samenkern *sk* und der Eikern *ek* sind nahe zusammengerückt und sind beide von einer Protoplasmastrahlung umgeben.

von FOL). Im Laufe von 20 Minuten verschmelzen darauf Ei- und Samenkern unter einander zum einfachen Keim- oder Furchungskern; erst legen sie sich dicht an einander, platten sich an der Berührungsfäche gegenseitig ab und verlieren dann ihre Abgrenzung gegen einander unter Bildung eines gemeinsamen Kernraumes. In diesem ist die vom Samenfaden abstammende Substanz noch längere Zeit als eine abgesonderte, in Farbstoffen sich dunkler imbibirende Chromatinmasse zu erkennen. Gleich nach der Vereinigung der beiden Kerne beginnt sich das in ihrer unmittelbaren Nähe liegende Spermacentrum in die Länge zu strecken und sich in 2 kleinste Körperchen zu theilen, welche auseinanderrücken und, eingehüllt in je eine Protoplasmastrahlung, zu den Centrosomen der sich jetzt ausbildenden Kerntheilungsfigur werden.

Unsere Kenntniss des Befruchtungsvorganges ist durch eine sehr wichtige Beobachtung am Pferdespulwurm noch um ein Wesentliches vertieft worden, daher ein paar Worte darüber wohl am Platze sind.

Die Eier von *Ascaris megalocephala* gehören zu den Objecten, welche nach einer vorausgegangenen Begattung im Inneren des Eileiters befruchtet werden (S. 22), und bei denen ferner der Process der Eireife und der Befruchtung zeitlich zusammenfällt (S. 19). Die

reifen Samenkörper (Fig. 22) weichen in hohem Grade von der Gestalt ab, welche sie gewöhnlich im Thierreich haben; denn sie gleichen einem Kegel, einer Spitzkugel, oder einem Fingerhute und bestehen 1) aus einem körnigen Protoplasma, das hier sogar einige Dotterconcremente (*f*) einschliesst, und 2) aus einem kleinen, kugeligen Körper von Kernsubstanz (*k*), welcher an der Basis (*b*) des Kegels in das Protoplasma eingebettet ist. Durch Ausstrecken kurzer breiter Fortsätze an ihrer Basis können sie amöboide Bewegungen ausführen und sich an die Oberfläche der anfangs membranlosen Eier ansetzen (Fig. 15 I). Wo die Berührung mit dem Ei zuerst stattfindet, bildet sich auch hier wieder wie bei den Echinodermen ein besonderer Empfängnisshügel aus. An diesem schiebt sich der Samenkörper, ohne dabei seine Gestalt auffällig zu verändern, langsam tiefer in den Dotter hinein (Fig. 15 II), bis er von ihm allseitig eingeschlossen ist.

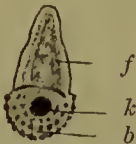


Fig. 22. Samenkörper von *Ascaris megalocephala* nach VAN BENEDEN.

*k* Kern. *b* Basis des Kegels, mit welchem die Anheftung am Ei erfolgt. *f* Fettglänzende Substanz.

Gleichzeitig wird von der Eirinde eine feine Membran ausgeschieden. Jetzt erst spielen sich im Keimbläschen die Reifeprocesses ab und werden die Polzellen gebildet (Fig. 15 III—IV). Die Veränderungen schliessen auch hier wieder damit ab, dass aus der im Ei zurückbleibenden Hälfte der zweiten Kernspindel ein weiblicher Vorkern und aus der Chromatinkugel des eingedrungenen Samenkörpers, während sein Protoplasma allmählich zerfällt und mit dem Dotter des Eies vermischt wird, der Samenkern gebildet wird (Fig. 15 IV u. V). Beide Kerne treffen sich in der Mitte des Eies, ohne indessen mit einander zu verschmelzen. Eine längere Ruhepause folgt jetzt.

Wenn hierauf die Vorbereitung zur ersten Theilung des Eies beginnt, so wandelt sich das Chromatin im Ei- wie im Samenkern, während beide noch von einander getrennt sind, in einen feinen, vielfach gewundenen Faden um. Dann wird der Kernfaden in zwei gleich grosse Schleifen, in die Kernsegmente (Chromosomen) abgetheilt (Fig. 15 V). Zu beiden Seiten des Kernpaares treten 2 Centrosomen auf, welche wahrscheinlich durch Theilung vom Centrosom des Samenkerns abstammen. Nach einiger Zeit verlieren Ei- und Samenkern ihre Abgrenzung gegen den Dotter, in welchen die so frei gewordenen 2 Paar Kernsegmente unmittelbar zu liegen kommen und sich in der bekannten Weise auf der Oberfläche und in der Mitte der sich jetzt gleichfalls deutlicher sondernden Spindelfasern anordnen (Fig. 15 VI).

Aus diesen Vorgängen sowie mehreren, schon früher beschriebenen Thatsachen können wir vier wichtige Ergebnisse ziehen.

1) Ei- und Samenkern besitzen die gleiche Masse von Chromatin, welche in jedem auf eine gleiche Zahl von Kernsegmenten vertheilt ist.

2) Beide Kerne ergänzen sich in Folge ihrer Vereinigung bei der Befruchtung wieder zu einem Vollkerne, nachdem zuvor bei der Reife von Ei- und Samenzelle in jeder die Masse des Chromatins und die Zahl der Kernsegmente auf die Hälfte eines Normal- oder Vollkerns reducirt worden ist. Oder in anderen Worten ausgedrückt: Durch die Bildung zweier Polzellen beim unreifen Ei und durch die zweimalige, ohne dazwischen tretende Ruhepause erfolgende Theilung der Samenmutterzellen wird in einfachster Weise verhindert, dass



durch die im Befruchtungsact erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summirung der Chromatinmasse und der Kernsegmente auf das Doppelte des für die betreffende Thierart geltenden Normalmaasses herbeigeführt wird.

3) Parthenogenetische Eier erfahren keine Reduction der Kernsubstanz, da bei ihnen die Bildung der zweiten Polzelle unterbleibt (S. 19), sie bedürfen daher der Befruchtung nicht.

4) Die Kernsegmente der ersten Theilspindel eines befruchteten Eies stammen zur einen Hälfte vom Eikern, zur anderen Hälfte vom Samenkern ab, sie können daher als männliche und als weibliche unterschieden werden. Da nun im weiteren Verlaufe hier wie auch sonst bei der Kerntheilung die 4 Segmente sich der Länge nach spalten und dann nach den zwei Centrosomen zu auseinanderweichen, bilden sich zwei Gruppen von 4 Tochterschleifen, von denen 2 männlicher und 2 weiblicher Herkunft sind. Jede Gruppe wandelt sich dann in den ruhenden Kern der Tochterzelle um. Damit ist der unumstössliche Beweis geführt, dass jedem Tochterkern in jeder Eihälfte, die durch den ersten Furchungsprocess entsteht (s. Kapitel 3), genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt wird.

### Repetitorium zu Kapitel II.

1) Das Keimbläschen rückt allmählich bei der Reifung an den animalen Pol des Eies empor und geht hierbei eine rückschreitende Metamorphose ein (Rückbildung der Kernmembran und des Fadennetzes, Vermischung des Kernsaftes mit dem Protoplasma).

2) Aus Bestandtheilen des Keimbläschens (Kernsegmenten etc.) entwickelt sich eine Kernspindel (Polspindel oder Richtungsspindel).

3) Bei der Bildung der Polspindel ordnen sich die Chromosomen des Keimbläschens in charakteristischer Weise in „Viererguppen“ an.

4) An der Stelle, wo die Spindel mit ihrem einen Ende an die Oberfläche des Dotters anstösst, bilden sich durch einen sich zweimal wiederholenden Knospungsprocess 2 Polzellen (Richtungskörper) aus.

5) Beim zweiten Knospungsprocess bleibt die Hälfte der Kernspindel in der Dotterrinde zurück und wandelt sich in den Eikern um. Das Ei ist reif.

6) Während der Bildung der Polzellen werden die 4 Chromosomen jeder Vierergruppe so vertheilt, dass jede der 3 Polzellen und das reife Ei ein Chromosom einer Vierergruppe erhält.

7) Beim Reifeprocess wird die chromatische Substanz des Keimbläschens, anstatt wie bei einer gewöhnlichen Zelltheilung halbirt zu werden, geviertelt (Reductionstheilung).

8) Das reife Ei besitzt nur die Hälfte der chromatischen Substanz eines Normalkerns zur Zeit des bläschenförmigen Ruhezustandes.

9) Bei Eiern, die sich parthenogenetisch entwickeln (Arthropoden), wird gewöhnlich nur eine Polzelle gebildet.

10) Entsprechende Veränderungen, wie an der Eizelle, gehen an der Samenzelle bei der Spermatogenese vor sich, wie besonders deutlich bei *Ascaris megalocephala* nachzuweisen ist.

11) Der Eireife lässt sich eine Samenreife gegenüberstellen.



28 Zweites Kapitel. Reifeerscheinungen von Ei- und Samenzelle etc.

12) Bei der Befruchtung dringt in ein gesundes Ei nur ein einziger Samenfadens ein (Bildung eines Empfängnisshügels, Abhebung der Dotterhaut).

13) Der Kopf des Samenfadens verändert sich zu dem Samenkern. Das sogenannte Mittelstück wird zum Centrosom (Sperma-centrum), um welches sich die benachbarten Protoplasmatheilchen in radiärer Richtung anordnen.

14) Ei- und Samenkern wandern auf einander zu und verschmelzen in der Regel unmittelbar zu dem Furchungskern; bei vielen Objecten erhalten sie sich längere Zeit getrennt neben einander, um sich erst später zusammen in die Furchungsspindel umzuwandeln.

15) Ei- und Samenkern besitzen die gleiche Menge chromatischer Substanz, welche auf eine bei jeder Thierart genau bestimmte Anzahl von Chromosomen vertheilt ist (Zahlgengesetz der Chromosomen).

16) Die in Folge des Reifeprocesses in ihrer chromatischen Substanz reducirten Kerne oder Halbkerns werden durch ihre Vereinigung bei der Befruchtung wieder zu Vollkernen.

17) Der Reifeprocess lässt sich daher als eine Vorbereitung für die nachfolgende Befruchtung bezeichnen.

18) Die Befruchtung des Eies findet bei einem Theil der Thiere erst nach vollständigem Ablauf der Eireife statt, bei einem anderen Theil dagegen wird sie schon bei dem ersten Eintritt der Eireife eingeleitet, so dass beide Erscheinungsreihen in einander greifen.

19) Befruchtungstheorie. Die Befruchtung beruht auf der Copulation zweier Zellkerne, die von einer männlichen und einer weiblichen Zelle abstammen.

## DRITTES KAPITEL.

**Der Furchungsprocess bis zur Bildung der Keimblase.**

Sofort nach der Befruchtung beginnt gewöhnlich die Eizelle, wenn sie sich sonst unter geeigneten Bedingungen befindet, in die Entwicklung einzutreten (Fig. 23); sie vermehrt sich durch Theilung in 2, 4, 8, 16, 32, 64 Tochterzellen und so fort in geometrischer Progression, bis ein kugliger Haufen vieler, immer kleiner werdender Theilstücke entstanden ist. Die auf die Befruchtung folgende Vermehrung des Eies in Embryonalzellen nennt man gewöhnlich anstatt Theilungsprocess,

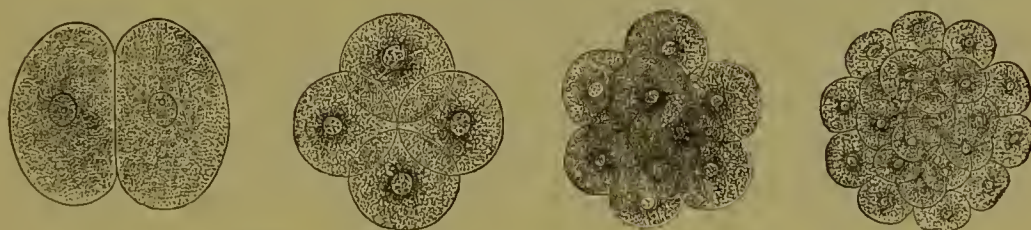


Fig. 23. **Verschiedene Stadien des Furchungsprocesses** nach GEGENBAUR.

was die richtigere Bezeichnung wäre, mit einem Namen, der von den ersten Entdeckern des Vorganges PRÉVOST und DUMAS herrührt, den Furchungsprocess. Die beiden französischen Forscher, welche die Entwicklung des Froscheies bei Lupenvergrößerung untersuchten, glaubten nämlich, dass in Folge der Einwirkung der Samenflüssigkeit seine Oberfläche durch immer zahlreicher werdende Furchen in grössere und kleinere Bezirke zerlegt werde. Dass die Furchen sich in die Tiefe fortsetzen und die ganze Eisubstanz in Stücke trennen, dass diese Stücke Zellen sind, und dass daher die ganze Anfangsperiode der Entwicklung in einer Vermehrung der einfachen Eizelle in immer zahlreicher werdende Tochterzellen besteht, wurde erst sehr allmählich in Folge umfangreicherer Beobachtungen und unter dem Einfluss der sich später Bahn brechenden Zellentheorie erkannt. Doch der von DUMAS und PRÉVOST gebrauchte Name ist trotzdem geblieben, wie es in der biologischen Wissenschaft noch in vielen ähnlichen Fällen, z. B. auch mit dem Namen „Zelle“, geschehen ist.

An dem Furchungs- oder richtiger Theilungsprocess des Eies kann man zwei Gruppen von Veränderungen unterscheiden, solche, die an dem Kern, und solche, die sich an dem Protoplasmakörper abspielen. Was die erstere betrifft, so sei nur kurz erwähnt, dass vor

jeder Theilung der bläschenförmige Kern, wie es bei jeder Zelltheilung geschieht, in Karyokinese eintritt (s. hierüber die Lehrbücher der Histologie), dass er sich in eine Spindel (Fig 24) umwandelt und dass hierbei in complicirter Weise seine verschiedenen Substanzen in 2 Hälften zerlegt werden, welche sich trennen, auseinanderrücken und zuletzt die Grundlage für 2 bläschenförmige Tochterkerne abgeben (Fig. 26).



Fig. 24.

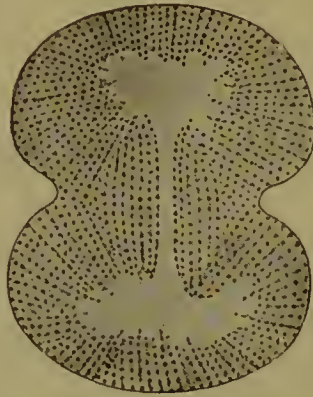


Fig. 25.

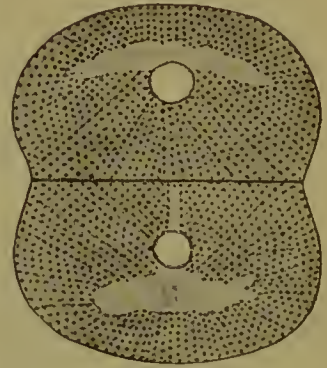


Fig. 26.

Fig. 24. Kernfigur eines Eies von *Strongylocentrotus*, 1 Stunde 20 Min. nach der Befruchtung. Ei mit Reagentien behandelt.

Fig. 25. Ei eines Seeigels im Moment der Theilung. 300mal vergr. Eine Ringfurchung schneidet in den Dotter ein und halbirt ihn in einer Ebene, welche rechtwinklig die Mitte der Kernachse und die Längsachse der Hantelfigur schneidet.

Fig. 26. Ei eines Seeigels nach der Zweitheilung. In jedem Theilproduct ist ein bläschenförmiger Tochterkern entstanden. Die strahlige Anordnung des Protoplasma beginnt undeutlich zu werden. Die Fig. 25 u. 26 sind nach dem lebenden Object gezeichnet.

An die complicirte Zerlegung der Kernsubstanz schliesst sich alsdann die einfachere Theilung des Protoplasmakörpers oder des Eidotters an. Zur Zeit, wo im Innern des Dotters sich die Kernspindel ausgebildet hat und wo sich die Chromosomen in die 2 Tochtergruppen getrennt haben, wird an der Oberfläche des Eies eine Ringfurchung sichtbar (Fig. 25) entsprechend einer Ebene, welche man mitten durch die Kernspindel senkrecht zu ihrer Längsachse hindurchlegen kann. Die Ringfurchung schneidet rasch tiefer in die Eisubstanz ein und trennt sie in kurzer Zeit in 2 gleiche Hälften, von denen eine jede die Hälfte der Spindel mit einer Gruppe der Tochtersegmente enthält.

Gegen Ende der Durchschnürung grenzen die sich trennenden Eihälften nur noch an einer kleinen Stelle an einander in der Gegend der Mitte der Kernspindel, welche zu allerletzt durchgeschnürt wird. Nach Beendigung der Theilung aber legen sie sich bald wieder mit ihren Theilungsflächen in ganzer Ausdehnung dicht an einander und platten sie hier gegenseitig so ab, dass eine jede nahezu einer Halbkugel gleicht (Fig. 26).

Bei kleineren, dotterarmen Eiern lässt sich während des zweiten und dritten Furchungsstadiums ein streng gesetzmässiges Verhalten in der Richtung, welche die sich bildenden Theilungsebenen zu einander einhalten, leicht erkennen.



Es halbirt nämlich stets die zweite Ebene die erste und schneidet sie rechtwinklig, die dritte Ebene aber steht wieder senkrecht auf den beiden ersten und geht durch die Mitte der Achse hindurch, in welcher sie sich schneiden. Wenn man nun die Enden dieser Achse als Pole des Eies betrachtet, so kann man die beiden ersten Theilungsebenen als meridionale, die dritte als eine äquatoriale bezeichnen. Es empfiehlt sich ferner, nach dem Vorschlag von GRÖNROOS und SOBotta auch noch andere Bezeichnungen der mathematischen Geographie zu entnehmen und Furchen, welche dem Aequator parallel verlaufen und daher den Breitengraden der Erdkugel in ihrer Richtung entsprechen, Latitudinalfurchen zu nennen. Theilebenen endlich, welche der Oberfläche des Eies parallel gerichtet sind und demnach ein oberflächlich gelegenes von einem mehr central befindlichen Theilstück trennen, können tangentielle heissen.

Die streng gesetzmässige und regelmässige Stellung, welche die drei ersten Theilebenen zu einander einhalten, wird durch ein Wechselverhältniss bedingt, in welchem Kern und Protoplasma zu einander stehen. Hierbei sind folgende zwei Regeln zu beachten: 1) Die Theilungsebene halbirt stets rechtwinklig die Achse der Spindel. 2) Die Achse der Kernspindel steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des sie umhüllenden, protoplasmatischen Körpers, und zwar so, dass die beiden Pole des Kerns sich in der Richtung der grössten Protoplasmanmassen einstellen. So kann z. B. in einer Kugel, in welcher das Protoplasma gleichmässig vertheilt ist, die central gelegene Spindel in der Richtung eines jeden Radius zu liegen kommen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe liegt die Kernachse parallel zur Oberfläche in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur im längsten Durchmesser.

Um nun nach diesen allgemeinen Bemerkungen auf unseren zu erklärenden Fall zurückzukommen, so bildet jede Tochterzelle, wenn die erste Theilung abgelaufen ist, eine Halbkugel. Nach unserer Regel kann die Tochterspindel sich nicht vertical zur Grundfläche der Halbkugel stellen, sondern muss parallel zu ihr gerichtet sein, so dass ein Zerfall in zwei Quadranten erfolgen muss. Hierauf muss die Spindelachse wieder mit der Längsachse des Quadranten zusammenfallen, wodurch dieser in zwei Octanten zerlegt wird.

Von dem eben geschilderten Theilungsvorgang giebt es einige wichtige Abweichungen, die zwar die feineren, auf den Kern sich beziehenden Vorgänge unberührt lassen, aber die Form der Theilstücke betreffen, in welche das Ei zerlegt wird. Die Abweichungen werden hervorgerufen, wie jetzt im Einzelnen noch genauer durchgeführt werden soll, durch den verschiedenen Gehalt der Eier an Reservestoffen und durch ihre früher beschriebene, verschiedenartige Vertheilung. Man kann die hierdurch bedingten Formen des Furchungsprocesses, obwohl sie durch Uebergänge verbunden sind, zweckmässiger Weise in zwei Abtheilungen und jede Abtheilung in zwei Unterabtheilungen sondern.

Zu der ersten Abtheilung rechnet man solche Eier, welche durch den Theilungsprocess vollständig zerlegt werden. Man be-

zeichnet daher die Theilung als eine totale und unterscheidet, je nachdem die Stücke von gleicher oder von ungleicher Grösse werden, als Unterarten eine äquale oder gleichmässige und eine inäquale oder ungleichmässige Theilung.

Der totalen stellt man die partielle Theilung gegenüber. Sie findet sich bei Eiern, welche mit sehr reichlichem Dottermaterial versehen und daher von beträchtlicher Grösse sind, und bei welchen gleichzeitig die schon früher beschriebene Sonderung in einen aus Bildungsdotter und in einen aus Nahrungsdotter bestehenden Theil deutlich eingetreten ist. Hier erfährt nun bloss der Bildungsdotter einen Zerklüftungsprocess, während die Hauptmasse des Eies, der Nahrungsdotter, ungetheilt und von den embryonalen Entwicklungsvorgängen im Ganzen unberührt bleibt; daher der Name theilweise oder partielle Theilung. Sie zerfällt wieder in die beiden Untertypen der discoidalen und der superficialen Theilung, je nachdem der Bildungsdotter als Scheibe dem Nahrungsdotter aufliegt oder den letzteren als dicke Rindenschicht umhüllt. REMAK hat die Eier, die sich total theilen, als holoblastische, dagegen die Eier mit partieller Theilung als meroblastische bezeichnet.

Wir können daher folgendes Theilungsschema aufstellen:

I. Typus. Totale Theilung	}	
a) äquale	"	} holoblastische Eier
b) inäquale	"	
II. Typus. Partielle	"	
a) discoidale	"	} meroblastische Eier
b) superficiale	"	

#### Erster Typus.

##### a) Die totale äquale Theilung.

Der Typus der äqualen Theilung, mit deren Merkmalen wir schon in den einleitenden Betrachtungen zu diesem Kapitel bekannt geworden sind (Fig. 23), ist am häufigsten bei den Wirbellosen anzutreffen. Unter den Wirbelthieren wird er nur beim Amphioxus und bei den Säugethieren beobachtet. Da indessen bei ihnen schon frühzeitig geringe Verschiedenheiten in der Grösse der Embryonalzellen hervortreten, sind mehrere Forscher veranlasst worden, auch die Theilung des Amphioxus und der Säugethiere als inäquale zu bezeichnen. Wenn ich diesem Vorschlag nicht gefolgt bin, so geschah es aus dem Grunde, weil die Unterschiede zwischen den Zellen nur geringfügiger Art sind, weil der Kern in der Eizelle und ebenso in ihren Theilstücken noch central liegt, und weil die einzelnen Theilungsarten überhaupt nicht scharf abzugrenzen, sondern durch Uebergänge verbunden sind.

Gewöhnlich bildet sich schon nach den ersten Theilungen im Inneren des Keimes eine kleine Höhle aus dadurch, dass die Zellen sich abrunden, ein wenig auseinanderweichen und Flüssigkeit nach innen absondern. Im weiteren Verlauf der Theilung beginnt die Keimhöhle oder, wie sie früher genannt wurde, die Furchungshöhle sich mehr und mehr auszuweiten und bei dem Amphioxus (Fig. 27) und den Säugethieren sogar von sehr ansehnlichen Dimensionen zu werden, wodurch die Oberfläche der ganzen Keimform natürlich in entsprechendem Maasse vergrössert wird.



Man hat den aus dem Ei durch Theilung entstehenden Zellhaufen, je nachdem es sich um die ersten oder späteren Stadien handelt, als Maulbeerkugel (Morula) (Fig. 23, letztes Stadium) und als Keimblase (Blastula) (Fig. 27) unterschieden. Von einer Morula (Fig. 23) spricht man, solange die Keimhöhle noch nicht oder nur wenig ausgebildet ist, und solange die Embryonalzellen noch wenig zahlreich und daher ziemlich gross sind, locker an einander schliessen und an der Oberfläche als kleine Höcker, wie die Körner einer Maulbeerfrucht, hervortreten. Dagegen nennt man die Keimform eine Blastula, sowie im weiteren Verlauf des Theilungsprocesses der Hohlraum im Innern erheblich grösser geworden ist und die Oberfläche wieder eine glattere Beschaffenheit erhalten hat. Sowie nämlich die Zellen zahlreicher und kleiner geworden sind, ordnen sie sich zu einer einfachen Schicht, wie nebenstehende Figur von der Keimblase des Amphioxus lehrt (Fig. 27), an der Oberfläche an, schliessen, wo sie seitlich an einander grenzen, fest zusammen und schneiden nach aussen mit einer glatten Oberfläche ab. Sie haben jetzt, wenn wir uns eines Ausdruckes bedienen wollen, welcher in der Histologie für eine derartige Zellenanordnung gebraucht wird, ein Epithel gebildet.

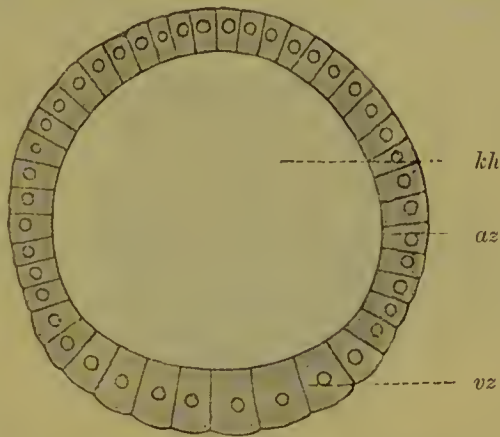


Fig. 27. Keimblase des Amphioxus. Nach HATSCHKEK. *kh* Keimblasenhöhle, *az* animale, *vz* vegetative Zellen.

#### b) Die totale, inäquale Theilung.

Die zweite Form der totalen Eitheilung wird unter den Wirbeltieren bei den Cyclostomen, bei einzelnen Gauoiden (Stör) und bei den Amphibien angetroffen, deren Eier schon dotterreicher und grösser, etwa vom Umfang eines Hirsekorns bis einer Erbse sind.

Als Grundlage der Beschreibung möge das Ei des Frosches dienen, dessen Bau schon früher besprochen wurde. Bald nach der Ablage in das Wasser und nach eingetretener Befruchtung richtet sich seine pigmentirte oder animale Hälfte unter Aufquellung der Gallerthülle nach oben, weil sie mehr Protoplasma und kleinere Dotterkugeln enthält und leichter als die vegetative Hälfte ist. Die Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der verschiedenen Dotterbestandtheile bedingt auch eine veränderte Lage des Furchungskerns. Während dieser in allen Fällen, in denen die Reservestoffe gleichmässig vertheilt sind, eine centrale Lage einnimmt, rückt er überall, wo sich das Ei aus einer an Dottermaterial reicheren und aus einer an Protoplasma reicheren Hälfte zusammensetzt, in das Bereich der letzteren hinein. Beim Froschei findet man ihn daher in der pigmentirten, nach oben gelegenen Hemisphäre.

Wenn sich hier der Kern zur Theilung anschickt, kann sich seine Achse nicht mehr in jedem beliebigen Radius des Eies einstellen; in Folge der ungleichmässigen Vertheilung des Protoplasma im Eiraum



steht er unter dem Einfluss des protoplasmareicheren, pigmentirten Theils des Eies, welcher wegen seiner geringeren specifischen Schwere wie eine Calotte dem an Dotterplättchen reicheren Theil aufliegt und auf ihm horizontal ausgebreitet ist. In einer horizontalen Protoplasmascheibe aber kommt die Kernspindel nach den früher (S. 31) angegebenen Regeln horizontal zu liegen (Fig. 28 *sp*); mithin muss die

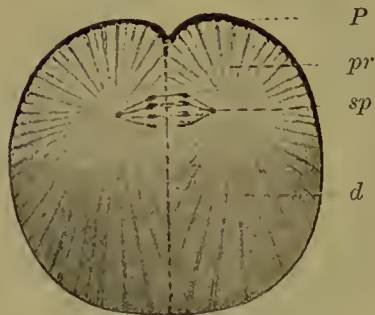


Fig. 28.



Fig. 29.

Fig. 28 u. 29. Schema der Theilung des Froscheies.

Fig. 28 Erstes Theilungsstadium. Fig. 29 Drittes Theilungsstadium. Die vier Theilstücke des zweiten Theilungsstadiums beginnen durch eine Aequatorialfurche in acht Stücke zu verfallen. *P* pigmentirte Oberfläche des Eies am animalen Pol; *pr* protoplasmatischer, *d* dotterreicher Theil des Eies; *sp* Kernspindel.

Theilungsebene sich in verticaler Richtung bilden. Zuerst beginnt sich eine kleine Furche am animalen Pole zu zeigen, weil dieser mehr unter dem Einfluss der ihm genäherten Kernspindel steht und mehr Protoplasma enthält, von welchem die Bewegungserscheinungen bei der Theilung ausgehen. Die Furche vertieft sich langsam nach abwärts und schneidet nach dem vegetativen Pole zu durch.

Durch den ersten Theilungsact erhalten wir zwei Halbkugeln (Fig. 30, 2), von denen eine jede aus einem protoplasmareicheren, nach oben gerichteten und einem nach abwärts gekehrten, protoplasmärmeren Quadranten zusammengesetzt ist. Dadurch wird die Lage des Kerns, wenn er sich zur zweiten Theilung anschickt, wieder fest bestimmt. Den Kern haben wir nach der von uns oben aufgestellten Regel im protoplasmareicheren Quadranten aufzusuchen; zu seiner Längsachse muss sich die Achse der Spindel parallel einstellen, sie muss also horizontal zu liegen kommen. Die zweite Theilungsebene ist daher, wie die erste, lothrecht und schneidet sie rechtwinklig.

Nach Ablauf der zweiten Theilung besteht das Amphibienei aus 4 Quadranten (Fig. 53, 4), die durch verticale Theilungsebenen von einander getrennt sind und zwei ungleichwerthige Pole besitzen, einen protoplasmareicheren, leichteren, nach oben gerichteten und einen dotterreicheren, schwereren, nach abwärts gekehrten. Beim äqual sich theilenden Ei sahen wir, dass auf dem dritten Theilungsstadium die Achse der Kernspindel sich parallel zur Längsachse des Quadranten einstellt. Das ist auch hier in einer etwas modificirten Weise der Fall. Wegen des grösseren Protoplasmaeichthums der oberen Hälfte des Quadranten kann die Spindel nicht wie bei dem äqual sich furchenden Ei in die Mitte zu liegen kommen, sondern muss dem animalen Pole des Eies mehr genähert sein (Fig. 29 *sp*). Ferner steht sie genau vertical, da die 4 Quadranten des Amphibieneies wegen der ungleichen Schwere

ihrer beiden Hälften im Raume fest orientirt sind. In Folge dessen muss jetzt die dritte Theilungsebene eine horizontale werden, ferner muss sie oberhalb des Aequators der Eikugel mehr oder minder nach ihrem animalen Pole zu gelegen sein (Fig. 30, 8). Die Theilproducte sind von sehr ungleicher Grösse und Beschaffenheit und sind der Grund, warum man diese Form der Furchung als eine inäquale bezeichnet hat. Die 4 nach oben gelegenen Segmente sind kleiner und dotterärmer, die 4 unteren viel grösser und dotterreicher; nach den Polen, denen sie zugekehrt sind, werden sie als animale und vegetative Zellen unterschieden.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird der Unterschied zwischen den animalen und den vegetativen Zellen immer grösser, da die Zellen um so rascher und häufiger sich theilen, je protoplasmareicher sie sind. Auf dem vierten Stadium werden zuerst die 4 oberen

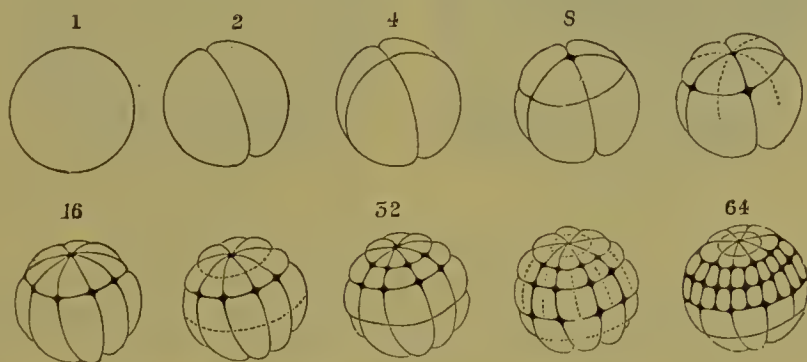


Fig. 30. Furchung von *Rana temporaria* nach ECKER.

Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Anzahl der in dem betreffenden Stadium vorhandenen Segmente an.

Segmente durch meridionale, verticale Furchen in 8 zerlegt, erst nach einiger Zeit zerfallen in derselben Weise auch die 4 unteren, so dass jetzt das Ei aus 8 kleineren und 8 grösseren Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 30, 16). Nach einer kurzen Ruhepause theilen sich abermals zuerst die 8 oberen Segmente, und zwar jetzt durch eine latitudinale Furche, und etwas später zerlegt eine ähnliche Furche auch die 8 unteren Segmente (Fig. 30, 32). In gleicher Weise zerfallen die 32 Segmente in 64 (Fig. 30, 64). Auf den nun folgenden Stadien werden die Theilungen in der animalen Hälfte der Eikugel noch mehr als in der vegetativen beschleunigt. Während die 32 animalen Zellen durch zwei rasch auf einander folgende Theilungen schon in 128 Stücke zerlegt sind, findet man in der unteren Hälfte noch 32 Zellen, die in Vorbereitung zur Theilung begriffen sind. So kommt es, dass als Endresultat des Theilungsprocesses eine Morula mit ganz ungleichwerthigen Hälften entsteht, mit einer nach oben gelegenen, animalen Hälfte aus kleinen, pigmentirten Zellen und mit einer vegetativen Hälfte aus grösseren, dotterreichen, hellen Zellen.

Im Hinblick auf den Verlauf der inäqualen Furchung und auf eine Reihe anderer Erscheinungen lässt sich ein zuerst von BALFOUR formulirtes Gesetz aufstellen, dass die Schnelligkeit der Theilung proportional ist der Concentration des im Theilungsstück befindlichen Protoplasma. Protoplasmareiche



Zellen theilen sich rascher als solche, die mit viel Dottermaterial beladen sind.

Schon auf dem Stadium der Achttheilung ist eine ganz kleine Keimhöhle durch Auseinanderweichen der 8 Stücke entstanden. Sie

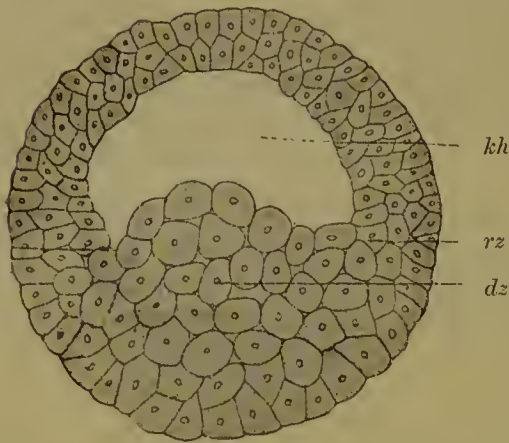


Fig. 31. Keimblase von *Triton taeniatus*.  
*kh* Keimblasenhöhle, *dz* dotterreichere  
 Zellen, *rz* Randzone.

vergrössert sich von da an in gleichem Schritt mit der Vermehrung der Zellen. In Folge der ungleichen Grösse der letzteren kommt sie aber hier im Unterschied zu den äqual sich theilenden Eiern excentrisch näher an den animalen Pol der Morula zu liegen. Dementsprechend ist dann später auch die Keimblase abgeändert (Fig. 31). Ihre Wand, die gewöhnlich aus mehreren Lagen von Zellen aufgebannt wird, zeigt wegen der sehr verschiedenen Grösse der animalen und der vegetativen Zellen eine sehr ungleiche Dicke. Am animalen Pole ist sie dünn, am vegetativen dagegen so stark, dass von hier ein

Höcker, der aus grossen Dotterzellen zusammengesetzt ist, in die Keimblasenhöhle weit vorspringt, sie nicht unerheblich einengt und ihre excentrische Lage bedingt. Auch die Keimblase ist polar differenzirt und inäqual entwickelt. Den dünnen Wandtheil können wir als ihre Decke, den dicken Theil als ihren Boden bezeichnen.

### Zweiter Typus.

#### a) Die partielle discoidale Theilung.

Unter den Wirbelthieren kommt der jetzt zu besprechende, sehr abweichende Theilungstypus bei den Teleostiern, Selachiern, Reptilien und Vögeln vor, deren Eier zum Theil wenigstens die grössten Dimensionen erreichen und den höchsten Gehalt an Deutoplasma aufweisen.

Für die Darstellung der discoidalen Furchung bietet uns das Hühnerei ein classisches Beispiel. An ihm läuft der gesammte Furchungsprocess noch innerhalb der Eileiter in dem Zeitraum ab, in welchem der Dotter mit einer Eiweisschülle und einer Kalkschale umgeben wird; er bleibt ganz und gar auf die aus Bildungsdotter bestehende Keimscheibe beschränkt, so dass der grösste Theil des Eies, welcher den Nahrungsdotter enthält, ungetheilt bleibt und später in ein Anhängsel des Embryo, den sogenannten Dottersack, eingeschlossen und allmählich als Nahrungsmaterial aufgebraucht wird. Wie beim Froschei die pigmentirte animale Hälfte, so schwimmt auch beim Hühnerei, man mag es wenden, wie man will, die Keimscheibe obenauf, da sie der leichtere Theil ist. Wie beim Froschei die zwei ersten Theilungsebenen verticale sind und am animalen Pole beginnen, so treten auch beim Hühnerei (Fig. 32) in der Mitte der Scheibe eine erste und eine zweite meridionale Furche auf, welche sich unter rechtem Winkel schneiden, und dringen von oben her in verticaler Richtung in die Tiefe. Während aber beim Froschei die erste Theilungsebene bis zum entgegengesetzten



Pole durchschneidet, theilt sie beim Hühnerei nur die Keimscheibe in 2 gleiche Segmente, welche mit breiter Basis der ungetheilten Dottermasse aufsitzen und dadurch noch unter einander in Substanzverbindung stehen. Hierauf wird jedes der 4 Segmente noch einmal von einer mehr in meridionaler Richtung verlaufenden Furche halbirt. Die so entstandenen Theilstücke entsprechen Kreisabschnitten, die im Centrum der Keimscheibe mit spitzen Enden zusammenstossen und mit ihren breiten Enden nach der Peripherie gewandt sind. Von jedem



Fig. 32.



Fig. 33.

Fig. 32. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vier Segmenten. Nach KÖLLIKER.

Fig. 33. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit elf Segmenten. Nach KÖLLIKER.

der Segmente wird dann die Spitze durch eine dem Aequator der Eikugel parallel gerichtete, also latitudinale Furche abgetrennt, wodurch central gelegene, kleinere und grössere, periphere Theilstücke entstehen (Fig. 33). Indem von nun an meridionale und latitudinale Furchen gewöhnlich alternirend auftreten, zerfällt die Keimscheibe in immer zahlreichere Stücke, welche so angeordnet sind, dass die kleineren im Centrum der Scheibe, also unmittelbar am animalen Pole, die grösseren nach der Peripherie zu liegen (Fig. 34). Die letzteren werden als Randsegmente bezeichnet; sie sind in der Peripherie von der ungetheilten Dottermasse nicht abgegrenzt. Von einander werden sie durch frei auslaufende meridionale Furchen getrennt. Ihre Anzahl im Umkreis der Keimscheibe nimmt mit der fortschreitenden Furchung continuirlich zu, indem die auf früheren Stadien grossen und wenigen Randsegmente durch immer neu auftretende meri-



Fig. 34. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vielen Randsegmenten. Nach KÖLLIKER.

dionale Furchen fortwährend ihrer Länge nach halbirt werden (vergl. Fig. 33 und 34). Dabei werden gleichzeitig von ihren polwärts gerichteten, spitzen Enden durch latitudinale Furchen kleine Stücke abgetrennt, durch welche der von den Randsegmenten wie von einem Strahlenkranz eingeschlossene kleinzellige Bezirk der Keimscheibe fortwährend an seinem Rande einen neuen Zuwachs erhält und sich in der Fläche weiter ausbreitet.

Eine eingehendere Besprechung verlangt jetzt noch das Verhältniss, in welchem die bisher nur nach der Oberflächenansicht beschriebenen Furchungsstücke zu der darunter liegenden Dottermasse stehen. — Eine Zeit lang hängen die ersten 16 Segmente nach innen zu mit der tieferen, ungetheilten Schicht der Keimscheibe continuirlich zusammen; sie sind nur seitlich durch die an der Oberfläche sichtbaren Furchen von einander abgegrenzt. Dies ändert sich erst vom fünften Theilstadium an. In den kleineren centralen Segmenten der Scheibe stellen sich jetzt die Kerne, bei ihrer Umwandlung in Spindeln, in der Richtung des Eiradius ein, so dass die Theilebenen sich tangential zur Oberfläche des Eies ausbilden und zwei Theilstücke von einander sondern müssen, von welchen das eine nach aussen, das andere nach innen gelegen ist. Das erstere ist allein allseitig als Embryonalzelle isolirt, das letztere dagegen hängt wieder an seiner Basis, wie vorher das ganze Segment, mit der ungetheilten Dottermasse zusammen. Mit dem Auftreten tangentialer Theilebenen beginnt die Keimscheibe zuerst in einem kleinen Bezirk des animalen Poles, dann von hier in grösserer Ausdehnung nach der Peripherie zu zweischichtig und später mehrschichtig zu werden (Fig. 35).

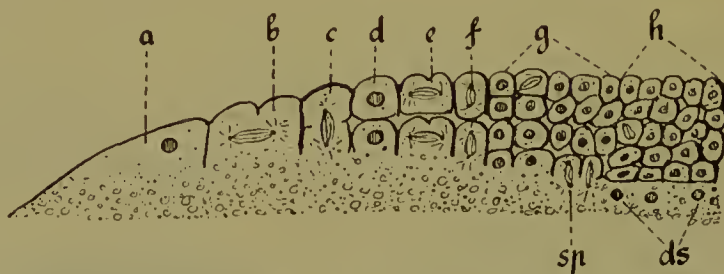


Fig. 35. Die Abfurchung der Keimscheibe eines meroblastischen Eies in einem Schema dargestellt.

*ds* Dottersyncytium; *sp* in radialer Richtung eingestellte Spindel.

Der ganze Vorgang, welcher für den Furchungsprocess der Eier der Selachier, Reptilien und Vögel charakteristisch ist, lässt sich durch das obenstehende Schema, welches nach einem von SOBOTTA gegebenen Beispiel von mir entworfen ist, recht anschaulich machen. Das Schema (Fig. 35) giebt einen Durchschnitt durch eine schon ziemlich weit abgefurchte Vogel-Keimscheibe. Links sieht man ein noch relativ grosses Randsegment (*a*), welches mit der darunter liegenden Dotterschicht an seiner Basis zusammenhängt. Auf einem vorausgegangenen Stadium hat sich von dem Randsegment, welches damals noch grösser war und weiter centralwärts begann, das Segment (*b*) durch eine latitudinale Furche abgetrennt, aber dabei den Zusammenhang mit dem Dotter ebenfalls noch bewahrt. Durch meridionale und latitudinale Furchen, die mit einander abwechseln, zerfällt es weiterhin in kleinere Stücke, etwa von der Form, wie es das mehr centralwärts gelegene und daher



schon etwas ältere Segment (*c*) zeigt. In diesem hat sich die Kernspindel in der Richtung des Eiradius eingestellt, so dass sie bald durch eine tangentielle Theilebene in eine allseitig abgegrenzte oberflächliche und eine darunter gelegene Hälfte zerfallen wird, was in den mehr central gelegenen Zellenreihen (*d*, *e*, *f*) schon eingetreten ist. Durch Theilebenen, die sich in den drei Richtungen des Raumes bald meridional, bald latitudinal, bald tangential vollziehen, sind in den Bezirken *g—h* noch kleinere Furchungszellen entstanden, welche jetzt in vier Schichten über einander liegen. Dabei haben die untersten Stücke (von *d—g*) immer noch, wie die Randsegmente, ihren Zusammenhang mit dem Dotter bewahrt,

Den Process, welcher darin besteht, dass sich bei der Theilung von Segmenten, die an der unteren Fläche und am Rand der Keimscheibe liegen, Zellen allmählich vom Dotter ganz abschnüren und zur Vergrösserung der Keimscheibe an ihrem Rande und in ihrer Dicke beitragen, hat man als Nachfurchung oder verspätete Furchung bezeichnet. Sie dauert eine gewisse Zeit an und hört wahrscheinlich erst dann auf, wenn der Bildungsdotter ganz in Zellen zerlegt und die Grenze des protoplasmarmen Nahrungsdotters erreicht ist. Jetzt kommt es zu einer schärferen

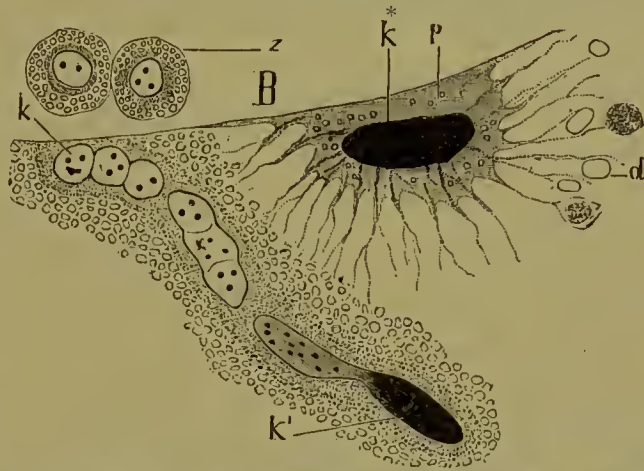


Fig. 36. Randsyncytium von *Pristiurus*, unterhalb der Keimhöhle *B* gelegen. Nach RÜCKERT.

*z* Embryonalzellen, *k* oberflächliche, helle Kerne, *k¹* Kern aus der Tiefe, *k\** chromatinreicher Randkern, grossentheils vom umgebenden Dotter befreit, um die Ausläufer des Protoplasmamantels zu demonstrieren, *d* Dotterplättchen.

Sonderung zwischen Keimscheibe und Dottermaterial. Ferner bleiben

bei den letzten in tangentialer Richtung erfolgenden Zellabschnürungen Kerne in grösserer Anzahl in der Grenzschrift des unter der Keimscheibe ausgebreiteten Nahrungsdotters zurück (Fig. 35 *ds*). Eingebettet in einen Hof von Protoplasma, von welchem verzweigte Ausläufer zwischen die Dotterkugeln und Dotterschollen ausstrahlen (Fig. 36 *k\**), sind sie von RÜCKERT unter dem Namen der Merocyten beschrieben worden. — Von H. VIRCHOW wird die unter dem zelligen Keim ausgebreitete, mit Kernen versehene, oberflächliche Schicht des Nahrungsdotters als Dottersyncytium bezeichnet und an ihm der centrale Theil, weil er sich früher abgrenzt und gewöhnlich ärmer an Kernen ist, als centrales Syncytium von einem kernreicheren, an der Peripherie der Keimscheibe ausgebreiteten Randsyncytium (Periblast, AGASSIZ und WHITMAN) unterschieden.

Die im Syncytium eingeschlossenen Kerne vermehren sich noch eine Zeit lang durch directe Theilung; dann erleiden sie im Dotter eigenthümliche Veränderungen in ihrer Structur, erreichen oft, besonders in dem Ei der Teleostier, eine nicht unbeträchtliche Grösse, werden stark gelappt und scheinen nur noch einer amitotischen Ver-



mehrung (ZIEGLER) fähig zu sein. An der Bildung der Keimblätter, mithin auch an der Bildung des embryonalen Körpers, nehmen sie weiter keinen Antheil und haben wohl nur noch bei der Verarbeitung und Resorption des Dotters (H. VIRCHOW) eine Rolle zu spielen. In dieser Weise stellt die Schicht, in welcher die Dotterkerne liegen, das sogenannte Dottersyncytium, ein wichtiges Bindeglied zwischen dem gefurchten Keim und dem ungefurchten Nahrungsdotter, her.

Die oben eingehender beschriebene Nachfurchung und das sich später im Anschluss an sie ausbildende Dottersyncytium (Periblast, Merocyten) sind Erscheinungen, die in den meroblastischen Eiern durch die übermächtige Ausbildung des Dottermaterials hervorgerufen sind.

Wenn wir am Schluss des Abschnittes einen Vergleich zwischen der partiellen und der inäqualen Furchung anstellen, zu deren Beschreibung wir uns der Eier des Hühnchens und des Frosches bedient haben, so ist es nicht schwer, die erstere von der letzteren abzuleiten und eine Ursache für ihre Entstehung aufzufinden. Die Ursache ist dieselbe, welche auch die Entstehung der inäqualen aus der äqualen Furchung veranlasst hat; es ist die stärkere Ansammlung von Deutoplasma, die hiermit Hand in Hand gehende Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der Eisubstanzen und die Veränderung in der Lage des Furchungskerns. Der beim Froschei noch in einem Uebergangsstadium befindliche Differenzirungsprocess ist beim Hühnerei (Fig. 6) zu Ende geführt. Die dort schon am animalen Pole reichlicher angesammelte, protoplasmatische Substanz hat sich hier in noch höherem Grade concentrirt und hat sich damit zugleich als eine den Furchungskern einschliessende Scheibe vom Nahrungsdotter abgesetzt. Dieser, in ungeheurer Menge am entgegengesetzten Pole angehäuft, ist in Folge der Sonderung relativ arm an protoplasmatischer Substanz, welche die Lücken zwischen den grossen Dotterkugeln nur spärlich ausfüllt.

Da nun beim Theilungsprocess die Bewegungserscheinungen vom Protoplasma und vom Kern ausgehen, das Deutoplasma sich aber passiv verhält, so kann bei den meroblastischen Eiern die active Substanz die passive nicht mehr bewältigen und mit in Stücke zerlegen. Schon beim Froschei (Fig. 28 u. 29) macht sich ein Uebergewicht des animalen Poles beim Furchungsprocess bemerkbar; in seinem Bereich liegt der Kern, treten die Strahlenfiguren im Protoplasma auf, fängt die erste und zweite Theilungsebene sich zu bilden an, während sie am vegetativen Pole zuletzt durchschneidet; ferner laufen dort während der späteren Stadien die Theilungsprocesse rascher ab, so dass ein Gegensatz zwischen kleineren, animalen und grösseren, vegetativen Zellen entsteht (Fig. 30). Beim Hühnerei hat das Uebergewicht des animalen Poles das Extrem erreicht; die Sonderung in zwei Substanzen, die an dem Entwicklungsprocess in sehr ungleichem Maasse betheilig sind, in Bildungsdotter und Nahrungsdotter, ist auf das schärfste durchgeführt. Die Theilungsfurchen beginnen nicht nur am animalen Pole, sondern bleiben auch auf den an ihn angrenzenden Bezirk beschränkt (Fig. 32—35). Auf der einen Seite erhalten wir so eine Scheibe aus kleinen animalen Zellen, auf der anderen Seite eine mächtige, ungetheilte Dottermasse, welche den grösseren, vegetativen Zellen des Froscheies entspricht. Die in der Peripherie und unter der Keimscheibe zerstreuten Dotter-

kerne (Fig. 35 *ds n. 36*) sind den Kernen der vegetativen Zellen des Froscheies gleichwerthig.

Auch bei den meroblastischen Eiern mit Keimscheibe lässt sich eine Art von Keimblasenstadium unterscheiden (Fig. 37). Denn bald treten zwischen der untersten Lage der Embryonalzellen und dem centralen Dottersyncytium kleine, mit gelösten Albuminaten erfüllte Spalträume auf, fließen unter einander zusammen und bilden je nach der Thierart eine bald kleinere, bald grössere Keimhöhle (*B*). Die Blastula hat hier das Eigenthümliche, dass nur ein sehr kleiner Theil ihrer Wand, die Keimscheibe, aus Zellen besteht, während der übrige ausserordentlich verdickte Theil der Blasenwand Nahrungsdotter ist. Jener ist der Decke, dieser dem Boden der Froschkeimblase zu vergleichen.

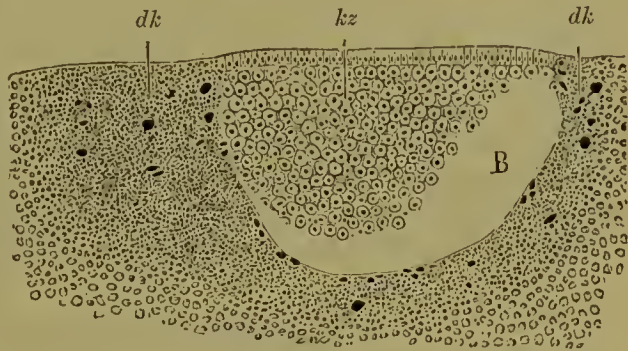


Fig. 37. Medianschnitt durch eine Keimblase von *Pristiurus*. Nach RÜCKERT. Rechts liegt das embryonale hintere Ende.

*B* Keimblasenhöhle, *dk* Dotterkerne, *kz* Keimzellen.

#### b) Die partielle, superficiale Theilung.

Die zweite Unterart der partiellen Furchung wird im Stamm der Arthropoden häufig beobachtet; sie tritt namentlich bei Eiern auf, bei denen eine central gelegene Masse von Nahrungsdotter von einer Rindenschicht von Bildungsdotter eingeschlossen ist. Mannigfache Variationen sind hier möglich, so wie sich auch Uebergänge zur äqualen und inäqualen Furchung finden. Wenn der Verlauf ein recht typischer ist, so liegt der Furchungskern, von einer Protoplasmahülle umgeben, in der Mitte des Eies im Nahrungsdotter; hier theilt er sich in 2 Tochterkerne, ohne dass eine Theilung der Eizelle auf dem Fusse folgt (Fig. 38). Die Tochterkerne theilen sich wieder in 4, diese in 8, 16, 32 Kerne

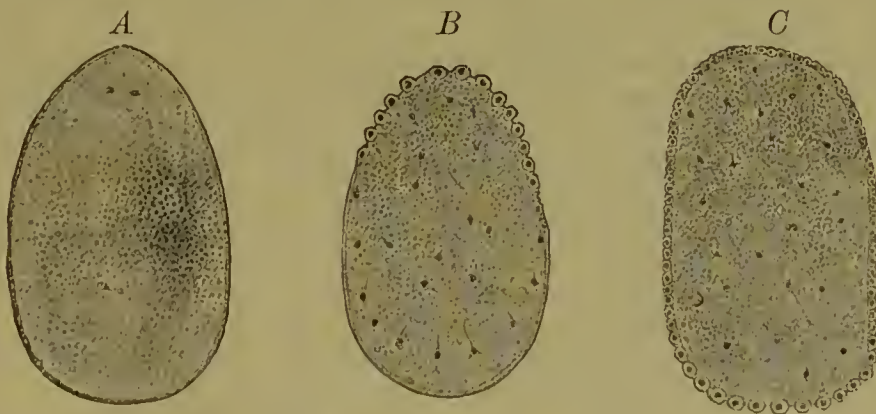


Fig. 38. Superficiale Furchung des Insecteneies (*Pieris crataegi*). Nach BOBRETZKY.

*A* Theilung des Furchungskerns. *B* Heraufrücken der Kerne zur Bildung der Keimhaut (Blastoderm). *C* Bildung der Keimhaut.



und so weiter, während das Ei als Ganzes immer noch ungetheilt bleibt (Fig. 38 *A*). Später rücken die Kerne auseinander, wandern zum grössten Theil allmählich an die Oberfläche empor und dringen in die protoplasmatische Rindenschicht ein, wo sie sich in gleichmässigen Abständen von einander anordnen. Erst von diesem Moment an beginnt die Rindenschicht in so viele Zellen zu zerfallen, als Kerne in ihr liegen; während der centrale Dotter ungetheilt bleibt (Fig. 38 *B* u. *C*). Letzterer ist daher plötzlich von einer aus kleinen Zellen gebildeten Blase oder einer Keimhaut eingeschlossen. Anstatt eines polständigen (telolecithalen) haben wir einen mittelständigen (centrolecithalen) Dotter. In diesem bleiben, wie bei den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere, einzelne Dotterkerne, in Protoplasma eingehüllt (Merocyten), zurück.

### Repetitorium zu Kapitel III.

1) Die nächste Folge der Befruchtung ist der Theilungs- oder Furchungsprocess, durch welchen das Ei in eine in geometrischer Progression wachsende Zahl von Embryonalzellen zerlegt wird.

2) Die Zerlegung des Eiinhalts in Theilstücke erfolgt bei den einzelnen Thierarten in einer verschiedenen Weise, was von der ursprünglichen Organisation der Eizelle, besonders von der Anordnung und Vertheilung des Protoplasma und des Deutoplasma abhängt.

3) **Schema** der verschiedenen Arten der Eitheilung:

**I. Totale Theilung.** (Holoblastische Eier.) Die meist kleinen Eier enthalten eine geringe oder mässige Menge von Reservestoffen und zerfallen vollständig in Tochterzellen.

**Aequale Theilung.** Sie findet sich bei Eiern mit geringem und gleichmässig vertheiltem Deutoplasma (alecithal); durch den Theilungsprocess entstehen im Ganzen gleich grosse Theilstücke (Amphioxus, Säugethiere).

**Inäquale Theilung.** Sie tritt bei Eiern ein, bei denen Deutoplasma reichlicher entwickelt und nach dem vegetativen Eipole zu concentrirt, der Furchungskern aber dem animalen, protoplasma-reicheren Pole genähert ist. Meist erst vom dritten Theilungsact an werden die Segmente von ungleicher Grösse (Cyclostomen, Amphibien).

**II. Partielle Theilung.** (Meroblastische Eier.) Die oft sehr grossen Eier enthalten beträchtliche Mengen von Deutoplasma. In Folge seiner ungleichen Vertheilung sondert sich der Eiinhalt in einen Bildungsdotter, an dem sich der Theilungsprocess allein vollzieht, und in einen Nahrungsdotter, der ungetheilt bleibt und zum Wachsthum der Organe aufgebraucht wird.

**Discoidale Theilung.** Sie tritt bei Eiern auf, die polar differenzirt und dabei in einen am vegetativen Pol angesammelten (polständigen) Nahrungsdotter und in einen den animalen Pol einnehmenden Bildungsdotter gesondert sind. Der Theilungsprocess bleibt allein auf den Bildungsdotter, die Keimscheibe, beschränkt und liefert eine Zellscheibe (Selachier, Teleostier, Reptilien, Vögel).

**Superficielle Theilung.** Sie findet sich bei Eiern mit mittelständigem Nahrungsdotter. In typischen Fällen theilt sich allein der in der Mitte des Eies gelegene Kern zu wiederholten Malen. Die so entstehenden, zahlreichen Tochterkerne rücken in die den centralen



Nahrungsdotter einhüllende Protoplasmarinde, die darauf in so viele Stücke zerfällt, als Kerne in ihr liegen. Es entsteht eine Keimhaut (viele Arthropoden).

4) Eier mit totaler Theilung werden als holoblastische, Eier mit partieller Theilung als meroblastische bezeichnet.

5) Die Richtung und Stellung der ersten Theilungsebenen ist eine streng gesetzmässige, in der Organisation der Zelle begründete; sie wird durch folgende drei Momente bestimmt:

Erstes Moment. Die Theilungsebene halbirt stets rechtwinklig die Achse des sich zur Theilung anschickenden Kerns.

Zweites Moment. Die Lage der Kernachse während der Theilung steht in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des umhüllenden Protoplasma.

In einer Protoplasmaugel kann die Achse der central gelagerten Kernspindel in der Richtung eines jeden Radius liegen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Scheibe liegt die Kernachse parallel zur Oberfläche in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen nur wieder im längsten Durchmesser.

Drittes Moment. Bei inäqual sich furchenden Eiern, die wegen ihres ungleichmässig vertheilten und polständigen Dottermaterials geocentrisch sind und daher eine bestimmte Gleichgewichtslage einnehmen, müssen die beiden ersten Theilungsebenen verticale und die dritte Theilungsebene eine horizontale, oberhalb des Aequators der Eikugel gelegene sein.

6) Während des Theilungsprocesses bildet sich zwischen den Embryonalzellen eine kleine, allmählich grösser werdende Höhle (die Keimhöhle oder Furchungshöhle) aus.

7) Die aus dem Theilungsprocess der Eier zunächst hervorgehenden Embryonalformen werden als Morula (Maulbeerkugel) und als Keimblase (Blastula) bezeichnet.

8) Die Morula geht der Blastula in der Entwicklung voraus, besteht daher aus weniger zahlreichen und grösseren Embryonalzellen, die noch locker an einander schliessen, an der Oberfläche als kleine Höcker, wie die Körner einer Maulbeerfrucht, hervortreten und nach Innen eine kleine Keim- oder Furchungshöhle umschliessen.

9) Die Blastula enthält einen grösseren, durch Ausdehnung der Keimhöhle der Morula entstandenen Hohlraum und setzt sich aus zahlreicheren, sehr klein gewordenen Embryonalzellen zusammen, die zu einer Epithelmembran mit glatter Oberfläche verbunden sind.

10) Entsprechend der verschiedenen ursprünglichen Organisation der Eier, des dadurch bedingten verschiedenen Verlaufs des Theilungsprocesses (siehe Schema), bietet auch das Stadium der Morula und Blastula bei den einzelnen Eiarten charakteristische Modificationen dar.

## VIERTES KAPITEL.

### Entwicklungsphysiologische Theorieen und Experimente.

#### 1. Die Idioplasmatheorie.

An die in den ersten 3 Kapiteln mitgetheilten Ergebnisse ausgedehnter und mühsamer Beobachtungen lassen sich Betrachtungen und Experimente anreihen, durch welche man auf den verschiedensten Wegen in das Geheimniss der geschlechtlichen Zeugung und Entwicklung noch tiefer einzudringen versucht hat.

Durch die Erkenntniss, dass Ei und Samenfaden einfache Zellen der Thierarten sind, in deren Geschlechtsorganen sie erzeugt werden, ist zwar die Präformationstheorie in ihrer alten Fassung endgültig beseitigt, nicht aber die wissenschaftliche Frage, deren Lösung sie geben sollte, selbst erklärt worden. Denn wenn auch das Ei nicht der spätere Organismus en miniature ist, wie es die Präformisten lehrten, so muss es doch die wesentlichen Ursachen für seine Entstehung oder, wie man sich gewöhnlich ausdrückt, die Anlage für die Hervorbringung einer ganz bestimmten Organismenart besitzen. Mit zwingender Naturnothwendigkeit geht aus jeder Art von Eizelle immer nur ein Organismus der gleichen Art hervor. In dem Stoff der Eizelle überträgt oder vererbt der Mutterorganismus seine Eigenschaften dem Kind. Das Gleiche gilt aber auch von der Substanz des Samenfadens. Denn das Kind erbt, ebenso wie von der Mutter, auch individuelle specifische Eigenschaften vom Vater. Am deutlichsten tritt dies bei der Bastardzeugung hervor, bei der Verbindung der Geschlechtsproducte von Individuen, die wegen Unterschieden in ihrer Organisation vom Systematiker zu verschiedenen Varietäten und Racen einer Art oder zu verschiedenen Arten und Gattungen gerechnet werden. Wenn ein Bastardproduct neben den Eigenschaften der Thierart, welcher das Ei angehört, auch die diesem ganz fremden Eigenschaften der zweiten Thierart, die als Männchen bei der Zeugung mitgewirkt hat, oft in seltsamer Combination zeigt und häufig sogar die letzteren noch schärfer als die ersteren hervortreten lässt, so kann die Uebertragung oder die Vererbung nur durch die so unendlich kleine Stoffmasse des Samenfadens geschehen sein. Ei- und Samenzelle repräsentiren also in gleicher Weise die Anlagen für ein neues Individuum, welches zwischen seinen beiden Erzeugern in seinen Eigenschaften die Mitte hält, also ein Mischproduct von beiden ist.

Andere Ueberlegungen ergeben, dass die Anlagesubstanz etwas ausserordentlich Complicirtes sein muss. So viele Millionen verschieden gestalteter Pflanzen- und Thierarten unsere Erde bevölkern, so viele



Arten von Keimzellen gibt es, deren jede von der anderen in dem Character ihrer Anlagesubstanz etwas verschieden sein muss, da jede den Grund für die besonderen Eigenschaften ihrer Species in sich einschliessen muss, auch wenn wir von diesen Dingen nichts wahrnehmen können. Ferner erwäge man, um sich einen Begriff von den wunderbaren Eigenschaften der Anlagesubstanz zu machen, wie ein Säugethier in vielen 100 000 Merkmalen von einem Vogel oder einer Eidechse verschieden ist; man erwäge, dass auch innerhalb einer Thierart die einzelnen Individuen wieder durch geringfügigere Unterschiede von einander abweichen, und dass alle diese grösseren und geringeren zahllosen Merkmale, durch welche sich Individuen unterscheiden, durch die Keimzellen auf die nachfolgenden Geschlechter vererbt werden!

Durch solche Ueberlegungen werden wir zu der Annahme gedrängt, dass jede Keimzelle ein hohes Maass von Organisation besitzen muss, welche für jede Organismenart eine verschiedene ist, ferner zu der Annahme, dass diese Organisation auf molecularem oder um mit NÄGELI zu reden, auf micellarem Gebiete, daher jenseits der Grenzen des für uns zur Zeit Wahrnehmbaren liegen muss; denn auch mit den stärksten Vergrösserungen sind wir gegenwärtig ausser Stande, in den Anlagesubstanzen Verschiedenheiten aufzufinden, welche uns als Erklärungsgrund für die sich später entwickelnden Artunterschiede dienen könnten.

Mit der Annahme, dass beiderlei Geschlechtszellen in gleicher Weise durch eine hochorganisirte Anlagesubstanz die Eigenschaften beider Eltern auf das neu sich bildende Geschöpf vererben, scheint die Thatsache in einem gewissen Widerspruch zu stehen, dass Eier und Samenfäden an Grösse und Gewicht so ungeheuer von einander abweichen und so ungleiche Beiträge zur Substanzmasse liefern, aus der sich das kindliche Geschöpf entwickelt. So beträgt nach einer Schätzung von THURET das Ei von Fucus an Masse so viel, wie 30—60 000 Samenfäden derselben Art. Zwischen thierischen Geschlechtsproducten aber sind die Unterschiede gewöhnlich tausend- und millionenmal grössere, z. B. zwischen dem Volum und Gewicht eines Eidotters vom Huhn und des dazu gehörigen Samenelements. Die Wirkung der vom Vater gelieferten minimalen Substanzmenge müsste sich — so sollte man meinen — gegenüber der Wirkung, die von der unendlichmal grösseren Stoffmasse des Eies ausgeht, gar keine Geltung verschaffen können.

Der hier liegende Widerspruch verlangt eine nähere Erklärung; sie ergibt sich aus der Annahme, dass die beiderlei Geschlechtsproducte aus Substanzen bestehen, die für die Vererbung elterlicher Eigenschaften von sehr ungleichem Werth sind, aus einer Substanz, welche Träger der erblichen Eigenschaften und in Ei- und Samenzelle in etwa äquivalenten Mengen vorhanden ist, und aus einer zweiten Substanz, welche für die Vererbung von Eigenschaften entweder von nur geringer oder gar keiner Bedeutung ist und welche im Samenfaden fast ganz fehlt, dagegen im Ei in ungeheurer Menge angehäuft. den oben hervorgehobenen Grössenunterschied bedingt. Die erstere hat NÄGELI als Idioplasma, die letztere als Ernährungsplasma bezeichnet, ohne indessen näher anzugeben, in welchen Bestandtheilen von Ei- und Samenzellen wir sie zu suchen haben.

Der aus theoretischen Erwägungen entsprungenen, bei NÄGELI in der Luft schwebenden Hypothese lässt sich indessen eine auf That-



sachen beruhende, feste Basis verleihen (OSCAR HERTWIG, E. STRASBURGER). Es gibt in der That in der reifen Ei- und Samenzelle eine minimale Menge von Substanz, welche den von der Hypothese geforderten Bedingungen entspricht und zugleich die wichtigste und auffälligste Rolle beim Befruchtungsprocess spielt. Sie ist in den sich zum Keimkern verbindenden Kernen von Ei- und Samenzelle enthalten, Kernen, die etwa von gleichem Volum und Gewicht sind, besonders aber in ihrem Chromatin. Denn die früher mitgetheilten Beobachtungen an *Ascaris megaloccephala bivalens* (VAN BENEDEN) haben klar gelehrt, dass sowohl der Samenkern als der Eikern aus 2 Kernsegmenten (Chromosomen) besteht und dass jeder von ihnen somit zum Aufbau des Keimkerns mit genau äquivalenten Stoffmengen, der eine mit 2 männlichen, der andere mit 2 weiblichen Kernsegmenten, beiträgt.

Dass die Zellkerne das Idioplasma oder — wie wir mit einem deutschen Namen auch sagen können — die Anlagesubstanz oder die Erbmasse bergen, dafür sprechen ausserdem noch zwei andere sehr wichtige Beobachtungen. Wie schon früher mitgetheilt, spalten sich die 2 männlichen und die 2 weiblichen Chromosomen des Keimkerns der Länge nach in 2 Tochtersegmente, die nach den beiden Polen der Kernspindel auseinanderweichen und, wenn das Ei sich in 2 Tochterzellen theilt, die Grundlage für ihre Kerne bilden. Den beiden ersten Theilproducten des Eies wird daher durch den complicirten Process der Karyokinese genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt. Es lässt sich annehmen, dass durch die weiteren Kerntheilungen die väterliche und die mütterliche Erbmasse, welche sich durch Wachsthum vermehrt, auch später auf die nach einander entstehenden Zellgenerationen in äquivalenten Mengen vertheilt werden. Die zweite Beobachtung betrifft die so eigenthümlichen Reifungsvorgänge der Ei- und Samenzelle, durch welche, wie wir uns früher ausdrückten, eine Reduction der Chromatinmasse auf die Hälfte eines Normalkerns herbeigeführt wird. Wir sahen hierin eine Vorbereitung für den Befruchtungsprocess, durch welchen verhindert werden soll, dass nicht bei jeder neuen Zeugung eine fortgesetzte Summirung zweier Erbmassen stattfindet. „Wenn bei jeder Fortpflanzung durch Befruchtung“, bemerkt NÄGELI, „das Volumen des irgendwie beschaffenen Idioplasma sich verdoppelte, so würden nach nicht sehr zahlreichen Generationen die Idioplasmakörper so sehr anwachsen, dass sie selbst einzeln nicht mehr in einem Spermatozoon Platz fänden.“

In dieser Weise erhalten eine Reihe sehr auffälliger Thatsachen, welche beim Studium des Zeugungsprocesses gewonnen worden sind, durch die Hypothese, dass die Erbmasse in den Kernen der Geschlechtszellen eingeschlossen sei, ihre einheitliche Erklärung.

Wenn Ei- und Samenzellen äquivalente Mengen von Idioplasma besitzen, so muss die gewaltige Grösse der ersteren auf einer Ansammlung nicht idioplasmatischer Substanzen beruhen. Dass zu diesen in erster Reihe die im Ei aufgespeicherten Reservestoffe gehören, die später als Nährmaterialien allmählich aufgebraucht werden, dürfte wohl von keiner Seite angefochten werden.

Indessen lässt sich noch die Frage aufwerfen, wie es kommt, dass sich zwischen den im Befruchtungsact zusammentretenden 2 Zellen

so auffällige Unterschiede in ihrer Grösse und Form ausgebildet haben? Hier dürfte Folgendes zur Orientirung dienen. Bei der Bildung eines entwicklungsfähigen Keimes, der durch Vereinigung zweier Zellen entsteht, kommen zwei Momente in Betracht, die mit einander concurriren und in einem Gegensatz zu einander stehen. Erstens müssen die Zellen, deren Erbmassen sich zu einer gemischten Anlagesubstanz vereinigen, selber in der Lage sein, sich aufzusuchen und zu verbinden. Zweitens aber ist es auch von Wichtigkeit, dass, wenn sich der Entwicklungsprocess eines Organismus in einem kurz bemessenen Zeitraum abspielen soll, gleich von Anfang an viel entwicklungsfähige Substanz vorhanden ist und nicht erst auf dem zeitraubenden Umweg der Ernährung von den sich bildenden und differenzirenden Embryonalzellen selbst herbeigeschafft zu werden braucht. Um dem ersten Zweck zu genügen, müssen die Geschlechtszellen beweglich und daher activ sein; für den zweiten Zweck dagegen müssen sie entwicklungsfähige Substanz ansammeln, sie müssen daher an Grösse zunehmen, was naturgemäss eine Beeinträchtigung ihrer Beweglichkeit zur Folge hat. Die Natur hat beide Zwecke erreicht, indem sie Eigenschaften, die in einem Körper unvereinbar, weil gegensätzlich zu einander sind, nach dem Princip der Arbeitstheilung auf die beiden zum Befruchtungsact sich verbindenden Zellen vertheilt hat. Sie hat die eine Zelle beweglich, activ, befruchtend, d. h. männlich, die andere Zelle dagegen passiv und empfangend, d. h. weiblich gemacht. Die weibliche Zelle hat die Aufgabe übernommen, für die Substanzen zu sorgen, welche zur Ernährung und Vermehrung des Zellprotoplasma bei einem raschen Ablauf der Entwicklungsprocesse erforderlich sind. Sie hat daher im Eierstock Dottermaterial, Reservestoffe für die Zukunft, in sich aufgespeichert und ist dementsprechend gross und unbeweglich geworden. Da nun aber zum Zustandekommen eines Entwicklungsprocesses noch die Vereinigung mit einer zweiten Zelle eines anderen Individuums erforderlich ist, ruhende Körper sich aber nicht vereinigen können, so hat sich zur Lösung dieser zweiten Aufgabe der männliche Elementartheil entsprechend verändert. Er hat sich zum Zweck der Fortbewegung und um die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle zu ermöglichen, in einen contractilen Faden umgebildet und, je vollkommener er seiner Aufgabe angepasst ist, um so mehr aller Substanzen vollständig entledigt, welche, wie z. B. das Dottermaterial oder selbst das Protoplasma, diesem Hauptzweck hinderlich sind. Dabei hat er zugleich auch eine Form angenommen, welche für den Durchtritt durch die Hüllen, mit welchen sich das Ei zum Schutz umgibt, und für das Einbohren in den Dotter die zweckmässigste ist.

Für die Richtigkeit unserer Auffassung sprechen vor allen Dingen die Verhältnisse im Pflanzenreiche. Man findet niederste Pflanzen, bei denen die beiden copulirenden Geschlechtszellen ganz gleichartig, nämlich klein und beweglich sind, und andere verwandte Arten, bei welchen sich eine allmählich erfolgende Differenzirung in der Weise beobachten lässt, dass die eine Zelle grösser, dotterreicher und unbeweglich, die andere dagegen kleiner und beweglicher wird. Hiermit hängt dann in selbstverständlicher Weise zusammen, dass jetzt das ruhende Ei von der schwärmenden Zelle aufgesucht werden muss. Von den so geschlechtlich differenzirten Zellelementen können wir die Ausdrücke „männlich und weiblich“ auf die in ihnen enthaltenen Kerne



übertragen, auch wenn sie an Masse ihrer Substanz einander äquivalent sind. Nur dürfen wir unter der Bezeichnung männlicher und weiblicher Kern nichts Anderes verstehen als einen Kern, der von einer männlichen oder von einer weiblichen Zelle abstammt.

## 2. Geschlechtliche Zeugung und Parthenogenese.

Dass die geschlechtliche Zeugung bei der Erhaltung des organischen Lebens eine sehr grosse Rolle spielt, lässt sich schon aus ihrer ausserordentlich weiten Verbreitung im ganzen Organismenreich schliessen. Denn selbst im Lebenscyclus niederster einzelliger Organismen, bei Infusorien, Rhizopoden, Gregarinen, Coccidien, bei niedersten Algen und Pilzen wird sie durch gründliche Untersuchungen immer häufiger nachgewiesen. Worin indessen ihre wesentliche Bedeutung besteht, welche Vortheile sie vor der ungeschlechtlichen Zeugung darbietet, bleibt nach wie vor in tiefes Dunkel gehüllt. Aus gewissen Erscheinungen der Inzucht und der Bastardbefruchtung, verglichen mit der Normalbefruchtung, scheint hervorzugehen, dass das Zeugungsproduct am besten gedeiht, wenn die zeugenden Individuen und in Folge dessen auch ihre Geschlechtszellen unbedeutend in ihrer Constitution oder Organisation von einander verschieden sind. Mit DARWIN könnte man dann den Nutzen der Befruchtung in der „Vermischung der unbedeutend verschiedenen physiologischen Elemente unbedeutend verschiedener Individuen“ erblicken oder mit SPENCER den „Hauptzweck der geschlechtlichen Zeugung darin suchen, eine neue Entwicklung durch Zerstörung des annähernden Gleichgewichts herbeizuführen, auf welchem die Molecüle der elterlichen Organismen angekommen sind“. Doch solche Erklärungen sind so unbestimmter und allgemeiner Art, dass sie keine besondere Befriedigung gewähren.

Ebenso müssen wir die Antwort auf eine Frage schuldig bleiben, warum in manchen Thierstämmen die geschlechtliche Zeugung für die Erhaltung des Lebens zu einer absoluten Nothwendigkeit geworden ist, während in anderen wieder geschlechtliche und ungeschlechtliche Zeugungsweise neben einander oder mit einander alternirend auftreten und in manchen Fällen sogar ungeschlechtliche Zeugung allein ausreicht. Besonders räthselhaft aber ist das Vorkommen der Jungferzeugung oder Parthenogenese im Stamm so hochorganisirter Thiere wie der Arthropoden. Unter Parthenogenese versteht man die Erscheinung, dass Eizellen, auch ohne befruchtet worden zu sein, sich zu neuen Geschöpfen zu entwickeln im Stande sind, wie es bei Aphiden, bei Bienen, bei manchen Krebsarten etc. beobachtet worden ist. Von grossem Interesse ist ein Unterschied, welcher sich zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern wahrnehmen lässt, wenn auch durch ihn nicht erklärt wird, wodurch in manchen Thierabtheilungen die Eier die Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung erworben haben und auf welcher Organisation sie beruht. Gewöhnlich nämlich wird bei ihnen nur eine Polzelle gebildet. Die Bildung der zweiten Polzelle, durch welche bei befruchtungsbedürftigen Eiern die Reduction der Anlagesubstanz auf die Hälfte bewirkt wird, unterbleibt. Bei der Parthenogenese hat ja eine Reduction, die eine nachfolgende Befruchtung gewissermaassen voraussetzt, keinen Zweck mehr, und sie unterbleibt, weil das Ei nach seiner Organisation oder



nach der Beschaffenheit seiner Anlagsubstanz nicht mehr befruchtungsbedürftig ist.

Als nicht spruchreif ist endlich noch die Frage nach den Ursachen zu bezeichnen, durch welche bei den getrennt geschlechtlichen Thieren die Anlagsubstanz bestimmt wird, hier zur weiblichen, dort zur männlichen Form zu werden, was bei vielen Arten nach einem nur in sehr engen Grenzen schwankenden Zahlenverhältniss geschieht, beim Menschen z. B. in der Weise, dass nach statistischen Berechnungen auf 100 Mädchen 106,3 Knaben geboren werden. Viele haltlose Hypothesen sind bis in jüngste Zeit auf diesem Gebiete, zumal in Bezug auf den Menschen, aufgestellt worden.

### 3. Beobachtungen und Experimente über die Beziehungen der Anlagsubstanz zur Organisation des ausgebildeten Geschöpfes.

Wenn die Präformationstheorie in ihrer alten Fassung auch als beseitigt anzusehen ist, so hat es doch zu keiner Zeit an Versuchen gefehlt, festzustellen, ob es möglich sei, gesetzmässige Beziehungen zwischen der Organisation des Keimes am Anfang der Entwicklung und der Organisation des ausgebildeten Geschöpfes ausfindig zu machen. Dass man bei solchen Bestrebungen sein Augenmerk fast ausschliesslich der Eizelle zuwandte, lässt sich insofern begreifen, weil diese vorwiegend das Baumaterial für den embryonalen Körper liefert, muss aber, von einem höheren Erkenntnisstandpunkt aus, schon von vornherein zum mindesten als ein einseitiger Versuch bezeichnet werden; denn wie in der Eizelle ist auch im Samenfaden die Anlagsubstanz (Idioplasma) enthalten, so dass dieselben Fragen, wie an die Eizelle, auch an den Samenfaden zu richten wären. Drei verschiedene Theorien sind in den letzten 3 Jahrzehnten über die Beziehungen der Anlagsubstanz zur Organisation des ausgebildeten Geschöpfes aufgestellt worden, 1) die Theorie der organbildenden Keimbezirke, 2) die Mosaik- und Keimplasmatheorie und 3) die Theorie der Biogenesis.

#### a) Die Theorie der organbildenden Keimbezirke.

Schon mehreren Beobachtern ist es aufgefallen, dass die ersten Theilebenen, durch welche das Ei in 2, 4 und 8 Zellen zerfällt, bei einzelnen Thierarten mehr oder minder genau mit den drei Hauptebenen übereinstimmen, welche man durch den Körper der bilateral-symmetrischen Thiere hindurchlegt (Nematoden-, Ascidien-, Amphibien-eier). In manchen Fällen stimmt die erste, in anderen Fällen wieder die zweite Theilebene mit der Medianebene des werdenden Embryo annähernd überein. Bei manchen Thierarten ist es sogar möglich, noch vor der ersten Theilung dem Ei anzusehen, wie später der Embryo in ihm orientirt sein wird. So wird die Längsachse von ovalen oder längsgestreckten Eiern auch stets zur Längsachse des Embryo, und zuweilen lässt sich bei ihnen aus kleineren Unterschieden in der Substanzvertheilung, in der Pigmentirung und aus anderen Merkmalen bestimmen, an welche Seite der Längsachse das Kopf- und das Schwanzende zu liegen kommen werden, und ferner, welche Flächen des Eies sich zur embryonalen Rücken- und Bauchfläche gestalten werden.

Für das Hühnerei kann man sogar, ohne die Kalkschale zu öffnen, nach einer aus vielen Erfahrungen gezogenen Regel, mit grosser Wahrscheinlichkeit angeben, was für eine Lage der sich entwickelnde Embryo einnehmen wird. Wenn man ein Ei so vor sich hinlegt, dass der stumpfe Pol nach links, der spitze nach rechts sieht, so zerlegt eine die beiden Eipole verbindende Linie die Keimscheibe in eine dem Beobachter zugekehrte Hälfte, welche zum hinteren Ende des Embryo wird, und in eine vordere, zum Kopfende sich entwickelnde Hälfte. Schon während des Furchungsprocesses zeigen beide Hälften unterscheidende Merkmale. Denn vorn verläuft die Furchung an der Keimscheibe etwas langsamer als hinten. Dort findet man daher grössere, hier kleinere und zahlreichere Embryonalzellen.

Aus derartigen Wahrnehmungen und an sie geknüpften Betrachtungen ist die Auffassung entsprungen, dass „es auf dem Wege rückläufiger Verfolgung gelingen müsse, am befruchteten oder selbst am unbefruchteten Ei, also in einer Periode mangelnder, morphologischer Gliederung, den Ort für die Anlage eines jeden Organs räumlich zu bestimmen“, dass es organbildende Keimbezirke geben müsse.

Es lässt sich indessen leicht zeigen, dass die Erscheinungen, welche zum Princip der organbildenden Keimbezirke die Veranlassung gegeben haben, sich in anderer Weise erklären lassen.

Wie schon auf S. 5 u. 31 dargelegt wurde, setzt sich die reife Eizelle, besonders wenn sie eine beträchtliche Grösse erreicht, aus verschiedenartigen Substanzen von ungleichem specifischem Gewicht und von sehr verschiedenem Werth für die Lebensprocesse, aus Protoplasma und aus Dottereinschlüssen, zusammen. Schon während ihres Wachstums im Eierstock, hauptsächlich aber während der letzten Stadien der Reife und der Befruchtung werden die verschiedenen Substanzen ihrer Schwere nach im Eiraume ungleich vertheilt. Die Eizellen erhalten dadurch eine für die einzelnen Thierclassen eigenthümliche Organisation, die man als polare Differenzirung bezeichnet hat. Da in Folge dessen ihr Schwerpunkt excentrisch zu liegen kommt, müssen die Eier, sofern nicht andere Momente der Schwerkraft entgegenwirken, eine feste Ruhelage im Raume einzunehmen suchen, derart, dass sie ihre aus leichterer Substanz bestehende Fläche (die animale Polseite) nach oben, die entgegengesetzte, schwerere (vegetative) Fläche nach unten richten.

Ausser dieser polaren Differenzirung bildet sich bei manchen Eizellen zugleich noch eine bilateral-symmetrische Organisation aus, indem die Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem physiologischem Werth sich zu beiden Seiten einer Symmetrieebene gleichmässig vertheilen. Da die Symmetrieebene sich stets der Schwere nach senkrecht einstellen wird, kommt ihr auch noch die Bedeutung einer Gleichgewichtsebene zu. Alles das sind Eigenschaften, wie sie ebenso gut an jeder anderen Zelle, die sich mit Nährmaterialien reich versorgt, eintreten können.

Die in der Form des Eies und in der Differenzirung seines Inhalts gegebenen Verhältnisse üben nun auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprocessen, am meisten aber auf die ersten Stadien, einen sehr eingreifenden, gewissermaassen richtenden Einfluss aus.

Erstens bestimmen sie die mit einem hohen Grad von Gesetzmässigkeit auftretenden Richtungen der ersten Theilebenen der Eizelle.



So bildet sich z. B. in einem ovalen Ei die erste Theilebene nach Regeln, die auf S. 31 entwickelt wurden, fast ausnahmslos senkrecht und rechtwinklig zur Längsachse aus und entspricht so einer Querebene des späteren embryonalen Körpers; die zweite Theilebene aber, welche die erste wieder rechtwinklig schneiden muss, fällt mit der Medianebene annähernd zusammen. Bei einer kugeligen, aber bilateral-symmetrisch organisirten Eizelle wird bei der Theilung die Kernspindel gewöhnlich so eingestellt, dass die erste Theilebene mit der Symmetrieebene zusammenfällt.

In ähnlicher Weise ist zweitens die Form der Eizelle und die verschiedenartige Differenzirung ihres Inhaltes auch bestimmend für besondere Merkmale späterer Embryonalstadien: der Keimblase etc. Denn während des Furchungsprocesses sind die einzigen Stofftheilchen, welche eine Zunahme und zugleich eine Verlagerung im Eiraum erfahren, die Kernsubstanzen. Sie ändern die Lage, weil nach jeder Theilung die Tochterkerne in entgegengesetzter Richtung auseinanderrücken, als ob sie sich wie die gleichnamigen Pole zweier Magnete gegenseitig abstiessen. Hiervon abgesehen, wird durch die Zerlegung der grossen Eizelle in immer kleiner werdende Tochterzellen die von vornherein gegebene räumliche Vertheilung der Stofftheile von verschiedener Schwere und von verschiedenem Werth im Ganzen wenig geändert. Daher sind die nach unten gelagerten Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien reicher an Dottermaterial, die nach oben gelegenen dagegen reicher an Protoplasma. Damit hängt gleichzeitig noch ein Unterschied in ihrer Grösse zusammen, da protoplasmareiche Zellen sich rascher theilen als protoplasmaärmere; in Folge dessen müssen sich verschiedene Bezirke ungleich grosser und mit verschiedener Geschwindigkeit sich vermehrender Zellen ausbilden.

Wenn nun durch die ersten Entwicklungsprocesse weder die Form des Eies noch auch durch die Zerlegung in immer zahlreichere Zellen die ursprünglich gegebene, ungleiche Vertheilung ihrer verschiedenen Substanzen verändert wird, so muss das ungefurchte Ei und die aus ihr hervorgehende Keimblase in beiden Beziehungen Uebereinstimmungen aufweisen. Ein ovales Ei liefert eine ovale Keimblase, ein kugelig polar differenzirtes und eventuell bilateral-symmetrisches Ei geht in eine Keimblase mit denselben Eigenschaften über. Ungefurchtes Ei und Keimblase müssen daher annähernd auch dieselbe Symmetrie- und Gleichgewichts-Ebene besitzen, da es für dieses Verhältniss gleichgültig ist, ob die durch ihre Schwere unterschiedenen Substanzen den Raum einer einzigen grossen Zelle erfüllen oder auf den Inhalt vieler Zellen vertheilt sind. Die Form der Keimblase und die ihr vom Ei überkommene, ungleiche Massenvertheilung ihrer Substanzen muss naturgemäss auch wieder auf die nächst anschliessenden Entwicklungsstadien von Einfluss sein, so dass es nicht Wunder nehmen kann, wenn auch diese sich in einem gewissen Grade gemäss der ersten Organisation der Eizelle im Eiraum orientirt zeigen.

In diesem Sinne lässt sich das eben befruchtete Ei gewissermaassen als eine Form bezeichnen, welcher sich der werdende Embryo, besonders auf den Anfangsstadien der Entwicklung, in vielfacher Beziehung anpassen muss. Hierdurch erklären sich auf die einfachste und naturgemässeste



Weise die Erscheinungen, welche zu der Aufstellung des Princips der organbildenden Keimbezirke die Veranlassung gegeben haben. Sie lassen sich somit nicht mehr als Beweis für die Anschauung verwerthen, dass schon im ungetheilten Ei die Organisation des Embryo in „organbildenden Keimbezirken“ angelegt ist. Uebrigens lässt sich die Richtigkeit dieses Standpunktes noch auf manchen anderen Wegen erweisen. Man kann mit fein zugeschärfter Nadel die befruchtete Eizelle mancher Thiere anstechen, so dass ein Theil ihres Inhaltes ausläuft; man kann bei grossen Eiern (Frosch, Axolotl) auch den Inhalt durch einander rühren; es entwickelt sich doch in vielen Fällen ein normaler Embryo, was nicht möglich wäre, wenn das Ei in organbildende Bezirke differenzirt wäre.

Aus alledem ergibt sich die Gültigkeit des Lehrsatzes: Das unentwickelte Ei hat keine andere Organisation als die einer Zelle; es ist daher in seiner Organisation von der Organisation des aus ihm entstehenden Thierkörpers ebenso verschieden, wie jede andere Zelle des fertigen Thieres. Zellenorganisation und Organisation des vielzelligen Thieres sind keine vergleichbaren Bildungen.

#### b) Die Mosaiktheorie.

Während das „Princip der organbildenden Keimbezirke“ die Anlagen in dem Protoplasmakörper der Eizelle räumlich vertheilt, geht die Mosaik- und Keimplasmatheorie von der auf S. 46 erörterten Annahme aus, dass die Kerne der Ei- und Samenzelle die Träger der Anlagesubstanz seien und dass diese im Laufe des Entwicklungsprocesses qualitativ ungleich auf die späteren Zellen vertheilt werde und hierdurch ihre Verschiedenheiten hervorrufe. Die Auseinanderlegung des Idioplasma in ungleichwerthige Anlagecomplexe soll schon mit den ersten Theilungen der Eizelle ihren Anfang nehmen. Demgemäss wird die Uebereinstimmung, welche die drei ersten Furchungsebenen mancher Eier und die drei Hauptebenen des Körpers der bilateral-symmetrischen Thiere in ihrer Richtung mehr oder minder zeigen, dahin interpretirt, dass durch die ersten Kerntheilungen sowohl die verschiedenen Bildungsmaterialien, als auch die differenzirenden und gestaltenden Kräfte für die einzelnen Körperregionen von einander gesondert worden seien. Wenn man nach der ersten oder zweiten Theilung eine Zelle zerstört, so können nach der Mosaiktheorie die übrig bleibenden sich nur zu einem bestimmten Stück des Embryo entwickeln, da sie nur mit Stoff und Kraft zur Erzeugung eines Theilstücks in Folge qualitativ ungleicher Kerntheilung ausgestattet und so von vornherein nur für eine ganz bestimmte Aufgabe im Entwicklungsplan specificirt sind. Bei Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln muss aus dem überlebenden Rest eine linke oder rechte Körperhälfte (Hemiembryo lateralis), bei Zerstörung der zwei vorderen oder der zwei hinteren Theilstücke des Vierzellenstadiums muss sich eine Schwanzhälfte oder eine Kopfhälfte entwickeln (Hemiembryo posterior und anterior) u. s. w. So wird denn der Entwicklungsprocess der einzelnen Regionen und Organe des Körpers, wie der Name der Theorie besagt, zu einer Mosaikarbeit, da jede Furchungszelle sich unabhängig von der anderen vermöge besonderer, nur ihr zukommender Eigenschaften und Kräfte zu dem, was sie wird, entwickelt.

Hiergegen lässt sich schon von rein theoretischen Gesichtspunkten aus ein schwerwiegender Einwand erheben. Theilung einer Zelle ist Fortpflanzung eines Organismus. Auf dem Wege der Fortpflanzung aber werden, wie das ganze Organismenreich lehrt, die Eigenschaften der Art von einer Generation auf die andere mit grosser Zähigkeit überliefert. Eine heterogene Zeugung, wie man einmal glaubte, d. h. eine Zeugung, bei welcher eine Art unvermittelt plötzlich eine von ihr ganz verschiedene Art hervorbringt, kommt in der ganzen Natur nicht vor. Also kann bei der Theilung einer Zelle ihre Anlagesubstanz und, wenn diese im Kern enthalten ist, die Kernsubstanz nur **erbgleich** getheilt werden. Eine erbungleiche Theilung, wie sie von der Mosaik- und Keimplasmatheorie angenommen wird, ist eine den Thatsachen der Zeugung zuwiderlaufende Annahme.

Die Mosaiktheorie wird aber auch noch direct durch zwei Reihen von Experimenten widerlegt. Einmal kann man durch äussere Eingriffe, durch Compression des Eies in verschiedenen Richtungen seine Form und hierdurch auch den Furchungsprocess derart abändern, dass die Theilebenen ganz andere Richtungen als beim normalen Entwicklungsverlauf einschlagen. In Folge dessen werden auch bei jeder Theilung die neu entstandenen Tochterkerne mit ganz verschiedenen Raumtheilen von Dottersubstanz in Verbindung gebracht. Trotzdem entstehen auch aus solchen Eiern normale Embryonen mit regelrecht gelagerten Organen, was nicht möglich sein würde, wenn die Mosaiktheorie Recht hätte, dass durch den Furchungsprocess die einzelnen Embryonalzellen mit qualitativ verschiedenen Kernsubstanzen in Folge erbungleicher Theilung ausgerüstet und dadurch zu bestimmten Aufgaben schon im Voraus bestimmt oder specificirt würden. Denn aus einem „durch einander gewürfelten Material von Kernen“ müssten nach jener Theorie die absonderlichsten Missbildungen hervorgehen.

Noch überzeugender sind die Ergebnisse einer zweiten Reihe von Experimenten. Durch verschiedene Eingriffe sind die ersten Theilstücke von Eiern geeigneter Thierarten (Echinodermen, Ascidien, Medusen, Amphioxus, Amphibien) entweder ganz oder wenigstens theilweise von einander getrennt und nach der Trennung für sich weiter gezüchtet worden. Und siehe da, jedes Theilstück entwickelt sich, in derselben Weise weiter, wie das ganze Ei sich entwickelt haben würde: nach Ablauf des Furchungsprocesses entsteht eine normale Keimblase, aus dieser eine Gastrula, und aus dieser gehen wieder die folgenden Embryonalformen hervor, die, abgesehen von ihrer geringeren Grösse, vollkommen den einzelnen Entwicklungsstadien des ganzen Eies gleichen. So zeigt uns Fig. 39 vier nur durch ihre Grösse unterschiedene Gastrulae von Amphioxus. Von ihnen hat *A* aus einem ganzen Ei, *B* aus einer durch Schütteln getrennten Hälfte des Zweizellenstadiums, *C* aus einem

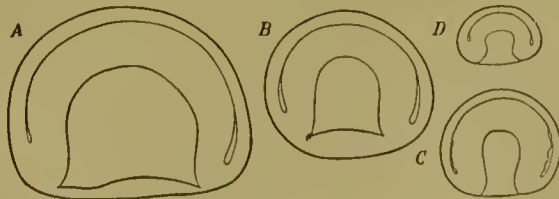


Fig. 39. Normale und Theilgastrulae von Amphioxus. Nach WILSON.

*A* Aus dem ganzen Ei; *B* aus einer einzigen, künstlich isolirten Zelle des zweigetheilten, *C* des viergetheilten, *D* des achtgetheilten Eies gezüchtete Gastrula.

Viertelstück und *D* sogar aus einem Achtelstück des ganzen Eies seinen Ursprung genommen.

Zuweilen kommt es auch vor, dass durch den Eingriff die Theilstücke nicht vollkommen von einander isolirt werden. Aus solchen Eiern entstehen dann Doppel- und Mehrfachmissbildungen, d. h. 2 oder 3 Embryonen, welche an dieser oder jener Stelle ihrer Körper bald in grösserer, bald in geringerer Ausdehnung wie die bekannten siamesischen Zwillinge zusammenhängen.

Aus alledem geht hervor, dass weder „die Theorie der organbildenden Keimbezirke“ noch die Mosaik- und Keimplasmatheorie sich aufrecht erhalten lassen, die letzteren nicht, weil durch die successiv sich folgenden erbgleichen Theilungen der befruchteten Eizelle alle Embryonalzellen die Erbmasse oder die Anlage zum Ganzen überliefert erhalten. Jede Embryonalzelle kann sich unter geeigneten Bedingungen, wenn nicht andere Verhältnisse hindernd im Wege stehen, wieder zu einem zusammengesetzten Organismus ihrer Art entwickeln.

Hier setzt mit ihrer Erklärung

#### c) die Theorie der Biogenesis.

ein. Ob sich eine Embryonalzelle nur zu einem Theil eines Embryo oder für sich allein zu einem ganzen Embryo oder zu einem Stück einer Mehrfachbildung entwickelt, hängt von gewissen äusseren Bedingungen, nämlich davon ab, ob sie sich unter dem Einfluss von anderen Embryonalzellen befindet, mit denen sie zu einem zusammengesetzten Ganzen, einem Aggregat, vereint ist, oder ob sie sich, vom Ganzen abgelöst, für sich allein entwickelt.

Wer sich für diese schwierigen und fundamentalen Fragen tiefer interessirt, findet sie im zweiten Buch der allgemeinen Anatomie und Physiologie der Zelle und der Gewebe ausführlicher dargestellt und kritisch erörtert.

---



## FÜNFTES KAPITEL.

### Die Lehre von den Keimblättern.

Im dritten Kapitel wurde der Verlauf des Theilungsprocesses des Eies bis zur Entstehung der Keimblase verfolgt. Die Embryonalzellen, die auf den Anfangsstadien der Theilung meist locker neben einander liegen, haben sich mit ihren Oberflächen fester und inniger zusammengefügt und so ein Epithel gebildet, wenn wir uns der Eintheilung der Gewebe in der Histologie bedienen wollen. In der Entwicklungslehre nennt man die im Anschluss an den Furchungsprocess entstehende Epithelmembran ein Keimblatt und fasst das Studium der Veränderungen, die sich an ihm in der nächsten Periode abspielen und den Gegenstand unseres fünften Kapitels ausmachen, unter dem Namen der wichtigen „Keimblätterlehre“ zusammen.

Ein neues Princip tritt von jetzt in der Entwicklung formbildend in Wirksamkeit, das Princip des ungleichen Wachsthums, wie wir es mit W. His kurzweg bezeichnen wollen. Während in der abgelaufenen Periode die in raschem Rhythmus sich wiederholende, mehr oder minder gleichmässige Vermehrung der Embryonalzellen der hervortretende Characterzug war, bilden sich jetzt nach ihrem festeren Zusammenschluss zu einer Epithelmembran oder zu einem Keimblatt in diesem nach einem bestimmten Gesetz vertheilte und in bestimmter Weise abgegrenzte Bezirke ungleichen Wachsthums aus und werden die Ursache, dass in dem bis jetzt mehr gleichförmigen Zellenmaterial grössere und kleinere Zellencomplexe von einander deutlicher unterscheidbar werden, eine besondere, ihnen eigenthümliche Form und Lage erhalten und die Anlage besonderer Organe darstellen. Fassen wir daher das wichtige Princip des ungleichen Wachsthums gleich noch näher in das Auge.

Wenn in einer Zellenmembran die einzelnen Elementartheile sich gleichmässig zu theilen fortfahren, so wird entweder eine Verdickung oder eine Grössenzunahme der Membran in der Fläche die Folge davon sein. Das erstere tritt ein, wenn die Theilungsebenen der Zellen der Oberfläche der Membran gleich gerichtet sind, das letztere, wenn sie vertical zu ihr stehen. Bei der Grössenzunahme in der Fläche werden die ursprünglich vorhandenen Zellen durch das Einschleichen neuer Tochterzellen gleichmässig und allmählich auseinandergedrängt, da sie ja weich und dehnbar und nur durch eine weiche Kittsubstanz verbunden sind. Nehmen wir nun an, dass ein solches Wachsthum bei der Keimblase während ihrer weiteren Entwicklung allein stattfände, so könnte nichts Anderes aus ihr ent-

stehen, als eine nur immer grösser und dicker werdende Hohlkugel von Zellen.

Anders gestaltet sich die Wirkung eines ungleichen Flächenwachstums. Wenn in der Mitte einer Membran eine Zellengruppe allein sich zu wiederholten Malen in kurzer Zeit durch verticale Ebenen theilt, so wird sie plötzlich eine viel grössere Oberfläche für sich in Anspruch nehmen müssen und wird in Folge dessen einen energischen Wachstumsdruck auf die Zellen der Umgebung ausüben und sie auseinanderzudrängen versuchen. In diesem Falle aber wird ein Auseinanderweichen der benachbarten Zellen, wie beim langsamen und gleichmässig vertheilten, interstitiellen Wachstum, nicht möglich sein; denn es wird die sich passiv verhaltende Umgebung gleichsam einen festen Rahmen, wie His sich ausgedrückt hat, um den sich dehnenden Theil bilden, der in Folge beschleunigten Wachstums eine grössere Oberfläche für sich beansprucht. Er muss sich mithin in anderer Weise Platz schaffen und seine Oberfläche dadurch vergrössern, dass er aus dem Niveau des passiven Theils nach der einen oder anderen Richtung heraustritt und eine Falte hervorruft. Letztere wird sich noch weiter vergrössern und über das ursprüngliche Niveau weiter erheben, wenn die lebhafteren Zelltheilungsprocesse in ihr andauern. So ist jetzt durch ungleiches Wachstum aus der ursprünglich gleichartigen Zellenmembran ein neuer, für sich unterscheidbarer Theil oder ein besonderes Organ entstanden.

An dem die Keimblasenwand bildenden Keimblatt sowie an allen späteren, von ihm sich ableitenden Epithelmembranen sind zwei verschiedene Flächen zu unterscheiden, eine innere, der Keimhöhle zugekehrte Oberfläche oder die Basis des Epithels und eine nach aussen gerichtete, freie Oberfläche. Natürlich können die durch beschleunigtes Wachstum in Wucherung gerathenen Zellgruppen sich entweder in dieser oder in jener Richtung Platz schaffen. Treten sie an der Basalseite des Epithels aus dem Niveau der übrigen heraus, so bezeichnet man den Vorgang in der Entwicklungsgeschichte als eine Einstülpung oder Invagination; geschieht das Wachstum dagegen über die freie Oberfläche hinaus, so haben wir es mit einer Ausstülpung zu thun. Die Ein- und Ausstülpungen können die verschiedensten Formen und Dimensionen annehmen und eine

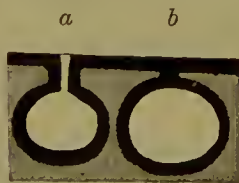


Fig. 40. Schema der Bildung des Hörbläschens.

*a* Hörgrübchen, *b* Hörbläschen, das durch Abschnürung entstanden ist und mit dem äusseren Keimblatt noch durch einen soliden Epithelstiel zusammenhängt.

Fülle von Gestalten erzeugen, zumal an jedem hervorwachsenden, besonderen Theil in Folge ungleichen Wachstums immer wieder neue Strecken, die lebhafter als ihre Umgebung wuchern, entstehen können.

Durch Einstülpung bilden sich im Laufe der Entwicklung aus den Keimblättern Säcke (Fig. 40) oder, wenn das Wachstum in der Längsrichtung immer weiter vor sich geht, Schläuche, Röhren und Kanäle (Fig. 41). Indem letztere wieder bald hier, bald da seitliche Röhren treiben, können schliesslich auf das reichste baumförmig verzweigte Kanalsysteme zu Stande kommen. Wenn ferner die Einstülpung an der Epithelmembran längs einer Linie auftritt, sehen wir eine Rinne sich bilden.



Nicht minder wichtig für die thierische Formenbildung sind die von der freien Fläche aus erfolgenden Ausstülpungsprocesse, die ebenfalls sehr mannigfacher Art werden können (Fig. 42). Bei Wucherung eines kleinen, kreisförmigen Bezirks einer Zellenmembran entstehen zapfenförmige Erhebungen, verschieden gestaltete Papillen oder Zotten;

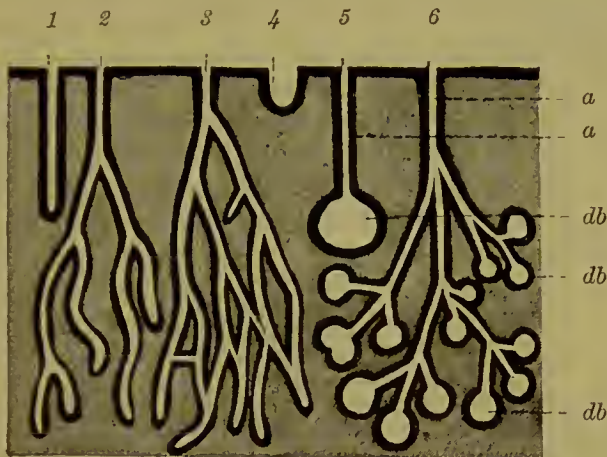


Fig. 41.

Fig. 41. Schema der Drüsenbildung.

1 Einfache tubulöse Drüse, 2 verzweigte tubulöse Drüse, 3 verzweigte tubulöse Drüse mit netzförmigen Verbindungen; 4 u. 5 einfache alveoläre Drüse, a Ausführgang, db Drüsenbläschen; 6 verzweigte alveoläre Drüse.

Fig. 42. Schema der Papillen- und Zottenbildung.

a Einfache Papille, b verästelte Papille oder Zottenbüschel, c einfache Papille, deren Bindegewebsgrundstock in drei Spitzen ausläuft.

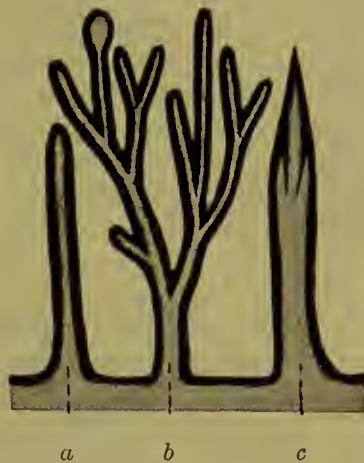


Fig. 42.

und wie Röhren zu einem verzweigten Röhrensystem werden, so können auch wieder die Zotten, indem locale Wucherungen an ihnen das Hervorsprossen von Seitenästen zweiter, dritter und vierter Ordnung veranlassen, sich in die complicirtesten Zottenbüschel umwandeln. Wenn die Ausstülpung längs einer Linie erfolgt, bilden sich mit dem freien Rande nach aussen gerichtete Kämme oder Faltenblätter.

Fast alle embryonalen Vorgänge, mit denen wir uns auf den folgenden Blättern bekannt zu machen haben, beruhen auf solchen, in der verschiedensten Weise erfolgenden Aus- und Einstülpungen. Dadurch erhält das embryonale Zellenmaterial auf kleinem Raum eine sehr beträchtliche Oberflächenentwicklung und eine Sonderung in zahlreiche Bezirke. Aus einfachen Keimblasen gehen so schliesslich die complicirtesten Formgebilde hervor, die zahllosen verschiedenen Arten der wirbellosen Thiere und Wirbelthiere. Vom Standpunkt des Embryologen aus lassen sich dieselben definiren als Körper, aufgebaut aus Epithellamellen, die durch häufig wiederholte und nach einem bestimmten Plan und in bestimmter Folge ausgeführte Ein- und Ausstülpungen und Faltenbildungen der verschiedensten Art eine verwickelte äussere Fläche und ein noch complicirteres inneres Höhlensystem gewonnen haben.

Zu dem eben kurz erläuterten Hauptmittel thierischer Formbildung gesellen sich noch einige andere Hülfsmittel von mehr untergeordneter Bedeutung: 1) Verschmelzung und Trennung von Epithellamellen,



2) Bildung eines Zwischengewebes oder Mesenchyms zwischen den epithelialen Grenzblättern.

Verschmelzungs- und Trennungsprozesse greifen in die Entwicklung der verschiedensten Organe mit ein; dadurch werden rinnenförmige Einsenkungen zu Röhren, Grübchen und Schläuche werden zu Bläschen und abgeschlossenen Säcken. Immer bietet sich dabei dem Beobachter ein ähnlicher Hergang dar (Fig. 43—46). Die Faltenränder (Fig. 43 *f*), welche eine rinnenförmige Einstülpung (*Ri*) begrenzen, wachsen einander so lange entgegen, bis sie sich längs einer Linie treffen, sich fest an einander legen und an der Berührungsstelle — der Nahtlinie, wie man sie genannt hat (Fig. 44 *n*) — unter einander verschmelzen. Jede Falte setzt sich aus zwei Blättern zusammen, die am Faltenrand in einander umbiegen, aus einem inneren Blatt (Fig. 43 *i*), das die Wand der Rinne bildet, und aus einem äusseren Blatt (*a*),



Fig. 43.

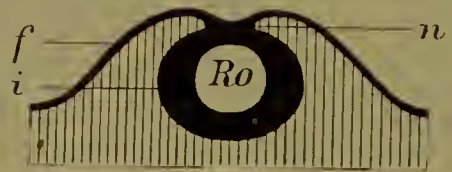


Fig. 44.



Fig. 45.



Fig. 46.

Fig. 43—46. 4 Schemata, um die Umwandlung einer rinnenförmigen Anlage zu einem Rohr, die dabei stattfindende Nahtbildung und Abschnürung zu erläutern.

*Ri* Rinne im Querschnitt, *Ro* Rohr im Querschnitt, *a* äusseres, *i* inneres Blatt der Falte des äusseren Keimblattes, *f* Firste der Falte, an welcher äusseres in inneres Faltenblatt umbiegt, *n* Naht der linken mit der rechten Firste, \* Rest der Nahtstelle am äusseren Keimblatt.

das auf die Körperoberfläche sich fortsetzt und am Faltenrand in das erstere umbiegt. Längs der Nahtlinie (Fig. 44 *n*) geht nun die Verwachsung der Zellränder in der Weise vor sich, dass sich die gleichnamigen Blätter der linken und der rechten Seite — also äusseres mit äusserem und inneres mit innerem Blatt — verbinden. So kommt ein breiter intermediärer Substanzstreifen (*n*) zu Stande, in dessen Länge das durch Verwachsung der Rinnenränder entstandene Rohr noch fest mit der äusseren epithelialen Begrenzungsschicht des Körpers zusammenhängt. Im weiteren Verlauf findet dann noch eine vollständige Trennung statt dadurch, dass der anfangs breite intermediäre Substanzstreifen (Fig. 45 *n*) schmaler wird und schliesslich durchreisst (Fig. 46), wobei ein Theil von ihm sich dem äusseren Blatt (\*), der andere Theil der Wand des Rohres anschliesst. So greifen bei der Nahtbildung Verschmelzungs- und Trennungsprozesse fast gleichzeitig in einander, ein Vorgang, der sich auch bei anderen Einstülpungen vielfach wiederholt. Wenn z. B. ein Grübchen (Fig. 40) durch Vorwachsen

und Verschmelzen der Einstülpungsränder sich zu einem Bläschen schliesst, so bleibt dies an der Verwachsungsstelle vorübergehend mit dem äusseren Epithelblatt ebenfalls durch einen intermediären Substanzstreifen, — einen Stiel — in Zusammenhang. Auch hier tritt dann im weiteren Verlauf eine Abtrennung oder, wie der *Terminus technicus* gewöhnlich heisst, eine Abschnürung ein, indem der Stiel des Bläschens sich verschmälert und zuletzt durchreisst. In dieser Weise werden zu verschiedenen Zeiten der Entwicklung aus den epithelialen Grenzlamellen, wenn sich noch „Abschnürung“ zur Einstülpung hinzugesellt, allseitig geschlossene und in die Tiefe unter die Oberfläche versenkte, röhrenförmige und bläschenförmige Organe gebildet, wie Nervenrohr, Ohrlabyrinth, Auge, Schilddrüse u. s. w.

Der Verschmelzungsprocess zwischen den Berührungspunkten epithelialer Gebilde gestattet indessen noch mehrere weitere Variationen. Von Epithelröhren, die in reichem Maasse baumförmig verästelt sind, können Seitenzweige, wo sie sich treffen, sich an einander legen und an den Berührungspunkten verschmelzen, was bei manchen Arten von zusammengesetzten tubulösen Drüsen geschieht (Fig. 41 3). Indem an der Verlöthungsstelle die central gelegenen Zellen auseinanderweichen, treten die Röhren in offene Verbindung mit einander. Aus einem baumförmig verästelten kann so allmählich ein netzförmiges Röhrensystem hervorgehen (Fig. 41 3). Die Verwachsung kann endlich noch in grösserer Ausdehnung stattfinden, wenn die einander zugewandten Flächen einer eingestülpten Membran sich mehr oder minder vollständig fest an einander legen und sich so verbinden, dass sie eine einzige Zellenmembran herstellen. Solches geschieht z. B. beim Verschluss der embryonalen Kiemenspalten, bei der Bildung der drei halbcirkelförmigen Canäle des Gehörorgans oder bei der Verlöthung der sich berührenden Flächen seröser Höhlen.

Ein weiterer, für die embryonale Gestaltung sehr wichtiger Process, welcher wegen seiner Eigenart von den Faltungen epithelialer Lamellen für sich als etwas Besonderes unterschieden werden muss, ist die Bildung eines Zwischengewebes oder Mesenchyms. Mesenchym entsteht dadurch, dass von der Basalfläche der Epithellamellen in die zwischen ihnen gelegenen Räume und Spalten, welche von der Keimblasenhöhle abstammen, eine sehr wasserreiche, gallertige Grundsubstanz abgeschieden wird und dass dann aus bestimmten Bezirken der Keimblätter einzelne Zellen einwandern, welche aus dem epithelialen Verbands sich frei und selbständig machen. Bei den einzelnen Thierstämmen wird das Mesenchym zu sehr verschiedenen Zeiten der embryonalen Entwicklung gebildet, bei den Echinodermen z. B. schon auf dem Keimblasenstadium (Fig. 47 A). Es wird bei ihnen zuerst in den Hohlraum der Keimblase (A) eine homogene, weiche Substanz, der Gallertkern (*s.c.*), von den Epithelzellen ausgeschieden. In ihn wandern dann aus einem kleinen Bezirk des Epithels mehrere Zellen (Fig. 47 B *ms*) ein, indem sie ihren epithelialen Character verlieren und nach Art von Lymphkörperchen Fortsätze ausstrecken. Sie verbreiten sich bald als Wanderzellen überall in der Gallerte. Bei den Wirbelthieren geschieht die Mesenchymbildung erst auf späteren Stadien, wenn schon die Zahl der Keimblätter sich durch Faltenbildung auf 2 und 4 erhöht hat.

Da wir unter einem Keimblatt nach unserer oben gegebenen Definition eine Lage von epithelial angeordneten, eine Oberfläche be-



grenzenden Embryonalzellen verstehen, muss das in histologischer Hinsicht so grundverschiedene Gallertgewebe von den Keimblättern als etwas Besonderes unterschieden werden.

Einmal gebildet, wächst das Mesenchym als selbständiges Gewebe weiter, indem die auf einem bestimmten Entwicklungsstadium zuerst in die Gallerte eingewanderten Zellen, die man auch die Mesenchymkeime nennen kann, sich durch Theilung ununterbrochen vervielfältigen. Bei seinem Wachsthum dringt es in alle Lücken hinein, welche entstehen, wenn die beiden Grenzblätter durch Faltenbildung und Ausstülpung die complicirtesten Formen annehmen; es gibt überall

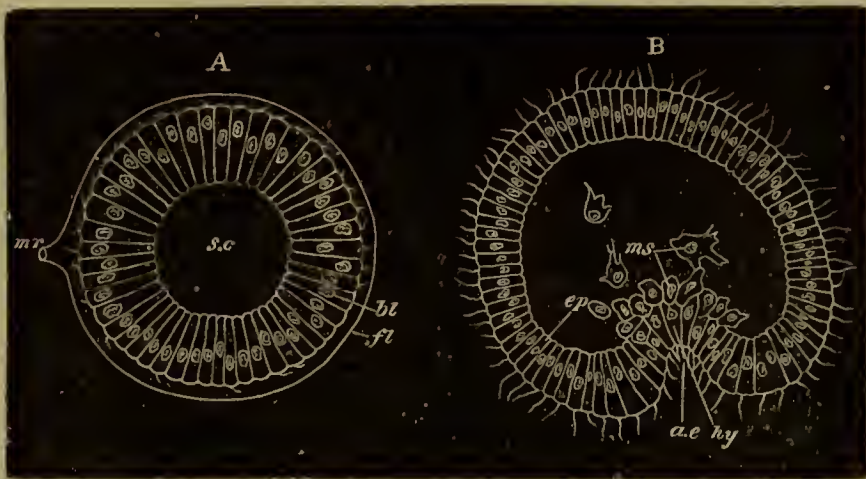


Fig. 47. Zwei Entwicklungsstadien von *Holothuria tubulosa*, im optischen Querschnitt. (Nach SELENKA.)

A Keimblase am Ende der Furchung. B Gastrulastadium.

*mr* Mikropyle, *fl* Chorion, *s.c* Furchungshöhle, in welche frühzeitig Gallerte als Gallertkern abgeschieden wird, *bl* Keimblatt (Blastoderm); *ep* äusseres, *hy* inneres Keimblatt, *ms* vom inneren Keimblatt abstammende, amöboide Zellen, *ae* Urdarm.

eine Unterlage und Stütze für die aufliegenden Epithelzellen ab. Hierbei können einzelne Mesenchymzellen auch ihren ursprünglichen histologischen Charakter als einfache Ernährungszellen der Zwischensubstanz verändern. Indem sie hier und da auf ihrer Oberfläche contractile Substanz abscheiden, werden sie, wie bei manchen Thierstämmen gut zu beobachten ist, zu glatten Muskelzellen.

In unserer allgemeinen Uebersicht über die jetzt folgenden Stadien der Entwicklung ist neben dem Princip des ungleichen Wachstums als ein zweites Entwicklungsprincip von fundamentaler Bedeutung noch die physiologische Arbeitstheilung und die mit ihr zusammenhängende histologische Differenzirung zu besprechen. In denselbem Maasse, als die immer zahlreicher werdenden Embryonalzellen räumlich in einzelne Gruppen und Bezirke vertheilt werden, nehmen sie allmählich auch ein verschiedenes Aussehen an; sie gehen, wie man sich ausdrückt, eine histologische Differenzirung ein; dort werden sie zu Drüsenzellen, hier zu Muskelzellen umgewandelt, andere differenziren sich zu Nerven- und Sinneszellen, andere zu Geschlechtszellen u. s. w.; die in gleicher Art differenzirten Zellen liegen meist gruppenweise zusammen und stellen ein besonderes Gewebe dar.

In der histologischen Differenzirung, die sich während der Entwicklung allmählich vollzieht, findet eine im Aggregat der ursprünglich



gleichen Embryonalzellen eintretende physiologische Arbeitstheilung einen für uns sichtbaren Ausdruck. Um dies zu verstehen, müssen wir im Auge behalten, dass sich das Leben aller organischen Körper in einer Summe verschiedener Verrichtungen oder Functionen äussert. Die Organismen nehmen Stoffe von aussen in sich auf, wobei sie das Brauchbare ihrem Körper einverleiben und das Unbrauchbare entfernen (Function der Ernährung und des Stoffwechsels); sie können die Form ihres Körpers durch Zusammenziehung und Ausdehnung verändern (Function der Bewegung); sie sind in der Lage, auf äussere Reize zu reagiren (Function der Erregbarkeit); sie besitzen endlich die Fähigkeit, neue Gebilde ihres Gleichen zu erzeugen (Function der Fortpflanzung). Bei den niedersten vielzelligen Organismen verrichten noch alle einzelnen Theile in gleicher Weise die aufgeführten, für das organische Leben nothwendigen Functionen; je höher ausgebildet aber ein Organismus wird, um so mehr sehen wir, dass seine einzelnen Zellen sich in die Aufgaben des Lebens theilen, dass einige vorzugsweise das Geschäft der Ernährung, andere der Bewegung, andere der Reizbarkeit und wieder andere das Geschäft der Fortpflanzung übernehmen, und dass mit dieser Arbeitstheilung zugleich ein höherer Grad der Vollkommenheit, mit welcher die einzelnen Functionen ausgeführt werden, verbunden ist. Zur Verrichtung einer besonderen Arbeitsleistung bildet sich jede Zelle, gleichsam wie ein selbstthätiger Werkmeister, auch ihre besonderen Arbeitsinstrumente aus, Intercellularsubstanzen, wo es zu stützen und Organe mit einander zu verbinden gilt, contractile Fibrillen zu energischer Bewegung, Leitungsbahnen zur Reizfortpflanzung u. s. w. So werden die Embryonalzellen zu den mannigfachen Arten von Gewebszellen.

Das weitere Studium der Entwicklungsgeschichte umfasst also, wie die einleitenden Betrachtungen gelehrt haben, zwei Seiten: die eine Seite ist das Studium der Formbildung, die zweite das Studium der histologischen Differenzirung. Bei den höheren Organismen vollzieht sich die Formbildung hauptsächlich in den Anfangsstadien, die histologische Differenzirung in den Endstadien der Entwicklung.

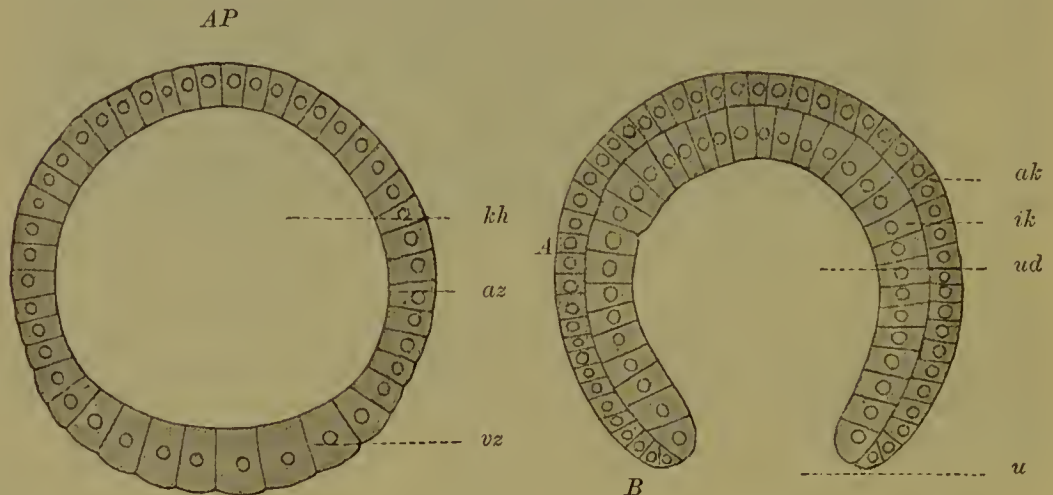
Da die Lehre von den Keimblättern eines der schwierigsten Kapitel der Entwicklungslehre und zur Zeit noch reich an widersprechenden Beobachtungen und Deutungen ist, so muss hier besonders daran erinnert werden, dass in den „Elementen“ es nur darauf ankommen kann, die Punkte, in denen unserer Ansicht nach das Wesen der Keimblattbildung bei den Wirbelthieren beruht, in das rechte Licht zu setzen.

Zur besseren Orientirung über die weiteren Geschehnisse sei gleich vorausgeschickt, dass der Process der Keimblattbildung sich in 2 Phasen zerlegen lässt. In der ersten Phase geht aus der Keimblase eine sehr charakteristische Embryonalform hervor, die Gastrula oder Darmlarve, deren Leibeswand aus 2 Keimblättern aufgebaut ist. Ihre Entstehung wird als Gastrulation bezeichnet. Noch ehe diese ganz zu Ende geführt ist, beginnt schon die zweite Phase, in manchen Fällen früher, in anderen später einzutreten; zwischen die beiden ersten Keimblätter schieben sich noch zwei weitere, die sogenannten mittleren hinein. In der ersten Phase wird also der Keim zwei-, in der nächsten dann

vierblättrig. Die Art und Weise, wie sich beide Prozesse abspielen, zeigt in den einzelnen Wirbelthierclassen je nach der ersten Organisation des Eies, der wieder hierdurch bedingten besonderen Art des Furchungsprocesses und der besonderen Beschaffenheit der Keimblase gleichfalls sehr tiefgreifende Modificationen, Wir beginnen mit den einfacheren Verhältnissen, die beim Amphioxus und bei den Amphibien beobachtet werden, und gehen dann zu den schwerer zu verstehenden Befunden über, welche Fische, Reptilien, Vögel und Säugthiere darbieten.

### 1. Die Keimblattbildung beim Amphioxus.

Wie schon früher gezeigt wurde, wird beim Amphioxus die Keimblase von Cylinderzellen begrenzt, die zu einem einschichtigen Epithel fest zusammenschliessen (Fig. 48). An einer Stelle, welche als vegetativer Pol (*VP*) bezeichnet werden kann, sind die Zellen (*vz*) etwas grösser und durch eingelagerte Dotterkörnchen trüber. An dieser Stelle nimmt der Process der Gastrulabildung seinen Anfang. Die vegetative Fläche beginnt sich zunächst abzuflachen und nach der Mitte der Kugel einzubuchten. Dann wird die Grube tiefer und tiefer,



*VP*

Fig. 48.

Fig. 49.

Fig. 48. Keimblase des *Amphioxus lanceolatus*. Nach HATSCHKEK.  
*kh* Keimblasenhöhle, *az* animale, *vz* vegetative Zellen. *AP* animaler, *VP* vegetativer Pol.

Fig. 49. Gastrula des *Amphioxus lanceolatus*. Nach HATSCHKEK.  
*ak* äusseres Keimblatt, *ik* inneres Keimblatt, *u* Urmund, *ud* Urdarm.

während die Keimblasenhöhle in demselben Maasse sich verkleinert. Schliesslich legt sich der eingestülpte Theil (Fig. 49 *ik*) unter vollständiger Verdrängung der Binnenhöhle an die Innenfläche des entgegengesetzten, nicht eingestülpten Theiles *ak* der Keimblase an. Als Endresultat ist aus der Kugel mit einfacher Wand ein becherförmiger Keim mit doppelten Wandungen, die Gastrula, entstanden.

Die neu gebildete Höhle, welche sich von der Einstülpung herleitet und nicht mit der Keimblasenhöhle, welche durch sie verdrängt worden ist, verwechselt werden darf, ist der Urdarm (*ud*), ihre Oeffnung nach Aussen der Urmund (*u*). Urdarm und Urmund sind



nicht dem Darmrohr und dem Munde des ausgewachsenen Thieres gleichwerthig. Zwar liefert der erstere die Grundlage zum Darmrohr, lässt aber ausser ihm noch eine Anzahl anderer Organe, wie die spätere Brust- und Leibeshöhle, aus sich hervorgehen. Die zukünftige Bestimmung des Hohlraumes wird daher besser durch die Bezeichnung „Darmleibeshöhle oder Coelenteron“ ausgedrückt. Der Urmund endlich ist bei den Wirbelthieren nur ein vergängliches Gebilde; er schliesst sich später und verschwindet mit Ausnahme eines Restes, der zum After wird, während der bleibende oder secundäre Mund ganz neu gebildet wird.

Die beiden Zellschichten des Bechers, welche am Rande des Urmundes in einander umbiegen, heissen die beiden primären Keimblätter und werden nach ihrer Lage als das äussere (*ak*) und als das innere (*ik*) unterschieden. Während bei der Keimblase die einzelnen Zellen von einander noch wenig verschieden sind, beginnt mit dem Process der Gastrulabildung sich eine Arbeitstheilung zwischen den beiden Keimblättern geltend zu machen, was bei den frei herumswimmenden Larven wirbelloser Thiere zu erkennen ist. Das äussere Keimblatt (*ak*) (auch Ektoblast oder Ektoderm genannt) dient als Körperbedeckung, ist zugleich Organ der Empfindung und vermittelt in dem Falle, wo sich Flimmern auf den Zellen entwickeln, wie beim Amphioxus, die Fortbewegung. Das innere Keimblatt (*ik*) (Entoblast oder Entoderm) kleidet die Darmleibeshöhle aus und besorgt die Nahrungsaufnahme. Beide Zellschichten stehen somit in einem Gegensatz zu einander in Hinblick sowohl auf ihre Lage, als auch auf ihre Function, da eine jede eine besondere Aufgabe übernommen hat. In dieser Hinsicht sind sie von C. E. v. BAER als die beiden Ur- und Primitivorgane des thierischen Körpers bezeichnet worden. Auf jedes von ihnen ist eine ganz bestimmte Summe der definitiven Organe des Körpers zurückzuführen: Das äussere Keimblatt liefert den epithelialen Ueberzug des Körpers, die Epidermis mit Drüsen und Haaren, die Anlage des Nervensystems und die functionell wichtigsten Theile der Sinnesorgane; deswegen legten ihm die älteren Embryologen den Namen des Hautsinnesblattes bei. Das innere Keimblatt dagegen wandelt sich in die übrigen Organe des Körpers um, in den Darm mit den Drüsen, in die Leibeshöhle, in die Muskeln u. s. w.; es sondert sich demnach in die weitaus überwiegende Masse des Körpers und hat während der Entwicklung die meisten und einschneidendsten Metamorphosen durchzumachen.

Am Anfang hat die Gastrula vom Amphioxus die Form einer flachen, ovalen Schüssel, welche man aus Fig. 49 leicht herstellen kann, wenn man sich die zwischen *A* und *B* gelegene Strecke der Becherwand entfernt denkt. Ebenso ist der Urmund oval und ansehnlich weit; wird aber bald enger und enger und stellt schliesslich ein ganz kleines, unscheinbares Loch dar. Als solches erhält er sich längere Zeit und wird, während der Embryo stark in die Länge zu wachsen beginnt, immer an seinem hinteren Ende vorgefunden, wo er an der Rückenfläche frei ausmündet.

Wie der Verschluss des Urmundes zu Stande kommt, ist eine seit mehreren Jahren lebhaft discutierte Frage. Namentlich handelt es sich darum, zu entscheiden, ob er concentrisch oder excentrisch erfolgt.

Concentrisch ist der Verschluss, wenn sich der Urmundrand in seinem ganzen Umfang gleichmässig zusammenzieht, so dass die



spätere kleine Oeffnung etwa der Mitte der ursprünglichen Ausdehnung entspricht. Mit der Bezeichnung eines excentrisch erfolgenden Urmundschlusses dagegen verbindet man die folgende Vorstellung:

Die Verkleinerung des weiten Urmundes geht von einer ganz bestimmten Stelle aus, welche dem Kopfe des späteren Embryo entspricht. Die links und rechts hiervon gelegenen Zellen des Randes, an welchem sich das äussere in das innere Keimblatt umschlägt, wachsen einander entgegen und vereinigen sich allmählich in einer Linie, welche mit der Medianebene des Embryo zusammenfällt. Es schliesst sich also der Urmund von vorn nach hinten bis auf einen kleinen Rest, welcher sein hinterster oder caudaler Abschnitt ist. In Fig. 49 z. B. ist nach dieser Theorie die Verkleinerung des Urmundes dadurch zu Stande gekommen, dass sich die zwischen *A* u. *B* gelegene Strecke der Becherwand in der angegebenen Weise neu gebildet hat. Durch Verwachsung (Concrescenz) des Urmundrandes entsteht die Rückengegend des Embryo, aus welcher sich Chorda, Nervenrohr und Ursegmente entwickeln. Es liegt auf der Hand, dass, je nachdem man einen concentrischen oder einen excentrischen Verschluss des Urmundes annimmt, die Achsen der Gastrula zu den späteren Hauptachsen des wurmförmig gewordenen Embryo eine sehr verschiedene Orientirung erhalten.

Eine Entscheidung über die aufgeworfene Frage ist beim Amphioxus sehr schwer zu treffen, doch liegt bei den übrigen Wirbelthieren eine Reihe von Thatsachen vor, welche sich zu Gunsten eines excentrisch erfolgenden Urmundschlusses verwerthen lassen.

Nach Beendigung der Gastrulation treten beim Amphioxus wie bei allen übrigen Wirbelthieren gleichzeitig Veränderungen an mehreren Stellen des Körpers ein, deren Betrachtung, da die Processe auf das unmittelbarste in einander greifen, nicht getrennt für sich vorgenommen werden kann. Vier neue Hauptorgane des Wirbelthierkörpers werden jetzt angelegt: 1) die beiden mittleren Keimblätter, welche die Leibeshöhle zwischen sich einschliessen, 2) das Darmdrüsenblatt, welches den secundären Darm der Wirbelthiere auskleidet, 3) die Grundlage des Achsenskelets, die Chorda dorsalis oder die Rückensaite, 4) das centrale Nervensystem. Während das letztere aus dem Hautsinnesblatt stammt, nehmen die drei übrigen aus dem primären inneren Keimblatt ihren Ursprung.

Die Anlage des Centralnervensystems entsteht in der Weise, dass die Zellen des äusseren Keimblatts in der Rückengegend (Fig. 50 *mp*) entsprechend einem Streifen, welcher meiner Ansicht nach durch Verschmelzung des Urmundrandes gebildet ist, an Höhe zunehmen, zu langen Cylindern werden und sich als Medullar- oder Nervenplatte (*mp*) abgrenzen lassen. Durch Einfaltung geht hierauf aus ihr eine Rinne hervor, welche die Decke des Urdarms als Leiste (*ch*) nach abwärts drängt.

Dann findet an den Stellen, wo die Ränder der Rinne in den kleinzelligen Theil des äusseren Keimblattes oder in das Hornblatt (*hb*) übergehen, eine Continuitätstrennung statt, und es wächst nun das Hornblatt von beiden Seiten über die gekrümmte Nervenplatte herüber, bis seine beiden Hälften sich in der Mittellinie treffen und verschmelzen. So entsteht am Rücken des Embryo (Fig. 51 u. 52) ein Canal, dessen untere Wand von der gekrümmten Medullarplatte (*mp*), dessen obere Wand von der darüber gewachsenen Epidermis (*ak*)

hergestellt wird. Erst auf einem späteren Stadium wandelt sich beim Amphioxus die unter der Epidermis gelegene Medullarplatte, indem ihre Ränder sich zusammenneigen und verwachsen, zu einem Nervenrohr um (Fig. 53 *n*). Die sich differenzirende Anlage des Nervensystems erstreckt sich so weit auf das hintere Ende des Embryo, dass der hier gelegene Rest des Urmundes noch in ihr Bereich fällt und bei dem Verschluss des Nervenrohres in sein hinteres Ende mit aufgenommen wird. Auf diese Weise geschieht es, dass jetzt Nervenrohr und Darmrohr am hinteren Ende des Embryo continuirlich durch Vermittlung des Urmundes in einander übergehen (Fig. 54 *cn*) und zusammen einen aus zwei Schenkeln bestehenden Canal bilden, dessen Form sich einem Heber vergleichen lässt. Der obere, das Nervenrohr darstellende Schenkel mündet am vorderen Ende eine Zeit lang nach aussen. Die Umbiegungsstelle der beiden Schenkel des Hebers oder der Urmundtheil, welcher die Verbindung zwischen Nervenrohr und Darmrohr vermittelt, heisst *Canalis neurentericus* (Fig. 54 *cn*), eine Bildung, welche uns auch in der Entwicklung der übrigen Wirbelthiere wieder begegnen wird.

Mit dem Nervenrohr entwickeln sich gleichzeitig die beiden mittleren Keimblätter und die *Chorda dorsalis* (Fig. 50 u. 51). Am vorderen Ende des Embryo entstehen an der Decke des Urdarms dicht bei einander zwei kleine Ausstülpungen, die Leibessäcke (*mk*),

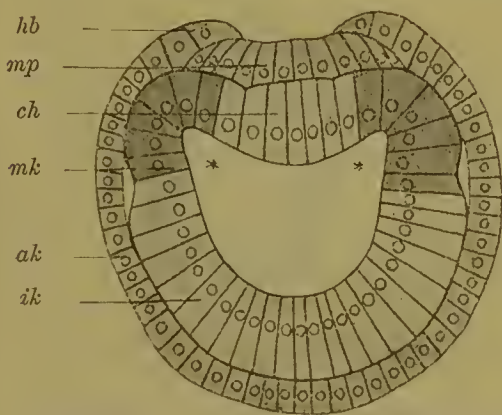


Fig. 50.

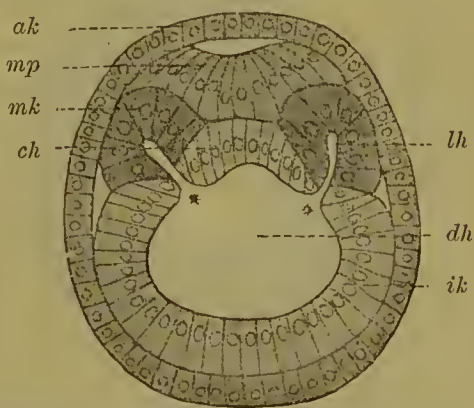


Fig. 51.

Fig. 50. Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo, bei welchem sich das erste Ursegment bildet. Nach HATSCHKEK.

*ak, ik, mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *hb* Hornblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, \* Ausstülpung der Urdarmhöhle.

Fig. 51. Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo, an welchem das fünfte Ursegment in Bildung begriffen ist. Nach HATSCHKEK.

*ak, ik, mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

welche zu beiden Seiten der gekrümmten Medullarrinne nach oben und seitwärts wachsen. Sie vergrössern sich langsam dadurch, dass sich der Ausstülpungsprozess vom vorderen auf das hintere Ende der Larve fortsetzt und schliesslich den Urmund erreicht. Die zwischen ihnen befindliche schmale, sie trennende, von den zwei Sternen \* begrenzte Strecke der Urdarmwandung, welche unter der Mitte der Medullarrinne gelegen ist, stellt die Anlage der *Chorda* (*ch*) dar.



Das primäre innere Keimblatt hat sich also jetzt in drei verschiedene Theile gesondert: 1) in die Chordaanlage (*ch*), 2) in die Zellen (*mk*), welche die beiden Leibessäcke (*lh*) auskleiden und das mittlere Keimblatt darstellen, und 3) in den übrig bleibenden Theil, welcher, zur Umgrenzung des späteren Darms (*dh*) bestimmt, nunmehr als Darmdrüsenblatt (*ik*) zu bezeichnen ist.

Die sich anschliessenden Entwicklungsprocesse haben den Zweck, die noch zusammenhängenden Theile durch Abschnürung und Verwachsung von einander zu isoliren und gesonderte Hohlräume zu bilden. Die Abschnürungsprocesse beginnen am vorderen Ende des Embryo und setzen sich von hier nach dem offenen Rest des Urmunds fort. Zuerst vertiefen sich die Leibessäcke (Fig. 51 *lh*) und verlieren den Zusammenhang mit dem übrigen Hohlraum (*dh*), indem sich die ihren Eingang begrenzenden Zellen dicht an einander legen (Fig. 52). Dadurch grenzt der Rand des Darmdrüsenblattes (*ik*) unmittelbar an den Rand der Chordaanlage (*ch*). Letztere ist mittlerweile auch Veränderungen eingegangen; die plattenförmige Anlage hat sich durch Erhebung ihrer Seitenränder so gekrümmt, dass eine tiefe, nach abwärts geöffnete Chordarinne entstanden ist. Später legen sich die Seitenwände der Rinne dicht an einander und gehen in einen soliden

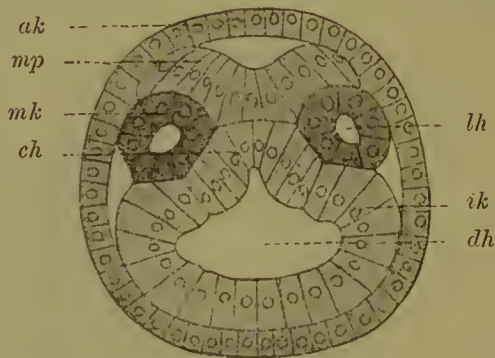


Fig. 52.

Fig. 52. Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit fünf wohl ausgebildeten Ursegmenten. Nach HATSCHKE.

*ak, ik, mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

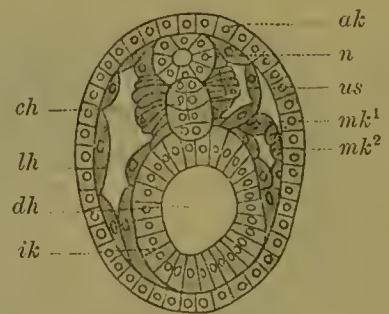


Fig. 53.

Fig. 53. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxus-Embryo mit elf Ursegmenten. Nach HATSCHKE.

*ak, ik, mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *dh* Darmhöhle, *n* Nervenrohr, *us* Ursegment, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle.

Zellenstab über, der vorübergehend die Decke des secundären Darms verschliessen hilft und an ihr als eine leistenartige Verdickung erscheint. Dann trennt sich (Fig. 53) der Zellenstab (*ch*) von der Darmanlage ab; diese schliesst sich jetzt erst vollständig zu einem Rohre, indem ihre in Fig. 51 mit einem Stern \* bezeichneten Ränder unter der Chorda einander entgegenwachsen und in einer medianen Naht verschmelzen.

Das Endresultat aller dieser Vorgänge zeigt uns der Querschnitt Fig. 53: der ursprünglich vorhandene Urdarm hat sich in drei Räume gesondert, in den ventral gelegenen, bleibenden Darm (*dh*) und in die

dorsal- und lateralwärts von ihm befindlichen, sich mehr und mehr vergrößernden beiden Leibessäcke (*lh*). Dazwischen hat sich noch die Chorda (*ch*) eingeschoben, an welche unten der Darm, oben das Nervenrohr (*n*) angrenzt. Die durch Abschnürung vom Urdarm sich sondernden Zellen, die in den Figuren 50—53 dunkler schattirt sind und die Leibeshöhle (*lh*) einschliessen, bilden das mittlere Keimblatt (*mk*). Sein dem äusseren Keimblatt anliegender Theil (Fig. 53) lässt sich als das parietale Mittelblatt (*mk*<sup>1</sup>), sein an Nervenrohr, Chorda und Darm angrenzender Theil als das viscerele Mittelblatt (*mk*<sup>2</sup>) unterscheiden.

Da der eben dargestellte Sonderungsprocess, wie schon erwähnt wurde, am vorderen Ende des Embryo beginnt und von hier sich Schritt für Schritt nach dem hinteren Ende langsam ausbreitet, kann man bei Durchmusterung einer Serie von Schnitten die verschiedenen Unbildungsstadien an ein und demselben Objecte verfolgen.

Bei der Beschreibung habe ich die Verhältnisse so dargestellt, als ob zwei einfache Leibessäcke zu beiden Seiten des Darmrohres beim Amphioxus entstanden

seien. Indessen sind die Vorgänge complicirter, da beim Embryo (Fig. 54) die Leibessäcke, während sie sich nach hinten vergrössern, in ihrem vorderen Abschnitt bereits weitere Veränderungen erleiden und durch abermalige Einfaltungen in einzelne, hinter einander gelegene Abtheilungen, in die Ursegmente (*us*), zerfallen. Ich begnüge mich mit diesem Hinweise, da ich aus didaktischen Gründen auf die Entwicklung der Ursegmente erst in einem folgenden Kapitel eingehen werde.

## 2. Die Keimblattbildung bei den Amphibien.

An der inäqualen Keimblase der Amphibien (Fig. 31) wird der ringförmige Bezirk, an welchem ihre dünne Decke in den dicken Boden übergeht, als die Randzone bezeichnet. An einer kleinen Stelle derselben, welche bei normaler Lage des Eies immer nach abwärts gekehrt ist, beginnt sich eine Einstülpung auszubilden. Bei Betrachtung des Eies von der Oberfläche macht sich eine kleine, scharf begrenzte, sichelförmige, später sich vergrößernde und dann wie ein Hufeisen gekrümmte Rinne bemerkbar (Fig. 57 *C* u. *Au*), welche auf ihrer einen Seite durch kleine, beim Frosch schwarz pigmentirte Zellen, auf der anderen Seite durch grosse, helle Elemente begrenzt wird. Die Rinne entspricht dem Urmund; denn wie ein Durchschnitt lehrt (Fig. 55), stülpen sich an ihrem kleinzelligen, pigmentirten Rand, welchen

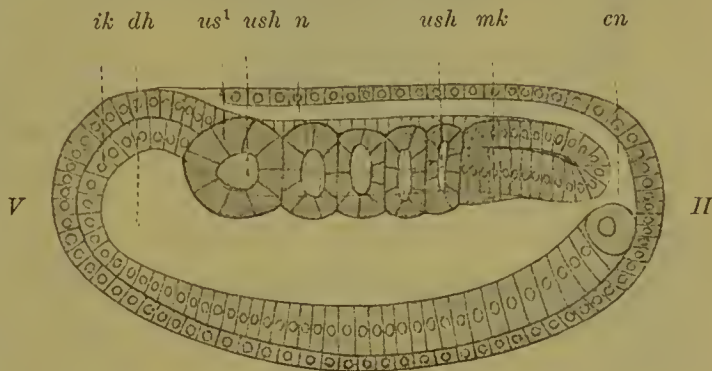


Fig. 54. Optischer Längsschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit fünf Ursegmenten. Nach HATSCHKEK.  
V vorderes, H hinteres Ende, *ik*, *mk* inneres, mittleres Keimblatt, *dh* Darmhöhle, *n* Nervenrohr, *cn* Canalis neurentericus, *us*<sup>1</sup> erstes Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle.



wir die vordere Urmundlippe (*dl*) nennen wollen, kleine, dem Bereich der Keimblasendecke angehörige Zellen, an dem entgegengesetzten unpigmentirten Rand oder der hinteren Urmundlippe (*vl*) die grossen, dotterreichen Elemente der



Fig. 55. Längsdurchschnitt durch eine Keimblase von Triton mit beginnender Gastrulaeinstülpung.

*ak, ik* äusseres, inneres Keimblatt; *kh* Keimblasenhöhle; *ud* Urdarm; *u* Urmund; *dz* Dotterzellen; *dl, vl* dorsale, ventrale Lippe des Urdarms.

grossen Zellen der vegetativen Keimblasenhälfte zu liegen kommen. Letztere oder die ganze Dottermasse ist am Schluss des Einstülpungsprocesses in das Innere der Gastrula aufgenommen und nach aussen

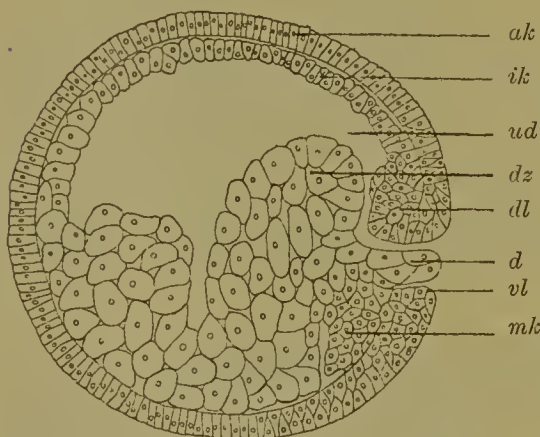


Fig. 56. Längsschnitt durch eine Gastrula von Triton.

*ak, ik, dz, dl, vl, ud* wie in Fig. 55, *d* Dotterpfropf, *mk* mittleres Keimblatt.

von den kleinen Zellen der animalen Hälfte der Keimblase vollständig umwachsen worden. Daher sieht jetzt beim Frosch die gesamte Oberfläche des Keims, da hier die kleinen Zellen stark pigmentirt sind, dunkelschwarz aus, mit Ausnahme einer etwa stecknadelkopfgrossen Stelle, die dem Urmund entspricht. Hier nämlich ragt ein Theil der hellen Dottermasse aus dem Urdarm nach aussen hervor und verschliesst den Eingang zu ihm gleichsam wie ein Pfropf (*d*); daher er auch den Namen des RUSCONI'schen Dotterpfropfes führt.

Der so entstehende Urdarm (*ud*) ist erst eng und spaltförmig und tritt neben der noch ansehnlichen Keimblasenhöhle (*kh*) in den Hintergrund. Später ändert sich das Grössenverhältniss immer mehr zu seinen Gunsten, indem er sich entsprechend dem immer reichlicher eingestülpt werdenden Zellenmaterial nach vorn zu einem weiten Sack ausdehnt und dabei die Keimblasenhöhle schliesslich vollständig verdrängt (Fig. 56). Die an der vorderen Urmundlippe einwandernden kleinen Zellen bilden die Decke des Urdarms, während an seinen Boden die

grossen Zellen der vegetativen Keimblasenhälfte zu liegen kommen. Letztere oder die ganze Dottermasse ist am Schluss des Einstülpungsprocesses in das Innere der Gastrula aufgenommen und nach aussen von den kleinen Zellen der animalen Hälfte der Keimblase vollständig umwachsen worden. Daher sieht jetzt beim Frosch die gesamte Oberfläche des Keims, da hier die kleinen Zellen stark pigmentirt sind, dunkelschwarz aus, mit Ausnahme einer etwa stecknadelkopfgrossen Stelle, die dem Urmund entspricht. Hier nämlich ragt ein Theil der hellen Dottermasse aus dem Urdarm nach aussen hervor und verschliesst den Eingang zu ihm gleichsam wie ein Pfropf (*d*); daher er auch den Namen des RUSCONI'schen Dotterpfropfes führt.

Von den beiden Keimblättern der Gastrula verdünnt sich später

das äussere beim Wassersalamander zu einer einfachen Lage regelmässig angeordneter, cylindrischer Zellen, beim Frosch dagegen wird es von 2—3 Lagen kleiner, zum Theil cubischer, stark pigmentirter Elemente gebildet. Das innere Keimblatt besteht an der Decke des Urdarms gleichfalls aus kleinen (beim Frosch pigmenthaltigen) Zellen, an der anderen Seite aus den grossen Dotterzellen, die, in vielen

Lagen zusammengehäuft, einen weit in den Urdarm hineinspringenden und ihn zum Theil ausfüllenden Hügel bedingen. Hierdurch muss die Gastrula der Amphibien wieder im Wasser eine bestimmte Ruhelage einnehmen, da die Dottermasse als der schwerere Theil sich immer am tiefsten einstellt (Fig. 56).

Der Keim der Amphibien ist jetzt schon ein vollständig bilateral symmetrischer Körper. Die durch den Dotter verdickte Wand der Gastrula wird zur Bauchseite des späteren Thieres, die entgegengesetzte, nach oben gerichtete Wand oder die Decke des Urdarms wird zum Rücken. Der Urmund bezeichnet uns, wie sich weiterhin ergeben wird, das hintere Ende, und der entgegengesetzte Theil den Kopf. Es lassen sich also durch die Gastrula eine Längsachse, eine dorsoventrale und eine quere Achse hindurchlegen, die den späteren Achsen des Thieres entsprechen.

In den Gastrulationsprocess und namentlich in die dabei am Urmund eintretenden Veränderungen lassen sich noch weitere wichtige Einblicke gewinnen, wenn man die genauere Beobachtung der Entwicklung mit einem Experiment verbindet, welches uns zugleich ein werthvolles Beweismaterial für die Lehre vom excentrisch erfolgenden Urmundverschluss liefert.

Froscheier werden sogleich nach der Befruchtung auf eine horizontale Glasplatte gebracht, auf welcher sie bald eine normale Stellung einnehmen und das schwerere weisse Dotterfeld nach abwärts kehren. Sie werden hierauf in geeigneter Weise durch Auflegen einer zweiten Glasplatte ein wenig platt gedrückt und zugleich in ihrer Lage festgehalten, durch welche Eingriffe die weitere Entwicklung nicht gehemmt wird, sofern man nur mit einiger Vorsicht verfährt.

An einem derartig fixirten Ei kann man die Entwicklung des Urmundes von seinem ersten Auftreten an continuirlich verfolgen, indem man von Zeit zu Zeit die nach unten gelegene Fläche, an der sich die fraglichen Entwicklungsprocesse abspielen, nach oben kehrt und unter dem Mikroskop untersucht. Auch kann man seine ursprüngliche und seine spätere Lage genau bezeichnen, indem man mit Tusche Marken auf der Glasplatte anbringt.

Mit Hülfe der angegebenen Versuchsanordnung lässt sich feststellen, dass sich die kleine Urmundrinne vom Ort ihres ersten Ursprungs nach links und rechts weiter ausdehnt, im Bogen der Randzone GÖTTE'S folgend und das Dotterfeld umfassend (Fig. 57 C u. A). Bald gewinnt sie die charakteristische Form eines Hufeisens. Während nun die freien Enden desselben fortfahren, sich durch weitere Ausdehnung der Einstülpung nach hinten zu vergrössern, hat auch der zuerst entstandene mittlere Theil der Rinne seine Lage verändert. Der durch eine pigmentirte Linie sich absetzende Umschlagsrand des äusseren in das innere Keimblatt oder die vordere Urmundlippe wächst allmählich von vorn nach hinten über das weisse Dotterfeld hinüber. Dabei dehnen sich die Enden der hufeisenförmigen Rinne gleichfalls immer mehr nach hinten aus, vereinigen sich schliesslich an dem hinteren Rande des Dotterfeldes vis à vis der Stelle, wo die erste Urmundrinne entstanden war, und schliessen das Hufeisen zu einem Ring. Anfangs ist der letztere noch weit, so dass ein ansehnlicher Theil des Dotterfeldes als RUSCONI'Scher Pfropf von aussen zu sehen ist. Später wird er immer enger, indem die von vorn nach hinten sich vollziehende Ueberwachsung des Dotterfeldes ihren Fortgang



nimmt (Fig. 57 *D*); noch später wandelt er sich in einen kaum wahrnehmbaren Spalt um (Fig. 57 *B*), der mit der Längsachse des Embryo zusammenfällt.

Aus diesen Beobachtungen folgt, dass der sichelförmige Urmund vom ersten Orte seiner Entstehung aus sich entlang dem Rande des Dotterfeldes vergrößert und über die ganze untere Fläche des Eies allmählich herüberwandert. Der erste Ort entspricht dem Kopf-, der letztere dem Schwanzende des Embryo, wie ebenfalls die Beobachtung am fixirten lebenden Ei lehrt. Man vergleiche das jüngere Stadium *A* mit dem älteren Stadium *B* (Fig. 57). Denn nur in geringer Entfernung vor der zuerst gebildeten Urmundrinne (*Au*) legt sich der

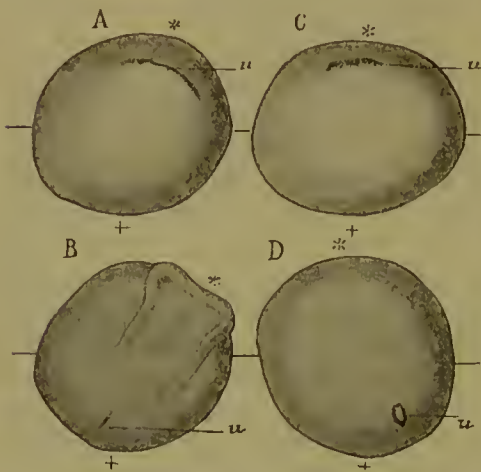


Fig. 57. Zwei Froscheier auf zwei verschiedenen Entwicklungsstadien. (*A* und *C* am Beginn der Gastrulation, *B* und *D* am Abschluss derselben.) Sie wurden bald nach der Befruchtung zwischen horizontalen Glasplatten comprimirt und dadurch in ihrer Lage fixirt.

*B* älteres Stadium von *A*, *D* älteres Stadium von *C*, *u* Urmund, \* Kopfende, + späteres hinteres Ende des Eies.

durch eine von vorn nach hinten excentrisch erfolgende Verwachsung der Urmundränder entstanden. Die Linie, wo die Verwachsung stattgefunden hat, lässt sich, wie mir scheint, auch später noch an einer feinen, von vorn nach hinten zum Urmundrest verlaufenden Furche, der sogenannten Rückenrinne (Fig. 57 *B*), erkennen, zu deren Seiten dann etwas später die Medullarwülste hervortreten.

In der Umgebung der Urmundränder bald nach ihrer ersten Anlage sowie später in der Umgebung der Rückenrinne spielen sich die wichtigsten Entwicklungsprocesse ab, nehmen die mittleren Keimblätter, die Chorda und das Nervenrohr ihren Ursprung, wobei sich wieder zwischen den Amphibien und dem Amphioxus die wichtigsten Vergleichspunkte und Homologieen ergeben.

Bald nach Beginn der Gastrulation wird in ihrem weiteren Verlauf, gewissermaassen in einer zweiten Phase, wie auf S. 61 gesagt wurde, das am Urmund einwachsende Zellenmaterial hauptsächlich zur Erzeugung der mittleren Keimblätter verwandt. Da die sich hier darbietenden Bilder dem Verständniss Schwierigkeiten bereiten und noch

vordere quere Hirnwulst (*B*) im weiteren Verlauf der Entwicklung an, der zum Ring geschlossene und schliesslich in eine feine Längsspalte umgewandelte Urmund (*Bu*) dagegen lässt in seiner Umgebung alsbald die Schwanzknospe entstehen und wird mit seinem hintersten Abschnitt schliesslich zur Bildung des Afters verwandt. (Näheres hierüber in Kapitel IX). Zwischen den so als Kopf- und Schwanzende genauer bestimmten Punkten ist an der unteren Fläche des fixirten Eies der Theil der Gastrulawand gebildet worden, welcher zum Rücken des Embryo wird (Fig. 57 *B*); denn es legen sich hier nach kurzer Zeit als Verlängerung des queren Hirnwulstes nach hinten die Medullarwülste an, auf welche nachher noch genauer eingegangen werden wird. Wenn die schon früher für den Amphioxus entwickelte Ansicht das Rechte getroffen hat, ist der Rücken

immer in verschiedener Weise gedeutet werden, will ich zunächst an zwei schematischen Durchschnitten auseinandersetzen, wie sich nach meiner Ansicht die Entwicklung des mittleren Keimblattes gestaltet.

Das erste Schema (Fig. 58) giebt einen Durchschnitt durch den hintersten Theil des Urmundes. Der Urdarm ist so gut wie ganz durch die Dottermasse (*d*) ausgefüllt. Von jedem Urmundrand aus hat sich eine Masse kleiner Zellen als Epithelmembran eingestülpt und jederseits eine mit engem Spalt versehene Tasche (*lh*) gebildet, die sich eine Strecke weit zwischen Dotter und äusserem Keimblatt nach abwärts schiebt.

Die Taschen sind die Anlagen der den Darm umschliessenden Leibeshöhle; ihre Epithelwandungen sind die mittleren Keimblätter, welche wir in ein dem Ektoderm anliegendes parietales Blatt (*mk<sup>1</sup>*) und ein die Dottermasse überziehendes viscerales Blatt (*mk<sup>2</sup>*) eintheilen können. Ersteres schlägt sich am Urmund in das äussere Keimblatt *un*, letzteres geht in die Dottermasse oder das secundäre innere Keimblatt über.

Das zweite Schema (Fig. 59) ist ein Querschnitt durch den vorderen Theil des Embryo oder jenen Bezirk, wo sich die dorsale Wand der Gastrula, die zum Rücken des Embryo wird, durch Verschluss der Urmundränder gebildet hat. Im Bereiche der Verschlussstelle oder der Urmundnaht besteht die Rückenwand nur aus zwei Blättern cylindrischen Epithelzellen, von denen das äussere sich zur Medullarplatte (*mp*), das innere zur Anlage der Chorda (*ch*) weiter entwickelt. Die Leibestaschen (*lh*) sind in derselben Lage und Ausdehnung wie im vorhergehenden Schema zu sehen; da aber im vorderen Bereich der Gastrula die Dottermasse geringer ist, springt jetzt die Uebergangsstelle des visceralen mittleren Keimblattes in die Dotterzellen als eine Falte in die Urdarmhöhle weit hinein und reicht bis nahe an den Rand der Chordaanlage heran. Durch die beiden Darmfalten — so können wir sie heissen — wird der Urdarm in drei Räume zerlegt, in einen mittleren, den bleibenden oder secundären Darm (*dh*), und in zwei seitliche Räume, die ihn von links und rechts umfassen und von der Körperwand trennen, die beiden Leibeshöhlen (*lh*). Alle drei hängen zu beiden Seiten der Chordaanlage durch längs verlaufende Spalten, die mit Sternchen (\*) bezeichnet sind, unter einander zusammen und ebenso nach hinten, wo der Urmund noch offen ist. Das Bild ist leicht auf den nebenstehenden Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo (Fig. 60) zurückzuführen, wenn wir uns bei ihm an der ventralen Seite das einfache Epithel durch Dotterausammlung verdickt und die



Fig. 58. Schema für die Entwicklung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbeltieren.

Querschnitt durch den Urmund eines Embryo.

*u* Urmund, *ud* Urdarm, *lh* Leibeshöhle, *d* Dotter, *ak* äusseres Keimblatt, *mk<sup>1</sup>*, *mk<sup>2</sup>* parietale und viscerales Lamelle des mittleren Keimblattes.



beiden kleinen Leibessäcke eine Strecke weit nach abwärts zwischen Dottermasse und äusseres Keimblatt hineingewachsen denken.

Wenn bei den Wirbelthieren die Verhältnisse so liegen würden, wie es durch die beiden Schemata zum Ausdruck gebracht ist, könnte es bei ihnen ebensowenig wie beim Amphioxus länger zweifelhaft sein, dass sich die Leibeshöhle aus zwei Ausstülpungen des Urdarms entwickelt, und dass ihre Wandungen die beiden mittleren Keimblätter sind. Nun bietet uns aber kein einziges Wirbelthier einen so deutlichen und überzeugenden Befund dar. Die Deutlichkeit ist vor allen Dingen überall dadurch herabgesetzt, dass die als Leibessäcke zu deutenden Theile am Anfang ihrer Entstehung keine Hohlräume mehr umschliessen, da ihre Wände in Folge der

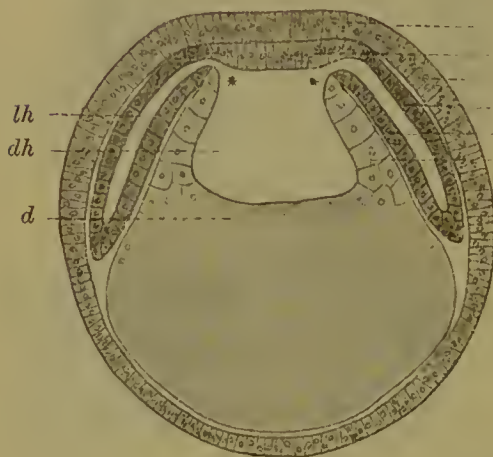


Fig. 59.

Fig. 59. Schema für die Entwicklung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbelthieren.

Querschnitt durch einen Embryo vor dem Urmund.

*mp* Medullarplatte, *ch* Chordaanlage, *ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, *mk<sup>1</sup>*, *mk<sup>2</sup>* parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *d* Dottermasse mit Dotterkernen, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

Fig. 60. Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo. Siehe Erklärung Fig. 51.

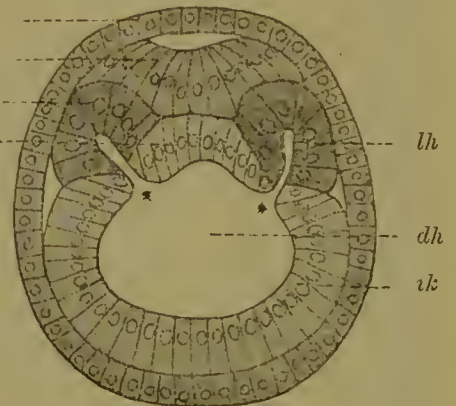


Fig. 60.

den Raum für sich beanspruchenden grösseren Dotteransammlung und vielleicht auch noch aus anderen schwerer festzustellenden Ursachen zusammengedrückt sind. Wir finden daher an Stelle der im Schema dargestellten Leibessäcke solide Zellenmassen vor, für welche es nachzuweisen gilt, dass sie den ersteren ihrer Lage und Entwicklung nach entsprechen.

Um zu sehen, welche Bilder in Folge eines Schwundes der Leibeshöhle entstehen müssen, wollen wir uns in den beiden Schemata das parietale und das viscerale Blatt der Leibessäcke fest auf einander gepresst denken. Im Schema der Figur 59 erhalten wir dann eine mehrschichtige Zellenmasse, die überall von den beiden primären Keimblättern, zwischen welche sie hineingewachsen ist, deutlich getrennt ist mit Ausnahme der mit einem Stern bezeichneten Stelle, welche den Eingang zu dem Leibessack oder die wichtige Gegend bezeichnet, von welcher aus die Ausstülpung oder die Hervorwucherung des mittleren aus dem inneren Keimblatt erfolgt ist. Hier hängt die Zellenmasse einerseits mit der Chordaanlage, andererseits mit dem Darmdrüsen-

blatt zusammen. Ebenso kommt im Schema der Figur 58 bei Zusammenpressung des parietalen und des visceralen Mittelblattes eine mehrschichtige Zellenmasse zu Stande, die überall isolirt ist, bis auf die Umgebung des Urmundes, wo ein Uebergang sowohl in das äussere, als in das innere Keimblatt stattfindet. Wenn wir uns hier noch ausserdem vorstellen, dass die beiden Urmundlippen von links und rechts zusammengedrückt und in einer Nahtlinie verschmolzen sind, so erhalten wir in der Mitte des Durchschnitts einen intermediären Substanzstreifen, der sich beiderseits in die drei Keimblätter sondert, oder mit anderen Worten: in der Gegend des Urmunds stossen bei Verklebung seiner Ränder alle drei Keimblätter in einer einzigen Zellenmasse zusammen.

Die vergleichende Embryologie kann nun in der That den Nachweis führen, dass ähnliche Bilder, wie wir sie durch Veränderungen der Schemata hervorgerufen haben, bei Untersuchung der Amphibien, nicht minder aber auch der übrigen Wirbelthiere, wie sich später

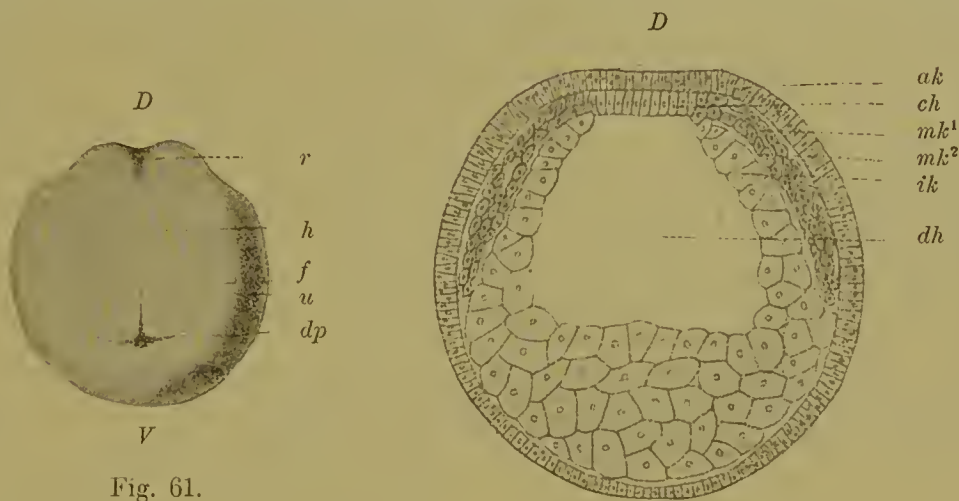


Fig. 61.

Fig. 62.

Fig. 61. Embryo von Triton mit deutlich entwickelter Rückenrinne, vom Urmund aus gesehen, 53 Stunden nach künstlicher Befruchtung.

*D, V* dorsale, ventrale Gegend, *u* Urmund, *h* Höcker zwischen Urmund und Rückenrinne (*r*), *f* halbkreisförmige Furche, welche das Urmundfeld einschliesst, *dp* Dotterpfropf.

Fig. 62. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne.

*ak, ik* äusseres, inneres Keimblatt, *mk¹, mk²* parietale und viscerele Lamelle des mittleren Keimblattes, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *D, V* dorsal, ventral.

zeigen wird, gewonnen werden. Wenn bei den Tritonen, die hier besonders lehrreich sind, die Gastrulaeinstülpung unter Verdrängung der Keimblasenhöhle vollständig beendet ist, streckt sich der Embryo ein wenig; die spätere Rückenfläche (Fig. 61) plattet sich ab und lässt eine seichte Rinne (*r*) hervortreten, die sich vom vorderen zum hinteren Ende bis nahe an den Urmund (*u*) ausdehnt. Dieser hat jetzt die Form eines Längsspaltcs angenommen.

Ein vor dem Urmund durch die Mitte des Embryo geführter Querschnitt (Fig. 62) entspricht in jeder Beziehung unserem Schema (Fig. 59), wenn wir uns an diesem die Leibeshöhle geschwunden



denken. Das äussere Keimblatt (*ak*) besteht aus einer einfachen Schicht von Zellen, die am Rücken cylindrisch sind und ventralwärts niedriger werden. Die im Innern eingeschlossenen Zellen zeigen sich in dreifach verschiedener Weise differenziert und wandeln sich demgemäss auch später in drei verschiedene Organe, in Chorda, Darmdrüsenblatt und mittleres Keimblatt, um. Erstens findet sich an der Decke des Urdarms (*dh*) unter der Rückenrinne bis nahe zum Urmund ein schmaler Streifen hoher cylindrischer Zellen (*ch*); er entspricht in jeder Beziehung der Chordaanlage in unserem Schema (Fig. 59 *ch*) und in dem Querschnitt durch den Amphioxus (Fig. 50, 51 *ch*). Zweitens grenzen jederseits an die Chordaanlage zwei Streifen (*mk<sup>1</sup>*, *mk<sup>2</sup>*) kleiner, ovaler Zellen, die etwa bis in die Mitte der Seitengegend des Embryo herabreichen. An der Begrenzung des Urdarms nehmen sie nicht Theil, da ihnen von Innen eine dritte Art von grossen, dotterreichen Zellen (*ik*) auflagert. Diese beginnen am Rande der Chordaanlage in einfacher Schicht, werden weiter nach abwärts zwei Lagen stark und gehen so in die voluminösere Ansammlung von Dotterzellen über, welche bei allen Amphibienembryonen die Bauchseite einnimmt und die Gastrulahöhle fast ganz ausfüllt. Sie entsprechen, wenn wir in unserem Vergleiche fortfahren, dem Darmdrüsenblatt, während die kleinzelligen Massen, die sich von den Seitenrändern der Chordaanlage aus zwischen Darmdrüsenblatt und äusseres Keimblatt hineingeschoben haben, den Zellen zu vergleichen sind, welche beim Amphioxus und in unserem Schema die Wand der Leibessäcke oder das mittlere Keimblatt bilden.

Es ist daher der Schluss gerechtfertigt und sehr nahe liegend, dass bei Triton die beiden mittleren Keimblätter im vorderen Bereich des embryonalen Körpers durch einen Ausstülpungsprocess zu beiden Seiten der Chordaanlage, wie beim Amphioxus, entstanden sind, nur dass in dem einen Falle die ausgestülpte Zellenmasse einen Hohlraum, im anderen Falle keinen solchen einschliesst.

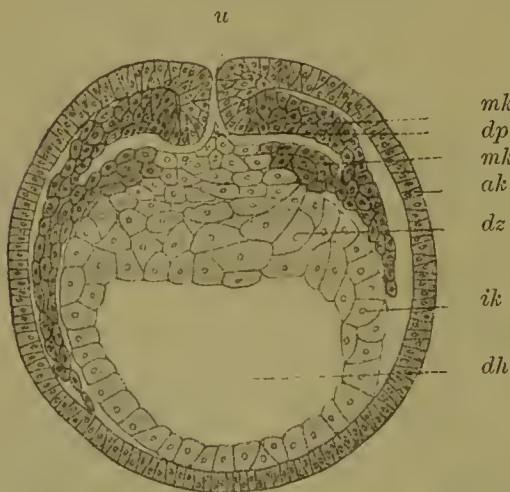


Fig. 63. Querschnitt durch den Urmund eines Embryo von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne.

*ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, *mk<sup>1</sup>*, *mk<sup>2</sup>* parietale und viscerele Lamelle des mittleren Keimblattes, *u* Urmund, *dz* Dotterzellen, *dp* Dotterpfropf, *dh* Darmhöhle.

Ein Querschnitt durch den Urmund des Tritonembryo (Fig. 63) ist unserem Schema (Fig. 58) zu vergleichen. Den hohlen Leibessäcken des letzteren entsprechen die soliden Zellenstreifen, welche die Anlagen des mittleren Keimblattes sind. In der Nähe des Urmundes (*u*) spalten sie sich in zwei Lamellen. Die eine Lamelle (*mk<sup>1</sup>*) geht, wie in unserem Schema, in das innere Blatt der Urmundlippe über und schlägt sich an ihrem Rande in das äussere Keimblatt (*ak*) um; die andere Lamelle (*mk<sup>2</sup>*) dagegen hängt mit der Masse der Dotterzellen (*dz*) zusammen, die sich wie ein Wall

vor den Urmund legt und als RUSCONI'scher Dotterpfropf (*dp*) in ihm hineinragt.

Nach rückwärts vom Urmund breitet sich das mittlere Keimblatt noch eine Strecke weit aus, aber hier als eine einzige, zusammenhängende Masse.

Nach den Gegenden, in welchen das mittlere Keimblatt mit dem Darmdrüsenblatt längere Zeit zusammenhängt, wie uns die Geschichte seiner Entstehung gelehrt hat, lässt es sich in zwei Abschnitte zerlegen: in einen Abschnitt, der sich zu beiden Seiten der Chorda ausbreitet, und in einen zweiten, der den Urmund umgiebt. Der eine kann als parachordaler oder gastral, der andere als peristomaler Mesoblast bezeichnet werden. Doch kommt dieser Unterscheidung nur eine topographische, keine tiefere genetische Bedeutung zu. Denn wenn unsere Ansicht richtig ist, dass sich der Urmund von vorn nach hinten schliesst, und dass sich die Chorda im Bereich der Nahtlinie bildet, so ist klar, dass ursprünglich der parachordale Mesoblast ebenfalls durch Einfaltung an den Urmundrändern entstanden ist, zur Zeit, als sie sich noch nicht in der Nahtlinie verbunden hatten. Oder in anderen Worten: ein mittleres Keimblatt, welches auf jüngeren Entwicklungsstadien peristomal liegt, wird auf vorgerückteren Stadien parachordal oder gastral. Bei den Wirbelthieren entsteht das mittlere Keimblatt überhaupt nur durch Einfaltung in der Umgebung der Urmundränder.

Die weitere Entwicklung der Mesoderm-, Chorda- und Darmanlage führt an den Stellen, wo jetzt noch ein Zusammenhang besteht, später eine vollständige Sonderung herbei und lässt dadurch die Uebereinstimmung mit den beim Amphioxus erhaltenen Befunden noch schärfer hervortreten.

Der Sonderungsprocess wird bei Triton zunächst dadurch eingeleitet, dass sich die Chordaplatte einkrümmt und zur Chordarinne wird (Fig. 64 *ch*). Indem sie sich hierbei an ihren Rändern continuirlich in die parietale Lage des mittleren Keimblattes (*mk*<sup>1</sup>) fortsetzt, entstehen an der Decke des Urdarms die beiden kleinen Chordafalten, welche die Rinne zwischen sich fassen. Mit ihren freien Rändern stossen sie dicht an den Umschlagsrand, an welchem die viscerele Lamelle des mittleren Keimblattes (*mk*<sup>2</sup>) in das Darmdrüsenblatt (*ik*) umbiegt und die Darmfalte bildet. Man vergleiche hiermit das entsprechende Stadium vom Amphioxus (Fig. 60).

Auf einem nächstfolgenden Stadium (Fig. 65), in welchem sich die verdickte, aus langen Cylinderzellen bestehende Medullarplatte deutlich von den kleiner gewordenen, cubischen Elementen des Hornblattes absetzt, beginnt sich das mittlere Keimblatt an der Einstülpungsstelle von seiner Umgebung abzuschmüren; die parietale Lamelle löst sich von der Chordaanlage, desgleichen die viscerele Lamelle vom Darmdrüsenblatt ab, und beide verschmelzen hierauf mit ihren abgelösten Rändern unter einander. Durch diesen Vorgang ist die Anlage des Leibessackes oder des mittleren Keimblattes nach allen Seiten eine in sich abgeschlossene und von der Umgebung getrennte. Gleichzeitig haben sich Chordaanlage (*ch*) und Darmdrüsenblatt (*ik*) ebenfalls wieder wie auf dem Durchschnitt durch einen Amphioxus-Embryo (Fig. 52) mit ihren freien Rändern an einander gelegt, so dass erstere wie eine Verdickung des Darmdrüsenblattes erscheint und noch eine Zeit lang an der oberen Begrenzung des Darms Theil nimmt.

Auch dieses Stadium verändert sich rasch durch einen zweiten



Sonderungsprozess. Die zu einem soliden Stab umgebildete Chordanlage wird nach und nach von der Begrenzung des Darms ausgeschlossen (Fig. 66), dadurch, dass unter ihr die aus grossen Dotterzellen zusammengesetzten Hälften des Darmdrüsenblattes (*ik*) einander entgegenwachsen und in einer medianen Naht verschmelzen (siehe Amphioxus, Fig. 53).

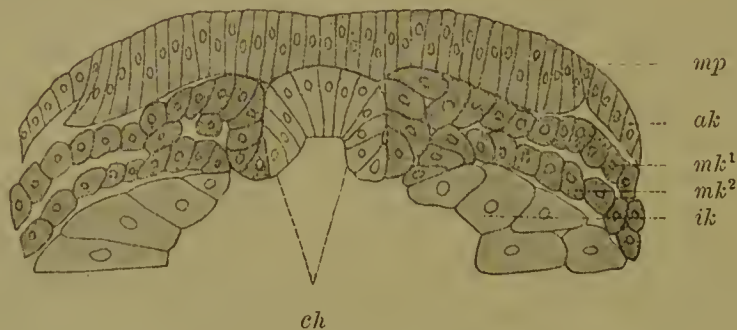


Fig. 64.



Fig. 65.

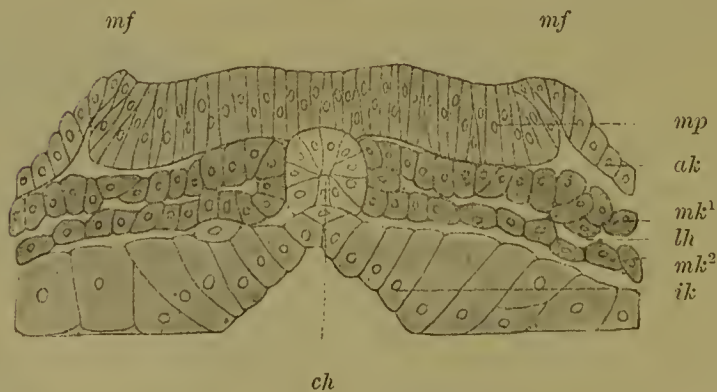


Fig. 66.

Fig. 64—66. Drei Querschnitte aus einer Schnittserie durch einen Triton-Embryo, an welchem die Medullarwülste hervortreten beginnen. Die Schnitte illustrieren die Entwicklung der Chorda aus der Chordanlage und die Abschnürung der beiden Hälften des mittleren Keimblattes.

*ak, ik, mk¹, mk²* wie oben, *mp* Medullarplatte, *mf* Medullarfalten, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle.

Schluss des bleibenden Darms an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Leibessäcke vom inneren Keim-

blatt und Entstehung der Chorda dorsalis sind somit bei den Amphibien, wie beim Amphioxus Prozesse, die auf das innigste in einander greifen. Auch hier beginnt die Abschnürung der genannten Theile am Kopfende des Embryo und schreitet langsam nach hinten fort. Am hinteren Ende aller Wirbelthier-Embryonen aber bleibt noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen, durch deren Vermittlung das Längenwachsthum des Körpers bewirkt wird.

Jetzt tritt auch bald der Zeitpunkt ein, auf welchem bei den Embryonen der Tritonen die Leibeshöhle sichtbar wird. Denn nachdem die Abschnürung der oben namhaft gemachten Organe vollendet ist, weichen die beiden mittleren Keimblätter am Kopfende des Embryo und zu beiden Seiten der Chorda auseinander und lassen eine linke und eine rechte Leibeshöhle (Enterocöl) hervortreten, welche auf den vorhergehenden Stadien nach meiner Auffassung nur wegen der innigen gegenseitigen Berührung ihrer Wandungen nicht zu erkennen war.

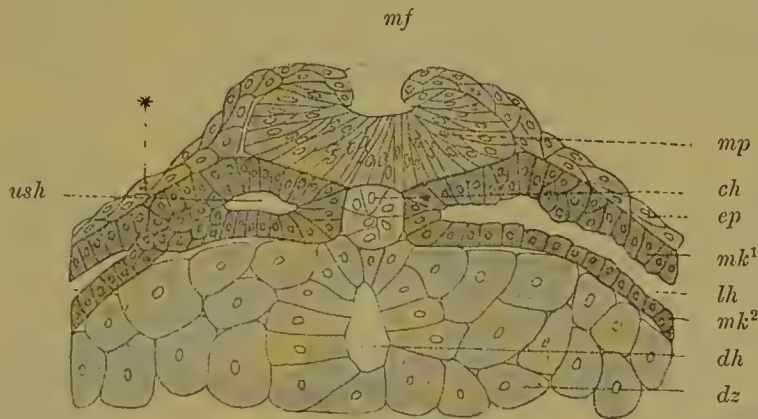


Fig. 67.

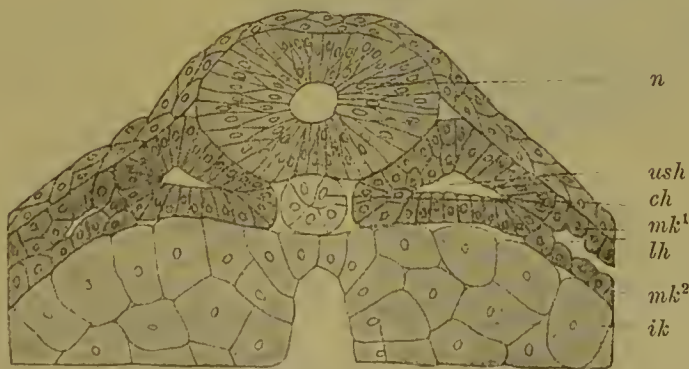


Fig. 68.

Fig. 67. Querschnitt durch ein Ei von Triton, dessen Medullarfurche dem Verschluss nahe ist.

Fig. 68. Querschnitt durch ein Ei von Triton mit geschlossenem Nervenrohr und wohlentwickelten Ursegmenten.

*mf* Medullarfalten, *mp* Medullarplatte, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *ep* Epidermis oder Hornblatt, *mk* mittleres Keimblatt, *mk*<sup>1</sup> parietales, *mk*<sup>2</sup> viscerales Mittelblatt, *ik* inneres Keimblatt, *ush* Ursegmenthöhle.



Noch ein Wort über die erste Anlage des Centralnervensystems bei den Amphibien. Wie gastral von der Nahtlinie der Urmundränder die Chorda, so entsteht nach aussen von ihr die Nervenplatte. Links und rechts von der Rückenrinne, welche die ursprüngliche Lage der Nahtlinie auch noch später andeutet (Fig. 57 *B*), verdickt sich das äussere Keimblatt längs zweier schmaler Streifen, indem die Zellen sich in die Länge strecken und cylindrisch werden (Fig. 64—66); es grenzt sich scharf vom Hornblatt ab, in dessen Bereich die Zellen cubisch bleiben oder sich mehr abplatten. Die aus zwei Hälften deutlich zusammengesetzte Medullarplatte wächst rascher als ihre Umgebung und krümmt sich hierbei zu einer flachen Rinne, der Medullarfurche, ein. Diese wird allmählich tiefer. Die Ränder der Medullarplatte, an welchen sie sich an das dünne Hornblatt fortsetzt, heben sich allmählich deutlicher über die Oberfläche des Eies empor und bilden die für diese Periode charakteristischen Medullarfalten oder Medullarwülste (Fig. 67 *mf*). Später wachsen diese einander entgegen und legen sich so zusammen, dass die Furche zu einer Röhre wird, die durch einen engen Längsspalt vorübergehend noch nach aussen geöffnet ist. Schliesslich schwindet auch der Spalt (Fig. 68), die Ränder der Falten verwachsen ganz; das geschlossene Medullarrohr (*n*) löst sich hierbei in der auf S. 58 besprochenen Weise längs der Verwachsungsstelle oder Naht von der Zellenmembran, von der es ursprünglich ein Bestandtheil gewesen ist, vollständig ab und wird zu einem ganz selbständigen Organ (*n*).

Hierbei kommt es auch bei den Amphibien ebenso wie beim Amphioxus zur Bildung eines Canalis neurentericus. Die beiden

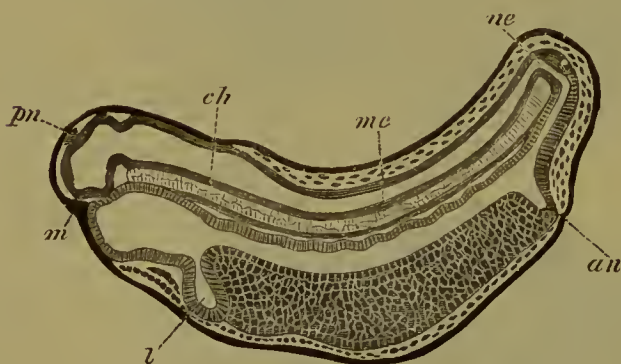


Fig. 69. Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator. Nach GÖTTE.

*m* Mund, *an* After, *l* Leber, *ne* Canalis neurentericus, *mc* Medullarrohr, *ch* Chorda, *pn* Zirbeldrüse.

Centralkanal des Rückenmarks werden, welche auf dem nebenstehenden Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator (Fig. 69 *ne*) auf das deutlichste zu sehen ist. (Genauerer hierüber in dem Kapitel IX.)

Für die Lehre vom excentrisch erfolgenden Urmundverschluss liefern Missbildungen, die sich bei den Amphibien leicht gewinnen lassen, ein schwer ins Gewicht fallendes Beweismaterial; daher sei hier auf dasselbe in aller Kürze noch etwas näher eingegangen. Durch

Hälften der Medullarplatte und später die Medullarwülste umwachsen, wenn sie sich von vorn nach hinten vergrössern, den Rest des Urmundes; da nun zuletzt auch in dieser Gegend die Medullarrinne sich zum Rohr schliesst, muss sich der Urmund in letzteres öffnen und zu der als Canalis neurentericus bekannten, schon beim Amphioxus (Fig. 54) beschriebenen Verbindung zwischen Darm und

künstliche Eingriffe kann man es erreichen, dass bei Froscheiern zwar der eine Theil der Gastrulation, das Einwandern (Invagination) von Zellenmaterial, vor sich geht, dagegen in Folge einer gewissen Schädigung des Eies der excentrische Verschluss des Urmundes entweder ganz oder theilweise unterbleibt. Unter diesen Umständen bilden die Urmundränder einen grossen Ring, der das ganze Dotterfeld einschliesst und gleichsam als einen enorm entwickelten RUSCONI'schen Dotterpfropf von aussen sichtbar bleiben lässt. Trotz der Hemmung des Urmundschlusses, durch welche die ganze Rückengegend des Embryo nicht zu Stande gekommen ist, gehen die Differenzirungsprocesse in dem Zellenmaterial der Urmundränder, welche den Rücken durch ihre Verwachsung hätten bilden sollen, weiter vor sich; nur entsteht jetzt auf der rechten und linken Seite des Urmundringes eine halbe Medullarplatte, eine halbe Chordaanlage, nur eine Reihe von Ursegmenten, über deren Bildung erst das sechste Kapitel handelt.

Eine derartige, für die Richtigkeit der Urmundtheorie überaus beweiskräftige Hemmungsmissbildung, welche übrigens zuweilen auch im Freien gesammelte Froscheier zeigen, ist in den Fig. 70 u. 71 abgebildet. Fig. 70 giebt eine Ansicht des ganzen missgebildeten Froschembryo. Man kann an dem ovalen, eine flache Schüssel darstellenden Gebilde Kopf- und Schwanzende (*k* u. *ar*) deutlich unterscheiden. An

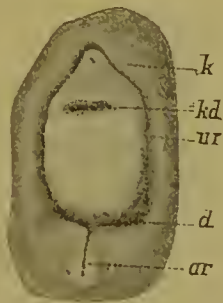


Fig. 70.

Fig. 70. Missgebildeter Frosch-Embryo mit hochgradiger Urmundspalte, vom Rücken aus gesehen.

*k* Kopf, *kd* Eingang in die Kopfdarmhöhle, *ur* Urmundrand, *ar* Afterrinne, *d* Eingang in den Enddarm.



Fig. 71.

Fig. 71. Querschnitt durch das hintere Drittel des Rumpfes der in Fig. 70 abgebildeten Missbildung.

*mp* Medullarplatte, *v* Verbindungsstelle der Medullarplatte mit dem Dotter, *ch* Chorda, *mk* mittleres Keimblatt.

ersterem ist der vorderste Theil der von dicken Medullarwülsten umgebenen Hirnplatte entstanden, an deren hinterem Rand eine Einsenkung in die Kopfdarmhöhle führt (*kd*). Hinter ihr ist die ganze Rückengegend durch einen Schlitz geöffnet, durch welchen der Nahrungsdotter nach aussen hervorsieht. Rings umschlossen wird der grosse, den offen gebliebenen Urmund ausfüllende Dotterpfropf vom Urmundrand (*ur*), der die Hirnwülste nach hinten weiter fortsetzt und selbst stark verdickt ist, weil er sich schon in verschiedene Organe differenzirt hat. Denn wie der Querschnitt (Fig. 71) lehrt, welcher etwa durch die Mitte des in Fig. 70 abgebildeten Embryo hindurchgelegt ist, befindet sich der Urmundrand schon auf einem weit vor-



geschrittenen Embryonalstadium; er hat sich in eine halbe Medullarplatte (*mp*), in Chorda (*ch*), mittleres Keimblatt (*mlk*) und Ursegmente gesondert.

Zu Gunsten unserer Urmundtheorie spricht ferner noch in hohem Maasse die Beobachtung, dass Hemmungsmissbildungen des Frosches, welche die in den Fig. 70 und 71 abgebildete, hochgradige Urmundspalte zeigen, sich nachträglich noch in nahezu normale Embryonen umbilden können. Es wachsen ihre getrennten Organhälften nachträglich noch in der Weise, wie es bei normalem Verlauf die Urmundränder thun, über das Dotterfeld von links und rechts nach der Medianebene herüber und beginnen allmählich von vorn nach hinten zu verschmelzen, linke mit rechter Rückenmarkshälfte, linke mit rechter Chordahälfte.

Aehnliche Missbildungen, wie sie bei Froscheiern beobachtet sind, kommen auch bei Fischen (Forellen) und bei höheren Wirbelthieren (Hühnchen), zuweilen selbst beim Menschen, vor und sind hier unter dem Namen *Spina bifida* bekannt. Sie sind von um so grösserem Interesse, als sie, wie oben gezeigt wurde, auf der gehemmten Entwicklung eines der ältesten und primitivsten Organe des Wirbelthierkörpers, des Urmundes, beruhen, nämlich auf dem Ausbleiben seines normalen Verschlusses.

### 3. Die Keimblattbildung bei den Fischen.

Die eigenthümliche, für die meroblastischen Eier beschriebene Zusammensetzung der Keimblase (S. 41, Fig. 37) 1) aus einem zelligen Abschnitt der Wand, welcher der Decke der Amphibienblastula vergleichbar ist, und 2) aus einem nicht in Zellen zerlegten, zuweilen ausserordentlich mächtig entwickelten Nahrungsdotter ruft naturgemäss auch in der Art und Weise, wie sich die Keimblätter anlegen, erhebliche Modificationen hervor. Der Nahrungsdotter verhält sich in der weiteren Entwicklung rein passiv; er wird allmählich flüssig gemacht und zur Ernährung der Zellen des Keims bei seinem raschen Wachstum verwandt. Einzig und allein an dem in Zellen zerlegten Abschnitt der Keimblasenwand spielen sich die weiteren Bildungsprocesse ab. Dieselben sind bei den Fischen, besonders aber bei den Selachiern, noch am leichtesten zu verstehen und auf die für die Amphibien beschriebenen Verhältnisse zurückzuführen. Sie führen nach 3 Richtungen zu folgenden Veränderungen:

1) Der zellige Keim beginnt sich Schritt für Schritt weiter in der Fläche auszubreiten. dabei wird er in 2, später in 4 Keimblätter



Fig. 72. Ei von *Scyllium canicula* mit einem zelligen Keim, der schon in zwei Keimblätter gesondert ist und am hinteren Randbezirk die erste Anlage der Medullarplatte zeigt. Photogramm des anatomisch-biologischen Instituts nach einem Präparat des Herrn JABLONOWSKI.

gesondert. In den Anfangsstadien dieser Umbildung liegt er als Scheibe mit scharf abgesetzten Rändern dem Nahrungsdotter auf (Fig. 72). Während in einem kleinen Bezirk der Scheibe die Primitivorgane des Embryo, Nervenrohr, Chorda, Ursegmente u. s. w., angelegt werden, wachsen die am Rande stark verdünnten Keimblätter immer mehr über den Nahrungsdotter herüber und hüllen ihn schliesslich allseitig ein. 2) Die Entwicklung der Keimblätter vollzieht sich in der Weise, dass es am hinteren Rande des zelligen Keims zu einer Einstülpung kommt, die zur Anlage des inneren Keimblattes führt. Somit wandelt sich auch hier die Blastula zu einer Gastrula um. Hieran schliesst sich in kurzer Zeit die Einstülpung der mittleren Keimblätter an. 3) Wie bei den Amphibieneiern findet auch hier, von dem zuerst entstandenen Theil des Urmundes ausgehend, eine excentrisch von vorn nach hinten fortschreitende Verwachsung der linken mit der rechten Hälfte seines Randes statt und bildet sich in dieser Weise der dorsale Embryonalbezirk aus, in welchem weiterhin Chorda, Nervenrohr und Ursegmente angelegt werden.

Zu dieser kurzen Uebersicht sind noch einige erläuternde Bemerkungen hinzuzufügen. Schon bei Betrachtung der Oberfläche sowie an Durchschnitten (Fig. 73) kann man an dem sich vergrössernden Keim, der gleichsam wie ein Uhrglas über der Keimblasenhöhle (*B*)

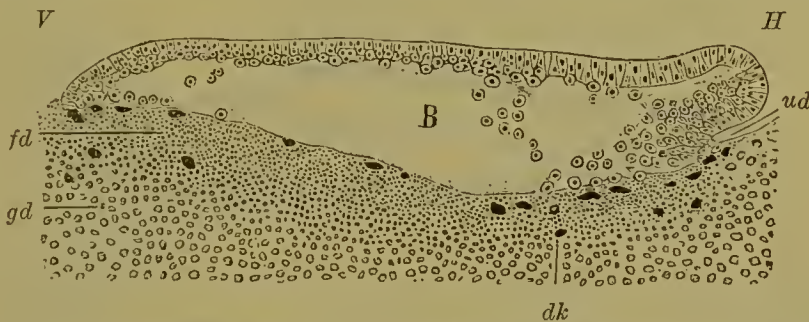


Fig. 73. Medianschnitt durch eine Keimblase von *Pristiurus*, an welcher die Gastrulaeinstülpung beginnt. Nach RÜCKERT.

*ud* erste Anlage des Urdarms, *B* Keimblasenhöhle, *dk* Dotterkerne, *fd* feinkörniger Dotter, *gd* grobkörniger Dotter, *V* vorderer, *H* hinterer Rand der Keimblase.

mit seinen Rändern dem Nahrungsdotter aufliegt, bald 2 Bezirke unterscheiden, einen vorderen Bezirk (*V*), der dünner und daher durchsichtiger ist, und einen hinteren Bezirk (*H*), der zellenreicher ist, dunkler erscheint und einen dickeren Rand besitzt, der sich bald durch eine tiefere Rinne vom Nahrungsdotter schärfer abgrenzt. Vom hinteren verdickten Rande geht die Entwicklung des inneren Keimblattes aus;

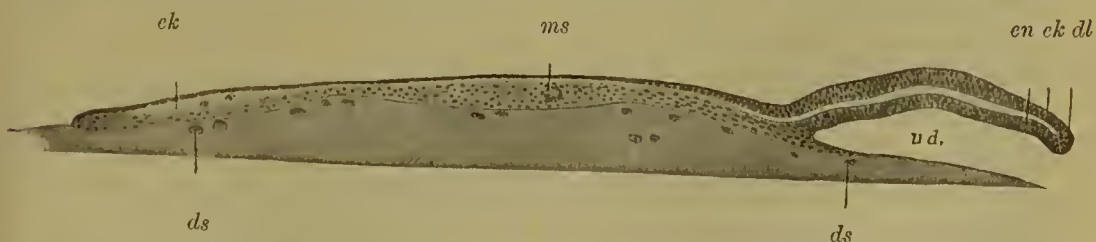


Fig. 74. Medianschnitt durch die in Fig. 76 abgebildete Keimhaut. Nach ZIEGLER.

*ck* äusseres Keimblatt, *en* inneres Keimblatt, *ud* Urdarm, *ds* Dottersyncytium, *dl* dorsale Urmundlippe, *ms* Mesenchym.



es bildet sich an ihm, wie der Durchschnitt zeigt, zuerst eine kleine Einstülpung (*ud*) aus, die sich allmählich weiter vertieft (Fig. 74). Der hintere Theil des Keims ist in Folge dessen eine Strecke weit zweiblättrig geworden. Zwischen dem eingestülpten oder unteren Keimblatt und dem Nahrungsdotter ist ein enger Urdarm entstanden, der mehr und mehr die Keimblasenhöhle verdrängt (Fig. 74 *ud*). Der hintere Rand der Scheibe, an welchem sich die Einstülpung von dem Punkt, wo sie begonnen hat, zu beiden Seiten Schritt für Schritt weiter ausdehnt und an welchem sich das äussere (*ek*) in das innere Keimblatt (*en*) umschlägt (Fig. 74 *dl*), entspricht demnach der vorderen Urmundlippe der Amphibiengastrula (Fig. 55 *dl*). Die Urmundrinne bildet einen mit der Concavität nach vorn gerichteten Halbbogen.

Auch in der Entstehung des mittleren Keimblattes lässt sich ein hoher Grad der Uebereinstimmung mit dem Verlauf der Gastrulation bei den Amphibien feststellen. Denn bald nach der ersten Anlage des kopfwärts gerichteten Urdarmsäckchens beginnt auch schon das mittlere Keimblatt aufzutreten, an welchem wir im weiteren Verlauf ebenfalls einen peristomalen und einen gastralen Abschnitt unterscheiden können. An dem verdickten Urmundrand (Fig. 75) wächst eine compacte kleinzellige Masse (*mk*) in den Raum zwischen den beiden primären Keimblättern hinein längs einer tiefen Rinne (\*), welcher man den Namen

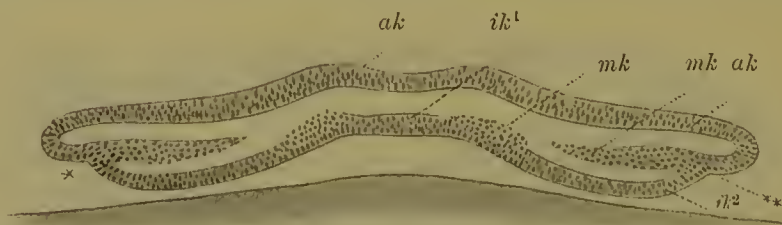


Fig. 75. Querschnitt durch den in Fig. 76 abgebildeten Selachierkeim entsprechend der Linie *sch*. Nach ZIEGLER.

*ak* äusseres, *ik* inneres Keimblatt (Chordaentoblast), *ik*<sup>2</sup> inneres Keimblatt, *mk* mittleres Keimblatt, \*\* Mesodermbildungsrinne, von welcher das mittlere Keimblatt einwächst.

Cölobucht oder Mesodermbildungsrinne gegeben hat. Denken wir uns auf dem Durchschnitt die compacte Zellenmasse, welche das mittlere Keimblatt vorstellt, in 2 Blätter gespalten, so erhalten wir 2 nach dem Urmundrand sich öffnende Taschen, welche den beiden Leibessäcken (Fig. 58 *lh*) in dem für die Amphibien entworfenen Schema entsprechen. Wir können uns das letztere so abändern, dass es für die Verhältnisse bei den Selachiern ungefähr dienen kann, wenn wir uns den Dotter colossal vermehrt, den Urmund zum höchsten Grade ausgedehnt und den nicht aus Dotterzellen bestehenden Theil des Keims flach über dem Dotter ausgebreitet denken.

Auch bei den Selachiern lässt sich eine Reihe von Befunden zu Gunsten der Ansicht verwerthen, dass am hinteren Rande des scheibenförmigen Keims bei seiner Ausbreitung in der Fläche eine von vorn nach hinten fortschreitende Verschmelzung der linken mit der rechten Hälfte des Urmundrandes vor sich geht, von der Stelle beginnend, wo die erste Einstülpung aufgetreten ist. Schon bei Betrachtung des Selachierkeims von der Fläche ist eine charakteristische Einziehung seines Randes zu erkennen, die unter dem Namen der Randkerbe be-

kannt ist (Fig. 76). In geringer Entfernung von ihr wird frühzeitig schon der vorderste Abschnitt der Nervenplatte als querer Hirnwulst (Fig. 76 u. Fig. 72) angelegt, entsprechend den früher beschriebenen Verhältnissen bei den Amphibien (Seite 70, Fig. 57). Nachdem so eine bestimmte Stelle des Keims als Kopfende zu erkennen ist, geht das weitere Wachstum des Embryo in der Weise weiter vor sich, dass an den zuerst differenzirten Kopfabschnitt des Rumpfes Hand in Hand mit der Flächenausbreitung der Keimscheibe sich die nächst folgenden Abschnitte successive angliedern, zuerst die Hals-, dann die Brust-, die Lenden- und zuletzt die Schwanzregion, wobei der Abstand zwischen dem zuerst entstandenen queren Hirnwulst und der Randkerbe ein immer grösserer wird. Um zu veranschaulichen, wie bei diesem Wachstum eine von vorn nach hinten fortschreitende Verwachsung der links und der rechts von der Randkerbe gelegenen Hälfte des Urmundrandes vor sich geht, diene das nebenstehende Schema (Fig. 77), dessen beigedruckte Erklärung nachzulesen ist. In der so entstandenen, vorn vom Hirnwulst, hinten von der Randkerbe begrenzten Rücken-gegend des Embryo sondern sich allmählich die einzelnen Achsenorgane, Nervenrohr, Chorda und zur Seite der letzteren der gastrale oder parachordale Mesoblast und zwar finden sich nach vorn immer die älteren, nach hinten die jüngeren Entwicklungsstadien der betreffenden Organe, da, wie schon früher gesagt, die hinteren Theile sich erst später angliedern.

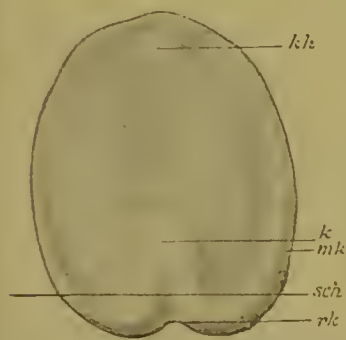


Fig. 76.

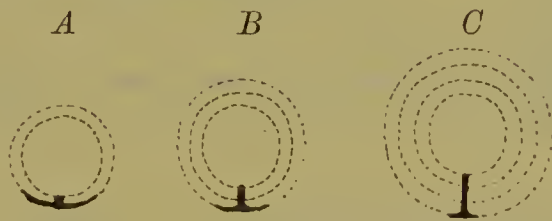


Fig. 77.

Fig. 76. Oberflächenbild der vom Dotter abgehobenen Keimhaut eines Selachiers (*Torpedo ocellata*). Nach ZIEGLER.

*kh* Keimblasenhöhle, *mk* Stelle, bis zu welcher am hinteren Rande sich mittleres Keimblatt bildet, *rk* Randkerbe, *k* Kopfende, querer Hirnwulst.

Fig. 77. *A, B, C* Schemata, um die Verschmelzung des linken mit der rechten Hälfte des Urmundrandes in einer Längsnaht zu zeigen, wodurch die Rücken-gegend des Embryo entsteht, in der sich die Achsenorgane anlegen.

Mit punktirten Kreislinien ist die zunehmende Grösse der Keimscheibe im Laufe der Entwicklung angedeutet. Die dunkelschwarzen Linien bezeichnen den Urmundrand und den aus Verschmelzung seiner linken und rechten Hälfte entstehenden Zellenstreifen, aus dem sich dann Chorda, Nervenrohr, Ursegmente sondern.

Da vom Rande des scheibenförmigen Keims nur der hintere Abschnitt zur Bildung der Achsenorgane des Embryo in Beziehung steht, habe ich ihn als den embryobildenden und als Urmundrand bezeichnet, und von ihm den vorderen Abschnitt, welcher bei seiner Ausbreitung in der Fläche nur den Nahrungsdotter mit dünnen Zellschichten überzieht, als den Umwachsungsrand unterschieden.

Eine Reihe von Querschnitten durch die Rücken-gegend liefert genau dieselben Bilder, welche wir schon bei der Entwicklung des Amphioxus und der Amphibien kennen gelernt haben. (Man vergleiche die Figuren 78 und 79 mit den Figuren 62, 64—68 vom Triton und



den Figuren 50—53 vom Amphioxus.) Links und rechts von der Medianebene, wo auf einem früheren Stadium die Verwachsung der Urmundränder stattgefunden hat, besteht die Rückengegend (Fig. 78) nur aus 2 Keimblättern, von denen jetzt das äussere die zur Rinne umgewandelte Nervenplatte (*mp*), das innere die Chordaanlage (*ch*) geliefert hat. Zu beiden Seiten von diesen Anlagen ist der Keim dreiblättrig, indem an der mit einem Stern bezeichneten Stelle mittleres Keimblatt (gastraler oder parachordaler Mesoblast) zwischen die beiden

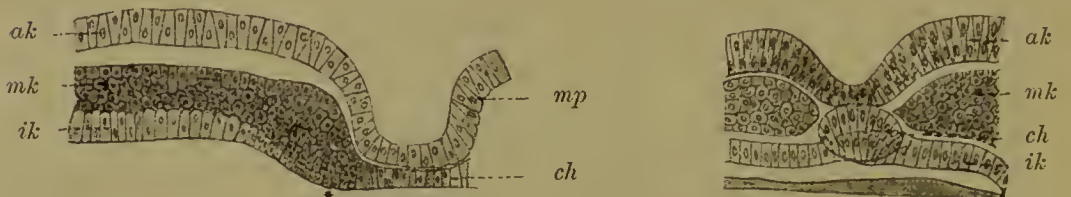


Fig. 78.

Fig. 79.

Fig. 78 u. 79. Querschnitte durch die Embryonalanlage eines Selachiers. Nach BALFOUR. Von Fig. 78 ist nur die linke Hälfte abgebildet worden.

*ak, ik, mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *ch* Chorda, *mp* Medullarplatte.

primären Keimblätter hineingewachsen ist. Auf späteren Stadien wandelt sich die Nervenrinne in der bekannten Weise (siehe Seite 78) zum Rohr um; die Chordaanlage wird zur stabförmigen Chorda (Fig. 79 *ch*) und wird vom Darmdrüsenblatt (*ik*) unterwachsen; das mittlere Keimblatt (*mk*) löst sich aus dem Zusammenhang, der in Figur 78 an der mit einem Stern bezeichneten Stelle mit der Chordaanlage und dem Darmdrüsenblatt bestanden hatte.

#### 4. Die Keimblattbildung bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren.

##### a) Die ersten Stadien bei Reptilien und Vögeln.

Trotz häufig erneuerter Untersuchungen ist die Keimblattbildung bei den Reptilien und Vögeln in ihren Einzelheiten immer noch nicht zur Genüge aufgeklärt; namentlich aber gilt dies vom Hühnerei. Die Lücken in unserer Kenntniss gerade an einem Object, welches in der Geschichte der Embryologie eine so hervorragende Rolle gespielt hat und geradezu als classisches Untersuchungsobject bezeichnet worden ist, können Verwunderung erregen; sie werden aber weniger merkwürdig erscheinen, wenn man berücksichtigt, dass gerade für die ersten Stadien die Untersuchung des Keims bei den grossen, dotterreichen Eiern mit besonderen technischen Schwierigkeiten verknüpft ist. Immerhin weisen auch hier manche Befunde darauf hin, dass die Entwicklung des inneren Keimblattes bei Reptilien und Vögeln im Wesentlichen nach demselben Princip wie bei den Amphibien und Selachiern vor sich geht, was bei dem jetzigen Stand der gesammten Keimblattfrage auch kaum anders zu erwarten ist.

Wenn sich der zellige Keim beim weiteren Fortgang der Entwicklung auf dem Nahrungsdotter in der Fläche mehr auszubreiten beginnt, wird seine Mitte dünner und durchsichtiger; unter ihr entsteht durch Verflüssigung des Dotters eine kleine Höhlung. Man

kann jetzt bei Betrachtung von der Fläche wie am scheibenförmigen Keim bei den Fischen ein mittleres, kreisförmiges, etwas helleres Feld, die Area pellucida oder den hellen Fruchthof der älteren Autoren, und einen trüberen, ringförmigen Rand, die Area opaca oder den dunklen Fruchthof, unterscheiden. Die Unterschiede werden noch deutlicher, wenn man die Keimscheibe vom Dotter abpräpariert und in physiologischer Kochsalzlösung betrachtet

(Fig. 80 *hf.* u. *df.*). Bei vielen Arten von Reptilien ist schon häufig an so jungen Keimen eine Einstülpungsöffnung, ein Urmund, beobachtet worden

(Fig. 80, 81). In seiner Lage zeigt er einen sehr wichtigen Unterschied vom Urmund der Fische. Denn während er bei diesen am Rande der Keimscheibe entstanden ist, findet er sich hier in einiger

Entfernung von ihm. Anfangs ist die Oeffnung zur späteren Längsachse des Embryo quer gestellt (Fig. 81 *u*); an etwas älteren Keimen verwandelt sie sich dann allmählich in einen längs gestellten Spalt (Fig. 82 *u*), welcher mit der späteren Medianebene zusammenfällt und, von niedrigen Wülsten (*u*) begrenzt, von jetzt ab Primitivrinne genannt wird.

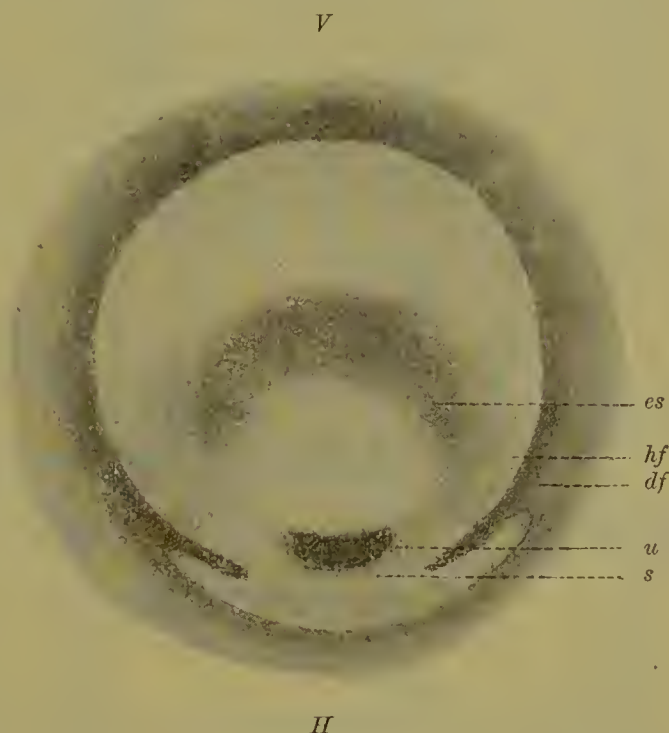


Fig. 80. Gastrulastadium von *Lacerta agilis*. Nach KUPFFER.

*hf.*, *df.* heller, dunkler Fruchthof, *u* Urmund, *s* Sichel, *es* Embryonalschild; *V* vorderes, *H* hinteres Ende.



Fig. 81.

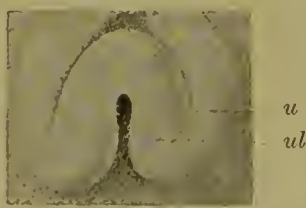


Fig. 82.

Fig. 81 u. 82. Ein Stück einer jüngeren und einer älteren Embryonalanlage von *Emys europaea*, mit dem Prostoma oder Urmund (*u*). Nach KUPFFER.  
*ul* Urmundlippe.

Auf einem Mediandurchschnitt durch den Urmund (Fig. 83) bald nach seiner ersten Entstehung erhält man wieder (man vergleiche hiermit den entsprechenden Durchschnitt durch die Keimscheibe eines



Selachiers (Fig. 73 u. 74) einen Umschlagsrand (*y*) oder eine Urmundlippe, an welcher sich das äussere Keimblatt, eine einfache Lage ziemlich hoher, dicht zusammengedrängter Cylinderzellen, in eine untere Lage mehr locker verbundener und platter Zellen umschlägt, die sich von hier aus als unteres Keimblatt unter dem äusseren allmählich auszubreiten beginnen. Während aber bei den Selachiern hinter der Urmundlippe gleich der ungetheilte Nahrungsdotter beginnt, findet sich bei den Reptilien — ein sehr wichtiger Unterschied! — noch die mit dem Buchstaben *x* bezeichnete Masse, die in der Nähe der Einstülpung aus vielen Lagen besteht, sich aber bald verdünnt (*ai*) und sich noch eine Strecke weit als einfache Zellschicht auf dem Nahrungsdotter verfolgen lässt.

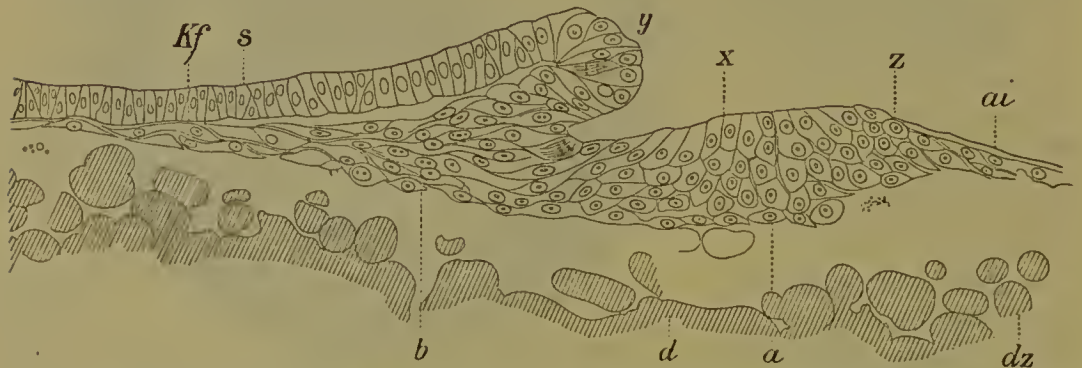


Fig. 83. Medianer Längsschnitt durch das Gastrulastadium vom Gecko, dessen Urdarmeinstülpung die Richtung nach vorn nimmt. (Stadium III.) Nach WILL. Die Urdarmeinstülpung setzt sich in einen langen Kopffortsatz fort. Unterhalb der Primitivplatte machen sich die ersten Anfänge eines secundären Entoderms (bei *a* und *b*) bemerkbar.

*Kf* der sich später zum Urdarm aushöhlende Kopffortsatz; *s* Embryonalschild; *z* hintere Urdarmlippe; *y* vordere Urdarmlippe; *x* Grenze zwischen der an der Urdarmeinstülpung theilnehmenden Urdarmplatte und dem seine oberflächliche Lage bewahrenden Entodermpfropf; *ai* Area intermedia; *d* ungefurchter Dotter; *dz* Dotterzellen.

Beim Vogelei ist der Gastrulationsvorgang zur Zeit noch wenig aufgeklärt; eine Einstülpungsöffnung mit Umschlagsrand wie bei den Reptilien ist noch nicht sicher nachgewiesen worden; fest steht nur, dass in den ersten Stunden der Bebrütung der scheibenförmige Keim deutlich zweiblättrig wird (Fig. 84—86). Zwischen äusserem und innerem Keimblatt sind in der Form der Zellen auffällige Unterschiede vorhanden. Das erstere (Fig. 85 *ak*) besteht aus einer einfachen Lage dicht zusammengefügter Zellen, die in der Mitte des hellen Fruchthofes cylindrisch sind und dadurch eine Trübung — den Embryonalschild — hervorrufen, während sie nach dem Rande und im Bereich des dunkeln Fruchthofes immer niedriger und plattenartiger werden. Das untere Keimblatt (*ik*) bietet zur Zeit, wo es deutlich entwickelt ist, in gewissem Sinne ein entgegengesetztes Verhalten dar. Innerhalb des hellen Fruchthofes ist es am dünnsten, es ist eine einfache Lage stark abgeplatteter, schuppenartiger Zellen, welche zu einer feinen Membran fest zusammenschliessen; nach dem dunkeln Fruchthof zu werden sie cubisch und gehen schliesslich in grosse, mit Dotterkörnern gefüllte Zellen über (Fig. 86), welche dem Dotter fest aufliegen und der Grund sind, dass sich die Keimscheibe schwerer

abheben lässt und bei der Betrachtung von der Fläche wegen der anhaftenden und eingelagerten Dotterkugeln einen undurchsichtigen Randbezirk, die *Area opaca*, zeigt. Das untere Keimblatt lässt sich hier, je weiter nach seinem Rande zu, immer schwieriger vom Dotter abgrenzen. In diesem selbst treten die schon früher besprochenen, von Protoplasma eingehüllten Kerne auf, welche das periphere Dottersyncytium bilden (Fig. 86 *dk*). Der Randbezirk, in welchem unteres Keimblatt und Dotter in einander übergehen, hat mehrere Namen erhalten, wie Randwulst, Keimwulst und Dotterwall (*dw*) (*rem-part vitellin*).

Auf Längsdurchschnitten (Fig. 84) ist zwischen vorderem (*V*) und hinterem Bezirk (*H*) der Keimscheibe ein Unterschied wahrzunehmen. Nach vorn werden die Keimblätter dünner und zellenärmer, nach hinten dagegen findet sich eine starke Anhäufung kleiner Embryonalzellen, in welche eine Rinne (*s*) tief einschneidet. Wahrscheinlich ist hier die Gegend gegeben, von welcher die Entwicklung des unteren Blattes ausgegangen ist, in welchem Falle die Rinne dem Urmund der Reptilien entsprechen würde. Erst auf späteren Stadien der Bebrütung ist bei den

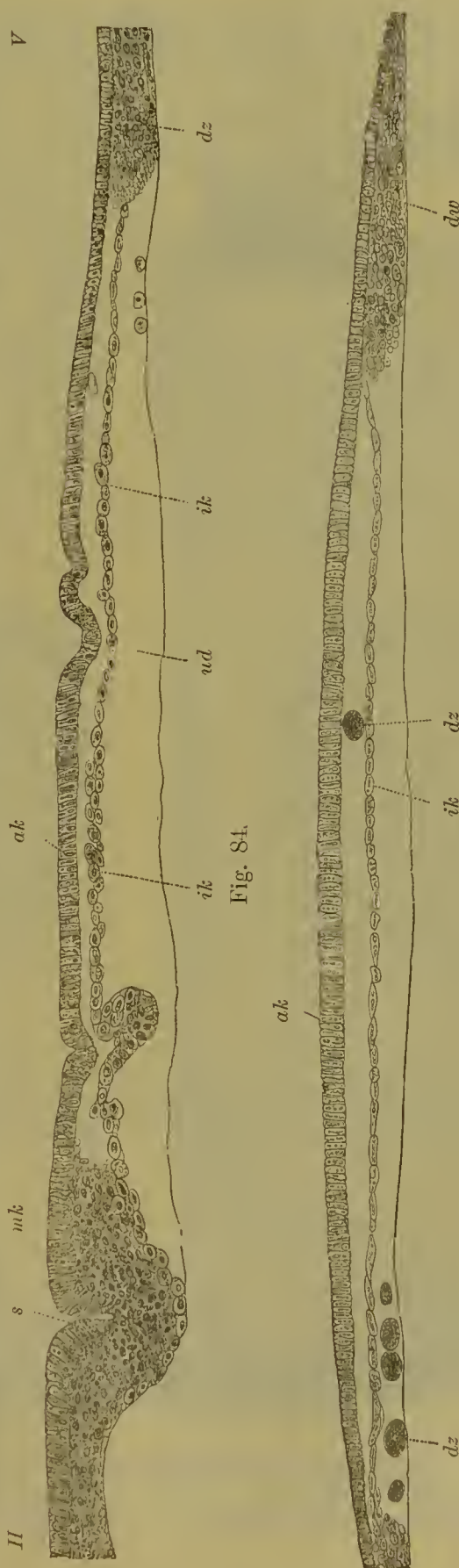


Fig. 84. Längsschnitt durch die einige Stunden bebrütete Keimhaut eines Hühnereies. Nach KOLLER.

Fig. 85. Querschnitt durch die einige Stunden bebrütete Keimhaut eines Hühnereies. Nach KOLLER.

*ak*, *ik*, *mk*: äußeres, inneres, mittleres Keimblatt; *dw* Dotterwall; *dz* Dotterzellen; *s* Sichelrinne; *ud* Urdarm; *V* vorderes, *H* hinteres Ende der Keimscheibe.



Vögeln ein Gebilde, das als Urmund gedeutet werden muss, mit voller Deutlichkeit nachzuweisen. Es ist die schon den älteren Embryologen wohlbekannte Primitivrinne

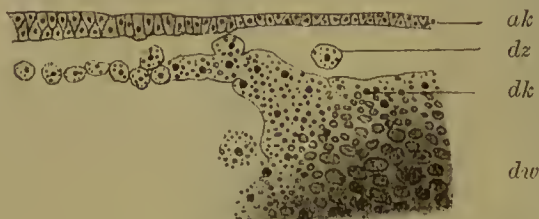


Fig. 86. Durchschnitt durch den Rand der Keimhaut eines 6 Stunden bebrüteten Hühnereies. Nach DUVAL.

*ak* äusseres Keimblatt, *dz* Dotterzelle, *dk* Dotterkerne, *dw* Dotterwall.

rinne nebst Primitivstreifen (Fig. 87). Sie findet sich im hinteren Bereich des hellen Fruchthofes, fällt in ihrer Richtung mit der späteren Medianebene des Embryo zusammen, ist etwa 1 mm lang und 0.2 mm breit. Ihre Entstehungsgeschichte, bei welcher wahrscheinlich die oben erwähnte quere Rinne eine Rolle spielt, ist noch nicht zur Genüge aufgeklärt. Dass sie aber der Urmundstelle entspricht, wird jetzt von allen Seiten anerkannt und

gründet sich auf folgende Erwägungen:



Fig. 87.

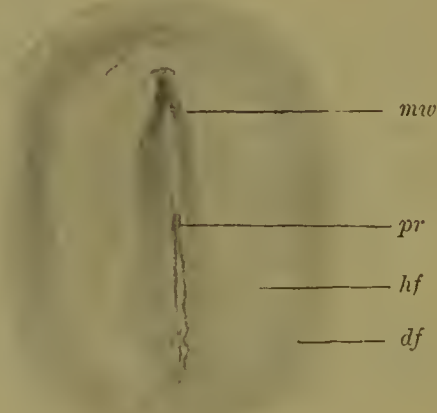


Fig. 88.

Fig. 87. Keimhaut eines 15 Stunden bebrüteten Hühnereies.

Fig. 88. Keimhaut eines 20 Stunden bebrüteten Hühnereies.

*pr* Primitivrinne, *mw* Medullarwülste, *hf* heller, *df* dunkler Fruchthof.

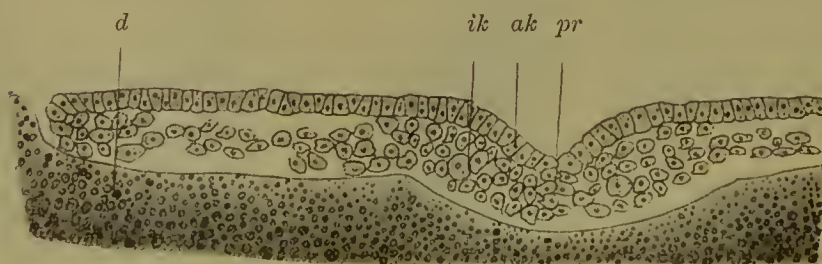


Fig. 89. Querschnitt durch die Primitivrinne eines 2—6 Stunden bebrüteten Hühnereies. Nach DUVAL.

*ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, *pr* Primitivrinne, *d* Dotter.

Die Primitivrinne ist der einzige Ort der Keimscheibe, in dessen Bereich die beiden primären Keimblätter (*ak* u. *ik*) unter einander fest zusammenhängen (Fig. 89 *pr*) wie am Urmundrand bei Amphioxus, Amphibien, Selachiern etc. Dass eine wirkliche Oeffnung fehlt, lässt sich aus der Annahme erklären, dass am Grunde der Rinne eine Verschmelzung der Urmundränder erfolgt ist. Zweitens entwickelt sich auf dem folgenden Stadium das mittlere Keimblatt zu beiden Seiten der Primitivrinne in entsprechender Weise, wie in den anderen Wirbelthierclassen. Aehnliche Vergleichspunkte ergeben sich drittens bei der Entwicklung der Achsenorgane. Wie bei den Amphibien und Selachiern vor dem Urmund (Fig. 76) entstehen hier in kurzer Entfernung vor der Primitivrinne am Ende des 1. Brüttagcs die beiden Medullarfalten, welche mit ihren vorderen Enden in einander übergehen und die breite Medullarfurche begrenzen (Fig. 88); nach rückwärts werden sie niedriger und fassen hier das vordere Ende der Primitivrinne zwischen sich.

Viertens bleiben Primitivstreifen und Primitivrinne noch lange Zeit erhalten, ohne bedeutendere Veränderungen zu erfahren (Fig. 90 *pr*). Sie nehmen stets das hintere Ende des embryonalen Körpers ein, welches sich durch seine wenig differenzirte Beschaffenheit auch auf Stadien auszeichnet, in denen die Entwicklung der einzelnen Achsenorgane schon in vollem Gange ist. Diese vollzieht sich in der anfangs so kleinen Strecke der Keimhaut, welche zwischen dem vorderen Ende der Primitivrinne und dem vorderen queren Hirnwulst liegt (Fig. 88), aber rasch an Länge zunimmt, und zwar so, dass der Differenzirungsprocess vorn beginnt und nach rückwärts nach der Primitivrinne zu fortschreitet, wie beim Amphioxus und den Amphibien (Fig. 90). Die Medullarfalten legen sich

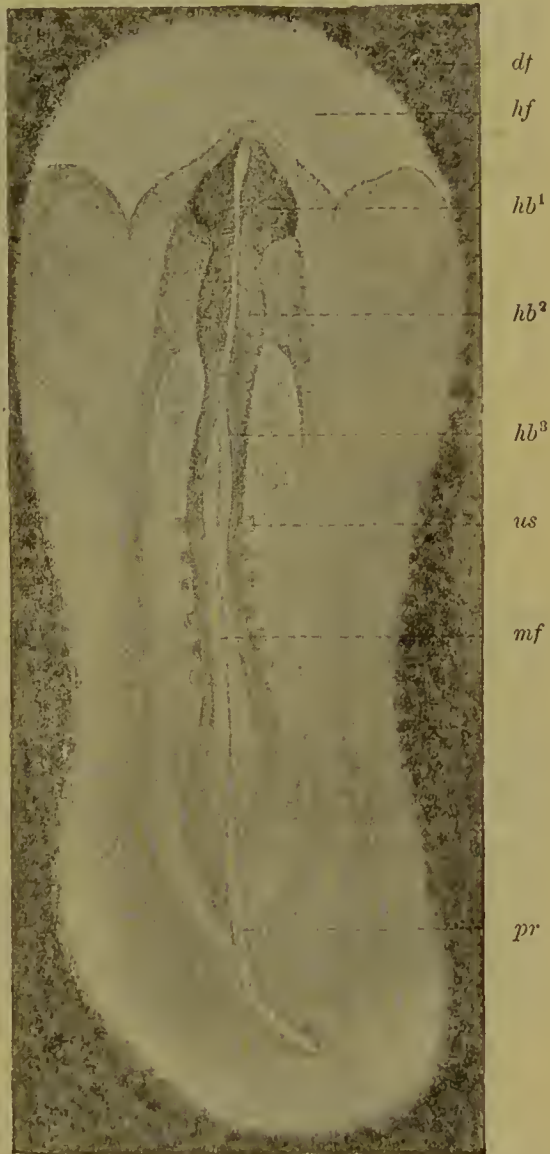


Fig. 90. Keimhaut des Hühnchens. 33 Stunden bebrütet. Nach M. DUVAL.

Man sieht den hellen Fruchthof *hf*, von einem Stück des dunklen Fruchthofes *df* umgeben. Die Anlage des Nervensystems ist vorn nahezu abgeschlossen und in die 3 Hirnblasen *hb¹*, *hb²*, *hb³* gegliedert, nach hinten ist die Medullarfurche *mf* noch offen. Zu ihren beiden Seiten liegen 6 Ursegmente *us*. Das hintere Ende der Embryonalanlage wird vom Primitivstreifen mit der Primitivrinne *pr* eingenommen.



mit ihren Rändern an einander und beginnen vom Kopf- nach dem Schwanzende zum Nervenrohr ( $hb^1$ ,  $hb^2$ ,  $hb^3$ ,  $mf$ ) zu verschmelzen. Inzwischen machen sich auch im Innern des Körpers zu beiden Seiten des Nervenrohrs die später erst genauer zu untersuchenden Ursegmente ( $us$ ) bemerkbar, deren Zahl sich gleichfalls durch eine nach dem Schwanzende zu stattfindende Neubildung beständig vermehrt.

Wenn eine grössere Anzahl von Ursegmenten entstanden ist, beginnt die Primitivrinne bei der äusseren Untersuchung des Embryo zu verschwinden: sie wird nämlich von den Medullarfalten umwachsen und, indem dieselben auch hier verschmelzen, in den Endabschnitt des Nervenrohrs aufgenommen.

Zu dieser Zeit ist bei Embryonen mehrerer Vogelarten ein bemerkenswerther und für die Deutung der Primitivrinne als Urmund ebenfalls wichtiger Befund gemacht worden. In ihrem vorderen

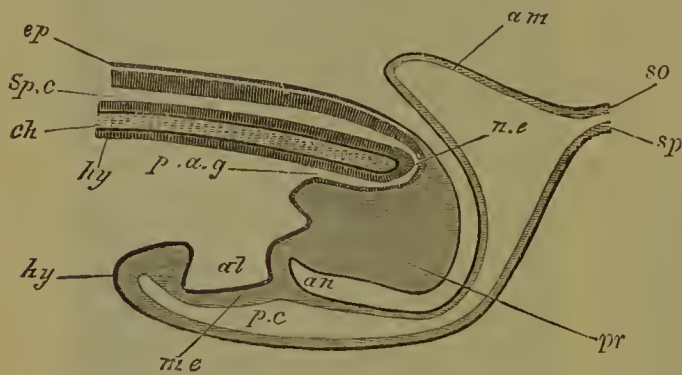


Fig. 91. Schematischer Längsdurchschnitt durch das Hinterende eines Hühner-Embryo zur Zeit der Bildung der Allantois. Nach BALFOUR.

Der Schnitt zeigt, dass das Nervenrohr  $sp.c$  an seinem Ende mit dem Enddarm  $p.a.g$  durch einen Canalis neurentericus  $n.e$  zusammenhängt. Der letztere geht durch den Rest des Primitivstreifens  $pr$ , welcher nach der Ventral-

seite umgeschlagen ist.  $ep$  äusseres Keimblatt.  $ch$  Chorda.  $hy$  Darmdrüsenblatt.  $al$  Allantois,  $me$  mittleres Keimblatt,  $an$  die Stelle, wo der After entstehen wird.  $am$  Amnionfalte,  $so$  Hautplatte,  $sp$  Darmplatte.

Bereich ist ein enger Kanal entstanden, der in schräger Richtung vom Nervenrohr unter das Darmdrüsenblatt führt und beide in ähnlicher Weise verbindet, wie es beim Amphioxus und bei den Amphibien durch Vermittlung des Urmundes geschieht. Er wird daher auch als Canalis neurentericus bezeichnet. Ein schematischer Längsdurchschnitt durch das hintere Ende des Hühnchens (Fig. 91) zeigt uns die wichtige Verbindung ( $ne$ ), welche genau dem Befund von einem Amphioxus- und einem Amphibien-Embryo in den Figuren 54 und 69 entspricht.

#### b) Die ersten Stadien bei Säugethieren.

Noch schwieriger als bei den Vögeln ist die Keimblattentwicklung der Säugethiere in ihrem Detail festzustellen und auf die Gastrulation der übrigen Wirbelthiere zurückzuführen. Das bei den Untersuchungen am meisten benutzte Object, welches wir auch unserer Darstellung zu Grunde legen wollen, ist gewöhnlich das Kaninchen gewesen; ausserdem sind noch Fledermaus, Maulwurf, Schwein, Schaf, Igel, Beutelhierre etc. untersucht worden. Während das Ei der Säugethiere im Eileiter durch die Flimmerbewegung des Epithels langsam nach der Gebärmutter hingetrieben wird, ist es durch den Furchungsprocess in einen kugeligen Haufen kleiner Zellen zerfallen (Fig. 23). Darauf entsteht in seinem Innern durch Ab-

scheidung einer Flüssigkeit eine kleine spaltförmige Höhle (Fig. 92 *kb*). Der Keim ist somit in das Blasen- oder Blastulastadium eingetreten. Die Wand der Keimblase oder Vesicula blastodermica wird, wie schon seit BISCHOFF'S Arbeiten bekannt ist, aus einer einzigen Lage



Fig. 92. Keimblase eines Kanincheneies. Nach E. VAN BENEDEN.

*e* Eiweisschülle, *zp* Zona pellucida, *w* aus einfacher Zellenlage aufgebaute Wand der Keimblase, *kb* Furchungshöhle, die sich allmählich zur Keimblasenhöhle erweitert. \* Haufen von Embryonalzellen.

mosaikartig angeordneter, polygonaler Zellen gebildet, einen kleinen Bezirk ausgenommen. Hier ist die Wand wie bei der Keimblase der Amphibien durch einen Haufen etwas körnchenreicherer und dunklerer Zellen \* verdickt, welche einen in die Keimblasenhöhle vorspringenden Höcker bedingen.

Für die weitere Entwicklung der Säugethiere ist nun vor Allem der Umstand besonders charakteristisch, dass sich die Keimblase bei ihnen, wie bei keinem anderen Wirbelthiere, durch Zunahme von Flüssigkeit, die viel Eiweiss enthält und bei Zusatz von Alkohol körnig gerinnt, ausserordentlich vergrössert (Fig. 93) und bald einen Durchmesser von 1 mm gewinnt. Natürlich ist bei diesen Wachstumsvorgängen auch die Zona

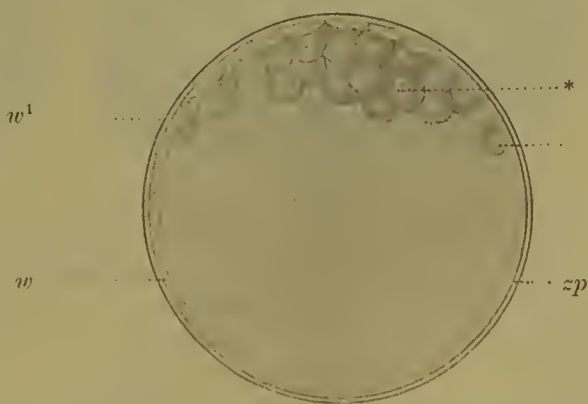


Fig. 93. Aeltere Keimblase eines Kaninchens. Nach E. VAN BENEDEN.

*zp* Zona pellucida, *w* einfache, noch mehr als in Fig. 92 verdünnte Wand der Keimblase, \* Haufen der Embryonalzellen von Fig. 92, abgeplattet zu einer Scheibe, die den abgeplatteten Zellen der Blasenwand *w¹* anliegt.



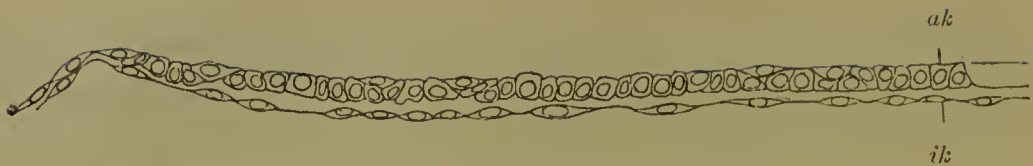


Fig. 94. Querschnitt durch den fast kreisrunden Embryonschild eines Kaninchenkeims von 6 Tagen und 9 Stunden (Durchmesser 0,8 mm). Nach BALFOUR.

*ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt. Der Schnitt zeigt den eigenthümlichen Charakter der oberen Schicht mit einer gewissen Anzahl abgeplatteter, oberflächlicher Zellen. Es ist etwa nur die Hälfte der ganzen Breite des Schildes dargestellt.

Fig. 95. Querschnitt durch einen Kaninchenkeim vom siebenten Tage. Länge des Schildes ungefähr 1,2 mm, Breite desselben 0,86 mm. Nach BALFOUR.  
Die in Fig. 94 dargestellten, abgeplatteten Zellen des äusseren Keimblattes *ak* sind nicht mehr vorhanden.



pellucida (*zp*) verändert und zu einem dünnen Häutchen ausgedehnt worden. Ihr liegt eine schon von den Wandungen des Eileiters ausgeschiedene Gallertschicht auf. Die Wand der Keimblase ist an den 1 mm grossen Eiern vom Kaninchen sehr dünn geworden. Die in einfacher Schicht angeordneten, mosaikartigen Zellen haben sich stark abgeplattet. Auch der in die Keimblasenhöhle vorspringende Zellenhöcker hat sich umgewandelt und sich mehr und mehr in die Fläche zu einer scheibenförmigen Platte ausgebreitet, welche sich mit zugeschärftem Rande allmählich in den verdünnten Wandtheil der Keimblase fortsetzt. An der Platte spielen sich die weiteren Entwicklungsprozesse in erster Linie ab. Ihre oberflächlichsten Zellen sind zu dünnen Schüppchen abgeplattet, wie sie auch sonst die Wand der Blase bilden; ihre anderen, zwei- bis dreifach über einander gelagerten Elemente dagegen sind grösser und protoplasmareicher.

Bis hierher befindet sich das Ei der Säugethiere noch auf dem Keimblasenstadium; es besteht überall aus einem einzigen Keimblatt. Zwei Keimblätter treten erst an Eiern auf, die schon mehr als 1 mm Durchmesser besitzen und etwa 5 Tage alt sind. An der Stelle, wo früher die Zellenplatte lag, beobachtet man bei der Betrachtung von der Fläche (Fig. 96) einen weisslichen Fleck, der anfangs rund, später oval und birnförmig wird. Wir nennen ihn im Anschluss an ältere Autoren und an BONNET den Embryonschild oder bloss Schild (Area embryonalis, Embryonalfleck KÖLLIKER'S). Er besteht aus zwei durch einen deutlichen Spalt getrennten und von einander ablösbaren Keimblättern (Fig. 94). Von diesen ist das innere Keimblatt (*ik*) eine einzige Lage stark abgeplatteter Zellen. Das äussere Keimblatt (*ak*) dagegen ist erheblich dicker und verursacht dadurch das dunklere Aussehen des Theils der Blasenwand, welcher den Schild bildet; es

ist aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt, 1) aus einer tieferen Lage cubischer oder rundlicher, grösserer Elemente und 2) aus einer oberflächlichen Lage vereinzelter, platter Zellen, die von RAUBER zuerst genauer beschrieben worden sind und nach ihm als RAUBER'sche Schicht bezeichnet werden. Nach den Rändern des Schildes zu verdünnt sich das äussere Blatt, wird einschichtig und setzt sich in die abgeplatteten, grossen Elemente fort, die wir schon auf dem Keimblasenstadium den grössten Theil der Blasenwand haben allein ausmachen sehen. Das innere Keimblatt ist anfänglich nur an einem kleinen Theil der Blasenwand, am Schild und in seiner nächsten Umgebung, entwickelt; es hört mit einem gezackten Rande frei auf; hier finden sich locker an einander grenzende, amöboide Zellen, die durch ihre Vermehrung und Ortsveränderung wohl das Weiterwachsthum des Blattes bedingen. Dieses breitet sich nämlich an den älteren Eiern von dem Schild nach dem entgegengesetzten Eipol langsam aus, wodurch nach und nach die ganze Keimblase zweiblättrig wird. Während dies geschieht, gehen auch Veränderungen an dem oval gewordenen und etwas vergrösserten Schild vor sich. Die RAUBER'sche Schicht verschwindet (Fig. 95) die unter ihr gelegenen, cubischen oder kugeligen Zellen sind cylindrisch geworden und schliessen noch dichter zusammen. Beide primären Keimblätter sind jetzt nur einschichtig.

Zur Illustration dieser Verhältnisse dienen auch die beiden folgenden Figuren, welche ein 7 Tage altes Kaninchenei in zwei ver-

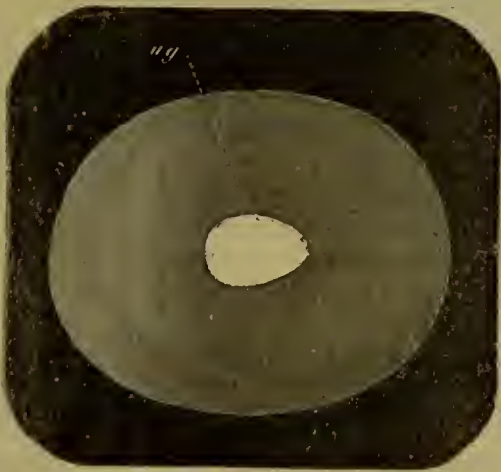


Fig. 96.



Fig. 97.

Fig. 96 u. 97. Keime des Kaninchens von 7 Tagen ohne äussere Eihaut, Länge 4,4 mm. Nach KÖLLIKER. 10mal vergrössert.

Fig. 96 von oben, Fig. 97 von der Seite gesehen.

ag Embryonalschild (Area embryonalis); ge die Stelle, bis zu welcher die Blasenwand doppelblättrig ist.

schiedenen Ansichten darstellen. Bei Betrachtung von oben (Fig. 96 C) ist der jetzt oval gewordene Schild (ag) zu sehen. Er ist einzig und allein durch eine Verdickung des äusseren Keimblattes bedingt und bezeichnet die Stelle, an der die Zellen cylinderförmig sind; er entspricht insofern dem Embryonalschild der Reptilien- und Vogelembryonen und ist nicht zu verwechseln mit der Zellenplatte (Fig. 93), die als Verdickung der einblättrigen Keimblase beschrieben



wurde. Bei seitlicher Ansicht (Fig. 97) kann man drei Bezirke an der Keimblase unterscheiden: 1) den Schild (*ag*), 2) einen die obere Hälfte der Blase einnehmenden und bis zur Linie *ge* reichenden Bezirk, in welchem die Wand noch zweiblättrig ist, aber die Zellen des äusseren und inneren Keimblattes stark abgeplattet sind, und 3) einen nach abwärts von der Linie *ge* gelegenen Abschnitt, wo die Blasenwand nur von dem äusseren Keimblatt gebildet wird.

Es erhebt sich jetzt die wichtige Frage, in welcher Weise sich bei den Säugethieren die zweiblättrige aus der einblättrigen Anlage entwickelt. Nach der Kleinheit des Eies, nach dem Verlauf des Furchungsprocesses und nach der Beschaffenheit der Keimblase, die eine grosse, mit Flüssigkeit erfüllte Höhle einschliesst und nur von einer dünnen Zellenlage umgrenzt wird, liesse sich erwarten, dass die Gastrulabildung in ähnlicher Weise wie beim Amphioxus vor sich gehen und die eine Hälfte der Blasenwand gegen die andere zum Becher eingestülpt werden müsste. Das ist nun aber keineswegs der Fall. Vielmehr deuten alle bekannt gewordenen Erscheinungen darauf hin, dass die Eier der Säugethiere hinsichtlich ihrer Keimblattbildung sich mehr an die grossen, dotterreichen Eier der Reptilien und Vögel unmittelbar anschliessen.

Dieser Umstand, sowie auch noch manche andere Verhältnisse, die im achten Kapitel ausführlicher besprochen werden sollen, lassen die Annahme als nothwendig erscheinen, dass die Säuger von Thieren abstammen, welche grosse, dotterreiche Eier besessen haben und ovipar gewesen sind. Ihre Eier haben demnach aus später (S. 132) noch genauer zu erörternden Gründen ihren Dottergehalt zum grössten Theil wieder eingebüsst; sie sind nicht ursprünglich dotterarm, sondern sind erst nachträglich wieder dotterarm geworden; ihre Gastrulation kann daher auch nicht mehr nach dem ursprünglichen und einfachen Typus eines Amphioxuseies verlaufen. In welcher Weise sie sich indessen vollzieht, ist für die Säugethiere ebenso wenig, ja noch weniger festgestellt, als für die Vögel, theils wegen der schwierigen Herbeischaffung des Untersuchungsmaterials, theils aus anderen Gründen. Näheres hierüber ist aus meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte zu ersehen.

Klarer wird die Sachlage erst auf älteren Stadien, auf denen sich uns ganz ähnliche Befunde, wie die vom Hühnchen (S. 88) beschriebenen, darbieten. Es beginnt jetzt nämlich in der oval gewordenen Embryonalanlage ebenfalls ein Primitivstreifen auf das deutlichste sichtbar zu werden (Fig. 98 *pr*); der Streifen zeigt eine deutlich hervortretende Rinne, die von einem linken und rechten Faltenrand umgrenzt wird. (Man vergleiche hierzu Fig. 87 vom Hühnchen.) Später erscheint noch ein schmaler, trüber Streifen in der Verlängerung der Primitivrinne nach vorn, der Kopffortsatz, eine Bildung, die bei der Entwicklung des Hühnchens nicht erwähnt wurde, aber ihr ebenfalls nicht fehlt (Fig. 99 *kf*). Nach einiger Zeit entwickeln sich zu beiden Seiten des Kopffortsatzes die Medullarwülste, welche die breite Rückenfurche begrenzen, nach vorn bogenförmig in einander umbiegen, nach hinten aber etwas auseinanderweichen und den Anfang der Primitivrinne umfassen. Das Bild entspricht dem in Fig. 88 dargestellten Befund vom Hühnchen.

Von jetzt ab wächst der vordere Theil der Embryonalanlage viel

stärker in die Länge als der hintere Theil mit der Primitivrinne, welche sich bei den Säugethieren bis in späte Stadien der Entwicklung nahezu unverändert erhält, aber an Länge nicht nur relativ, sondern auch absolut abnimmt. Gleichzeitig geht die Embryonalanlage aus der ovalen in eine ausgeprägt sohlenartige Form über, wie sie in Fig. 100 dargestellt ist. An ihrem hinteren Ende ist, von den Medullarwülsten (*rf'*) zum Theil umfasst, der Primitivstreifen (*pr*) zu sehen. Das mittlere Keimblatt ist schon vollständig entwickelt, auch haben sich in der späteren Halsgegend drei Paar Ursegmente zu beiden Seiten der Chorda abgesondert.

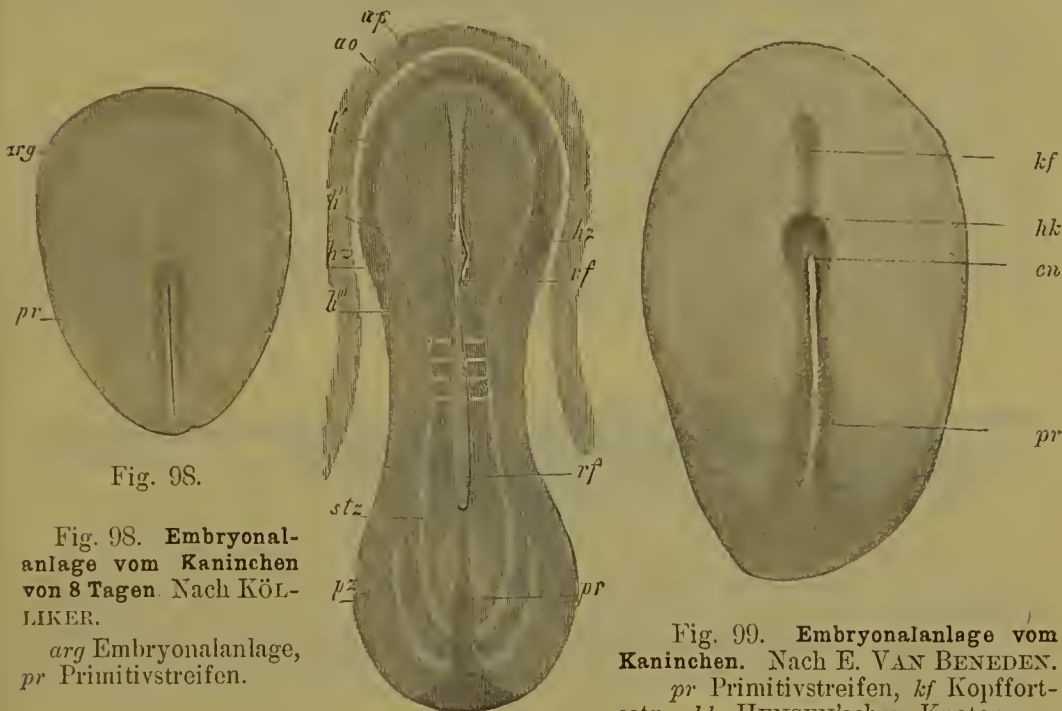


Fig. 98.

Fig. 98. Embryonalanlage vom Kaninchen von 8 Tagen. Nach KÖLLIKER.

*arg* Embryonalanlage, *pr* Primitivstreifen.

Fig. 100.

Fig. 99. Embryonalanlage vom Kaninchen. Nach E. VAN BENEDEK.

*pr* Primitivstreifen, *kf* Kopffortsatz, *hk* HENSEN'scher Knoten, *cn* Canalis neurentericus.

Fig. 100. Ein Kaninchen-Embryo mit einem Theile der Area pellucida nach 9 Tagen. Vergr. 22mal. Nach KÖLLIKER.

*ap* Area pellucida, *ao* Area opaca, *h'* Medullarplatte in der Gegend der späteren ersten Hirnblase, *h''* dieselbe in der Gegend des späteren Mittelhirns, woselbst die Rückenfurche *rf* eine Erweiterung zeigt, *h'''* Medullarplatte in der Gegend der späteren dritten Hirnblase, *hz* Anlage des Herzens, *stz* Stammzone, *pz* Parietalzone, *pr* Rest des Primitivstreifens.

Wie hisher in den verschiedenen Punkten, so findet auch in der Existenz eines Canalis neurentericus eine Uebereinstimmung mit den Vögeln und Reptilien statt. Schon auf einem ziemlich frühen Stadium markirt sich am vorderen Ende des Primitivstreifens eine kleine Stelle, an welcher in Folge von Wucherungsprocessen besonders viel Zellmaterial zusammengehäuft ist. Sie ist unter dem Namen des HENSEN'schen Knotens bekannt (Fig. 99 *hk*). Wichtig ist der Knoten vor allen Dingen dadurch, dass durch ihn ein enger Canal hindurchgeht und von aussen in das Innere der Keimblase führt, der Canalis neurentericus (*cn*), der schon bei verschiedenen Säugethieren von mehreren Forschern nachgewiesen worden ist.



c) Die Primitivrinne der Reptilien, Vögel und Säugethiere auf Querschnitten.

Auch bei den 3 höheren Wirbelthierclassen ist die Primitivrinne, welche dem Urmund der niederen Wirbelthiere zu vergleichen und nach unserer Darstellung durch Verschmelzung seiner Ränder zu Stande gekommen ist, die wichtige Stelle, an welcher sich das mittlere Keimblatt entwickelt und in deren Bereich alle drei Keimblätter, wenn auch nur in geringer Ausdehnung, unter einander verschmolzen sind und sich als gesonderte Lagen nicht unterscheiden lassen. während sie seitwärts davon durch einen Spalt deutlich getrennt sind.

Fig. 101 stellt einen Querschnitt durch eine Embryonalanlage des Hühnchens mit Primitivrinne dar. Das äussere Keimblatt (*ak*) wird von einer einfachen Lage hoher Cylinderzellen, das untere Keimblatt (*ik*) von einer einfachen Lage stark abgeplatteter Elemente gebildet. In den zwischen beiden vorhandenen Spaltraum drängt sich eine Masse mehrfach über einander geschichteter kleiner Zellen zu beiden Seiten der Primitivrinne hinein, das mittlere Keimblatt (*mk*). Dasselbe geht

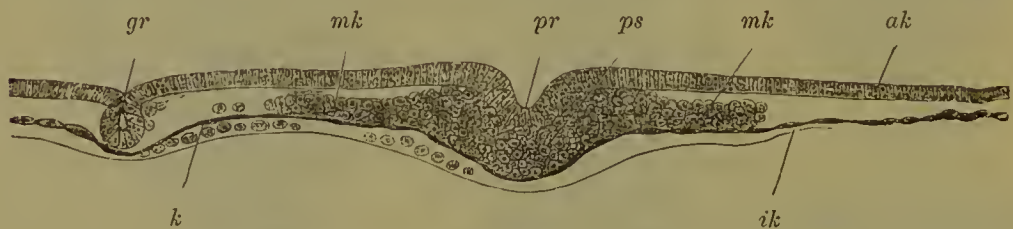


Fig. 101. Querschnitt durch die Mitte des Primitivstreifens eines Hühnerkeims, der sich auf dem in Fig. 87 dargestellten Entwicklungsstadium befindet. Nach KOLLER.

In einiger Entfernung von der Primitivrinne sieht man auf der linken Seite der Figur den Durchschnitt der Grenzrinne von HIS. Auf der rechten Seite ist sie noch wenig entwickelt.

*ak, ik, mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *pr* Primitivrinne, *ps* Primitivstreifen, *gr* Grenzrinne.

im Bereich der Primitivrinne (*pr*) in das äussere Keimblatt, dessen Zellen sich hier in Wucherung befinden, kontinuierlich über, während es mit seinen seitlichen Flügeln durch einen Spalt von ihm getrennt ist. Das untere Keimblatt ist von KOLLER, aus dessen Arbeit die vorliegende Figur entnommen ist, überall als eine getrennte Lage abgeplatteter Zellen gezeichnet. Aus Zeichnungen und Angaben anderer Forscher, sowie auch aus Angaben, welche die ähnliche Reptilienentwicklung betreffen, geht indessen hervor, dass eine Strecke weit unter der Primitivrinne das mittlere Keimblatt als getrennte Schicht vom unteren ebensowenig als vom oberen zu unterscheiden ist.

Ähnliches lehren Querschnitte durch die Primitivrinne von Embryonen der Säugethiere und des Menschen. An der tief einschneidenden Primitivrinne einer Embryonalanlage des Kaninchens (Fig. 102 *pr*) hängen alle 3 Keimblätter eine Strecke weit unter einander durch eine gemeinsame Zellenmasse zusammen. Dabei kann man mit ziemlicher Deutlichkeit bemerken, wie das äussere Keimblatt (*ak*) an der Primitivfalte (*ul*) in das parietale Mittelblatt (*mk*<sup>1</sup>) umbiegt, während das viscerale Mittelblatt (*mk*<sup>2</sup>) in das einschichtige Darmdrüsenblatt (*ik*) über-

geht. Zwischen den Primitivfalten oder Urmundlippen (*ul*) ist sogar bei Embryonen von Kaninchen und Fledermäusen eine dem Dotterpfropf der Amphibien entsprechende Bildung (Fig. 103 *d*) beobachtet worden.

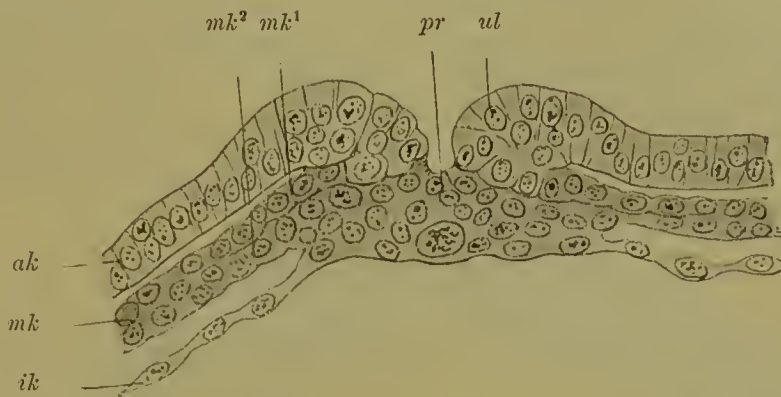


Fig. 102. Querschnitt durch die Primitivrinne (Urmund) eines Kaninchenkeims. Nach ED. VAN BENEDEN.

*ak*, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *mk¹*, *mk²* parietale, viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *ul* seitliche Urmundlippe, *pr* Primitivrinne.

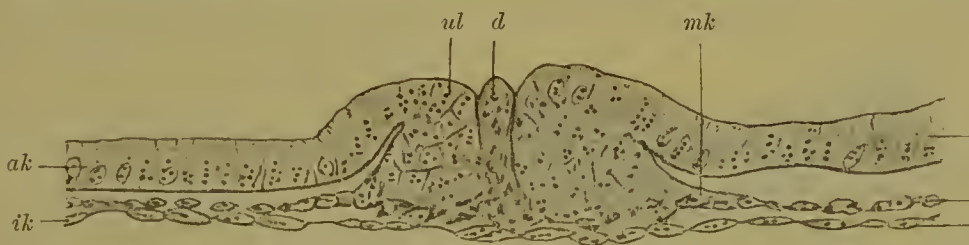


Fig. 103. Querschnitt durch die Primitivrinne des Kaninchens mit Dotterpfropf (*d*) zwischen den beiden seitlichen Urmundlippen (*ul*). Nach CARIUS.

*ak* äusseres, *ik* inneres, *mk* mittleres Keimblatt.

Es ist nun gewiss von hohem, allgemeinem Interesse, dass auch die Untersuchung eines ausserordentlich jungen menschlichen Keims durch Graf SPEE ein Querschnittsbild (Fig. 104) geliefert hat, welches

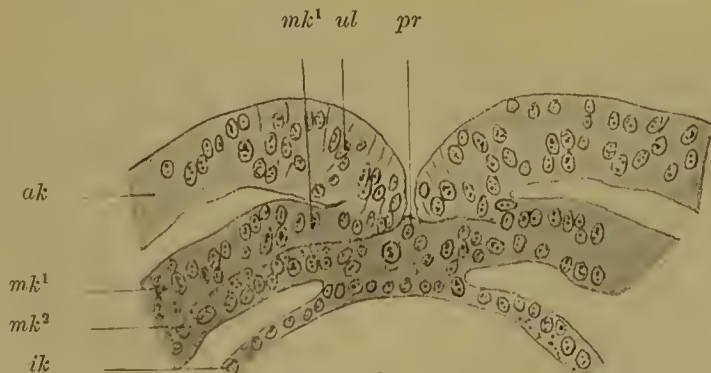


Fig. 104. Querschnitt durch die Primitivrinne eines menschlichen Keims in der Gegend des Canalis neurentericus (*pr*). Nach Graf SPEE.

Bezeichnung wie in Fig. 102.



der vom Kaninchen mitgetheilten Abbildung zum Verwechseln ähnlich ist. Man sieht dort eine tief einschneidende Primitivrinne und an der leicht kenntlichen Urmundlippe (*ul*) den Umschlag des äusseren Keimblattes (*ak*) in das parietale Mittelblatt (*mk<sup>1</sup>*). Von diesem ist das viscerele Mittelblatt eine Strecke weit gut gesondert; es geht unter der Primitivrinne in das innere Keimblatt über, wobei die Umschlagsränder beider Seiten unter einander zu der den Boden der Primitivrinne bildenden Zellenmasse verwachsen sind.

Schnitte durch die **Gegend vor** der Primitivrinne, auf verschiedenen Stadien der Entwicklung untersucht, liefern entsprechende Befunde, wie beim Amphioxus (Fig. 50—53), den Amphibien (Fig. 62—66), Selachiern (Fig. 78, 79) u. s. w.

Längs eines schmalen, in der Medianebene gelegenen Streifens, dort vor dem Urmund, hier vor der Primitivrinne, wird die Embryonalanlage nur von zwei Keimblättern gebildet, von welchen das untere zur Chorda zu werden bestimmt ist. Zu beiden Seiten dieses Bezirks geht bei allen Wirbelthieren die zweiblättrige in eine dreiblättrige Anlage über, indem auf das obere Keimblatt das mittlere und auf dieses das Darmdrüsenblatt folgt.

Auf dem Querschnitt durch den Kopffortsatz eines Hühnerkeims (Fig. 105) findet sich unter dem äusseren Keimblatt in der Median-

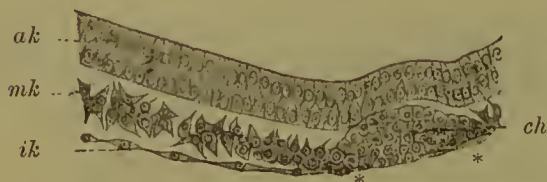


Fig. 105. Querschnitt durch die Keimhaut eines Hühnerkeims, an welcher die ersten Spuren der Chorda und Medullarfurche zu sehen sind. Nach BALFOUR und DEIGHTON.

Der Schnitt geht durch die Chordaanlage vor dem Primitivstreifen. Der rechts von der Chordaanlage gelegene Theil des Schnittes ist nicht mit abgebildet.

*ak*, *mk*, *ik* äusseres, mittleres, inneres Keimblatt, *ch* Chordaanlage.

eine einfache Schicht von cylindrischen Zellen, links und rechts begrenzt vom mittleren und vom inneren Keimblatt. Das mittlere Keimblatt besteht aus einer parietalen (*mk<sup>1</sup>*) und einer visceralen (*mk<sup>2</sup>*) Lage platter Zellen, von denen die erstere in die Chordaanlage übergeht, die letztere an der mit einem Stern bezeichneten Stelle in das abgeplattete, einschichtige Epithel des Darmdrüsenblattes (*ik*) umbiegt. Die Umbiegungsstelle springt sogar, wie bei den Amphibien, deutlich als Lippe in den Urdarm vor. Von diesen Verbindungen zur Seite der Chordaanlage abgesehen, ist das mittlere Keimblatt von den Grenzblättern überall durch einen Spaltraum scharf abge sondert.

Wie dann auf noch weiter vorgerückten Stadien der Entwicklung bei Vögeln und Säugethieren sich die Nervenplatte zum Nervenrohr, die Chordaanlage zur Chorda umwandelt und wie das mittlere Keimblatt sich aus seinen median gelegenen Verbindungen löst, braucht hier im Einzelnen nicht genauer beschrieben zu werden, da alle diese

ebene und vor der Primitivrinne nur die Anlage der Chorda (*ch*); sie setzt sich an der mit einem Stern gekennzeichneten Stelle seitwärts in das kleinzellige mittlere Keimblatt und in das Darmdrüsenblatt fort, das eine einfache Lage sehr plattgedrückter Zellen ist. Ähnliche Bilder bieten Querschnitte durch entsprechende Entwicklungsstadien von Säugethieren. So gleicht z. B. Fig. 106 vom Kaninchen in ganz auffälliger Weise der Fig. 62 vom Triton. Sie zeigt uns die Chordaanlage (*ch*) als

Vorgänge sich im Wesentlichen in der schon früher dargestellten Weise (S. 75) vollziehen. Dagegen mögen zur Vervollständigung unserer Darstellung sich gleich noch einige Angaben über das weitere Wachstum des mittleren Keimblattes anschliessen, über welches Querschnitte durch Embryonen verschiedenen Alters Aufschluss geben. Vom Ort seiner ersten Entstehung oder der Umgebung der Primitivrinne aus breitet sich das mittlere Keimblatt allseits zwischen den primären Keimblättern weiter aus. Zuerst ist es nur auf die Embryonalanlage selbst beschränkt, hierauf schiebt es sich in den hellen Fruchthof

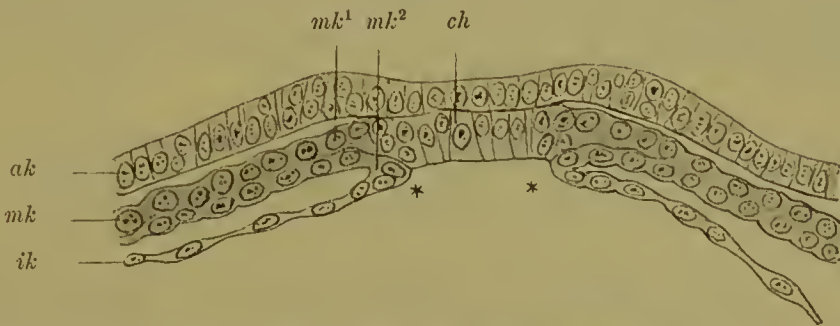


Fig. 106. Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Kaninchens. Nach E. VAN BENEDEN.

*ak, ik, mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *mk¹, mk²* parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *ch* Chorda.

hinein. schliesslich ist es auch in dem dunkeln Fruchthof anzutreffen. Ueberall und stets erscheint es bei seiner Ausbreitung als eine völlig selbständige, gegen die Umgebung durch Spalten abgesetzte, wenigstens zwei Zellen dicke Schicht. Nur an der Primitivrinne, die sich auch bei älteren Embryonen, wie uns schon die Betrachtung von der Fläche gelehrt hat (Fig. 90), am hinteren Körperende lange Zeit erhält, wird es eine kleine Strecke weit, so auch in der Umgebung des später deutlich werdenden Canalis neurentericus mit dem inneren und dem äusseren Keimblatt in Vereinigung gefunden.

## Repetitorium zu Kapitel V.

### A. Die Keimblase.

1) Aus dem Haufen der Furchungszellen (Maulbeerkugel, Morula) entwickelt sich bei allen Wirbelthieren eine Keimblase (Blastula) mit einer Keimblasenhöhle (Blastocöl).

2) Es gibt bei den Wirbelthieren vier verschiedene Arten von Keimblasen, je nach dem Gehalt an Dotter und nach der Vertheilung desselben.

a) Beim Amphioxus ist die Keimblasenhöhle sehr gross, und ihre Wand besteht aus einer einzigen Lage annähernd gleich grosser cylindrischer Zellen.

b) Bei Cyclostomen und Amphibien ist die Keimblasenhöhle eng, die eine Hälfte der Blasenwand ist dünn und aus einer oder mehreren Lagen kleiner Zellen zusammengesetzt, die andere Hälfte ist erheblich verdickt und aus grossen, vielfach über einander geschichteten Dotterzellen gebildet.



c) Bei Fischen, Reptilien und Vögeln (meroblastische Eier) ist die Keimblasenhöhle verschwindend klein und spaltförmig. Nur ihre Decke oder ihre dorsale Wand besteht aus Zellen (Keimscheibe), ihr Boden oder ihre ventrale Wand dagegen besteht aus der nicht in Zellen zerfallenen Dottermasse, die in der Nähe des Keimscheibenrandes Dotterkerne einschliesst.

d) Bei Säugethieren ist die Keimblasenhöhle sehr geräumig, mit eiweisshaltiger Flüssigkeit erfüllt; ihre Wand setzt sich aus einer einzigen Lage stark abgeplatteter, hexagonaler Zellen zusammen, mit Ausnahme einer kleinen, verdickten Stelle, wo grössere Zellen, mehrfach über einander geschichtet, einen nach innen vorspringenden Hügel bedingen.

#### B. Die Becherlarve oder Gastrula mit zwei Keimblättern.

1) Aus der Keimblase entwickelt sich durch Einstülpung eines Theiles ihrer Oberfläche eine zweiblättrige Form, die Becherlarve oder Gastrula.

2) Die beiden Lamellen des Doppelbeckers sind das äussere und das innere Keimblatt (Ektoblast, Entoblast); der die beiden Blätter trennende Spaltraum ist die obliterirte Keimblasenhöhle; der durch die Einstülpung entstandene Hohlraum ist die Urdarmhöhle, seine Oeffnung nach aussen der Urmund. (Blastoporus, Prostoma, Sichelrinne, Primitivrinne.)

3) Den vier Arten von Keimblasen entsprechen vier Arten von Becherlarven.

a) Beim Amphioxus ist der Urdarm weit und jedes Keimblatt aus einer einfachen Lage cylindrischer Zellen aufgebaut.

b) Bei Cyclostomen und Amphibien sammelt sich an der ventralen Wand des Urdarms im inneren Keimblatt die Masse der Dotterzellen an und bedingt einen Vorsprung, durch welchen der Urdarm zu einem Spalt eingeengt wird.

c) Bei Fischen, Reptilien und Vögeln bleibt der Einstülpungsprocess auf die Keimscheibe beschränkt, da der ungetheilte Dotter sich wegen seines beträchtlichen Volumens nicht mit einstülpen lässt. Die Keimscheibe wird zweiblättrig, indem bei den Fischen von einer Stelle ihres Randes aus, bei Reptilien und Vögeln in einiger Entfernung vom Rande eine Einfaltung und ein Einwachsen von Zellen erfolgt. Der Dotter erhält erst sehr langsam und spät ringsum eine zellige Begrenzung, indem er vom Rande der Keimhaut umwachsen wird.

Dem Urmund oder Blastoporus des Amphioxus und der Amphibien entspricht die Primitivrinne der Reptilien, Vögel und Säugethiere.

Am raschesten breitet sich das äussere Keimblatt um den Dotter aus; zuletzt folgt das mittlere nach.

d) Bei den Säugethieren entwickelt sich das innere Keimblatt von der verdickten Stelle der Keimblase aus, wahrscheinlich durch Einstülpung, da auf einem späteren Stadium eine der Primitivrinne der Vögel vergleichbare Einstülpungsöffnung oder ein Urmund nachgewiesen werden kann. Am Anfang seiner Entwicklung hört das innere Keimblatt nach unten mit einem freien Rande auf, so dass der Urdarm ventralwärts eine Zeit lang nur

vom äusseren Keimblatt abgeschlossen wird, eine Eigenthümlichkeit, die sich auf die Verhältnisse bei Reptilien und Vögeln zurückführen lässt, wenn wir uns bei ihnen das Dottermaterial, ehe es vom inneren Keimblatt vollständig umwachsen ist, geschwunden denken.

4) Bei den Wirbelthieren zeigt die Becherlarve eine scharf ausgeprägte, bilaterale Symmetrie, so dass man späteres Kopf- und Schwanzende, spätere Rücken- und Bauchseite des Körpers leicht unterscheiden kann. Der Urmund (Sichel- und Primitivrinne) bezeichnet das Schwanzende. Die Bauchseite ist gekennzeichnet als der Ort, an welchen das gefurchte oder nicht gefurchte Dottermaterial zu liegen kommt.

### C. Der Embryo mit 4 Keimblättern und einer Leibeshöhle.

1) Bei allen Wirbelthieren bilden sich an der Decke des Urdarms 2 seitliche Ausstülpungen des inneren Keimblattes, durch welche der Urdarm in einen mittleren Raum, den secundären Darm, und in 2 seitliche Räume, die beiden Leibessäcke, abgetheilt wird.

2) Das primäre innere Keimblatt sondert sich in Folge des Ausstülpungsprocesses in 3 Theile:

erstens in die epitheliale Auskleidung des Darmrohrs (secundäres inneres Keimblatt oder Darmdrüsenblatt),

zweitens in die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle oder das mittlere Keimblatt, an welchem ein parietales und ein viscerales Blatt zu unterscheiden sind,

drittens in die Anlage der Chorda, welche ihren Ursprung nimmt aus dem Abschnitt des primären inneren Keimblattes, der zwischen den seitlichen Ausstülpungen der Leibeshöhle an der Decke des Urdarms gelegen ist.

3) Der Ausstülpungsprocess lässt bei den Wirbelthieren zwei Modificationen erkennen.

a) Beim Amphioxus sind die Ausstülpungen klein, zahlreich und segmentweise angeordnet, von Anfang an mit einer Höhlung versehen und entwickeln sich, vorn beginnend, allmählich nach dem offen gebliebenen Theil des Urmunds zu.

b) Bei den übrigen Wirbelthieren wachsen anstatt hohler Säcke zwei solide Zellenmassen zwischen äusseres und inneres Keimblatt hinein, und zwar:

$\alpha$ ) in der Umgebung der offenen Urmundstrecke (peristomaler Mesoblast);

$\beta$ ) von hier nach vorn an der Decke des Urdarms in geringer Entfernung von der Medianebene zu beiden Seiten der Chordaanlage (gastraler oder parachordaler Mesoblast).

Die paarigen Anlagen breiten sich von ihrem Ursprungsort zwischen den primären Keimblättern weiter nach vorn und ventralwärts aus.

4) Die drei aus dem primären, inneren Keimblatt abstammenden Organe (mittleres Keimblatt, Chordaanlage, Darmdrüsenblatt) trennen sich von einander durch Abschnürung.

Erstens, die Leibessäcke lösen sich von der Chordaanlage und dem Darmdrüsenblatt ab, wobei die frei werdenden Ränder des parietalen und des visceralen Mittelblattes verwachsen.



Zweitens, die Chordaanlage krümmt sich zur Chordarinne ein, und diese geht in einen soliden Stab über, der sich vom Darmdrüsenblatt vollständig isolirt.

Drittens, das Darmdrüsenblatt schliesst sich mit einer dorsalen Naht zu einem Rohr.

5) Die Entwicklung der drei Anlagen, wie überhaupt verschiedener anderer Organe, beginnt am Kopfe der Embryonalanlage und schreitet von hier nach dem Urmund zu fort, an welchem noch längere Zeit eine fortgesetzte Neubildung der Theile und eine Zunahme im Längenwachsthum des Körpers stattfindet.

6) Während der Entwicklung des mittleren Keimblattes hat der Urmund sich bei den Amphibien, Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugethieren in eine mit der Längsachse des Embryo zusammenfallende Rinne umgewandelt (Primitivrinne der höheren Wirbelthiere).

7) Die Urmundspalte nimmt anfangs die ganze Rückenfläche der Embryonalanlage ein; sie beginnt sich aber sehr früh schon von vorn nach hinten in einer Längsnaht zu schliessen, während sie sich gleichzeitig noch nach hinten durch Zuwachs vergrössert. Der Abstand des offen bleibenden Urmundrestes vom Kopfe wird daher allmählich, je älter der Embryo wird, um so grösser.

8) Der Urmund (Primitivrinne) bildet sich auf späteren Stadien der Entwicklung durch Verschluss seiner Ränder ganz zurück und geht mit Ausnahme des Afters in kein Organ des Erwachsenen über. (Genaueres hierüber siehe im 2. Theil des Lehrbuchs.)

9) Vor dem Schwund wird der Urmund (Primitivrinne) von den Medullarwülsten umwachsen und in den Endabschnitt des Nervenrohrs mit aufgenommen, wodurch eine directe Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr hergestellt wird, der Canalis neurentericus. Durch Verschluss desselben erfolgt später die Trennung der beiden längere Zeit unter einander communicirenden Organe.

## SECHSTES KAPITEL.

### Die Entwicklung der Ursegmente, die Entstehung von Binde substanz und Blut.

Nach der Bildung der mittleren Keimblätter spielen sich an der Embryonalanlage der Wirbelthiere zwei wichtige Prozesse ab. Der eine Process führt zu einer Gliederung der mittleren Keimblätter in die beiden Seitenplatten und in zwei links und rechts von der Chorda gelegene Reihen würfelförmiger Körper, der Ursegmente, welche man früher auch weniger passend die Urwirbel genannt hat. Der andere Process, der sich etwa zur selben Zeit, wenigstens bei den höheren Wirbelthieren, vollzieht, führt zur Entstehung von Anlagen, aus welchen sich die Stützsubstanzen und das Blut der Wirbelthiere ableiten lassen.

#### a) Die Ursegmente.

Was zuerst die Ursegmentbildung betrifft, so fällt sie beim Amphioxus mit der ersten Anlage des mittleren Keimblattes, mehr als bei den übrigen Wirbelthieren, zeitlich zusammen und lässt deutlich erkennen, dass sie auf einem Faltungsprocess beruht, der sich vielfach in der gleichen Weise wiederholt. Sowie nämlich links und rechts von der Chordaanlage sich die Cölomtaschen aus dem Urdarm anlegen, beginnt auch schon in geringer Entfernung vom Kopfe ihre Wand eine zur Längsachse des Embryo quergestellte Falte zu bilden, welche von oben und von der Seite her in die Leibeshöhle nach abwärts wächst; in derselben Weise entsteht alsbald jederseits in geringer Entfernung hinter der ersten eine zweite, hinter der zweiten eine dritte, vierte Querfalte und so fort in demselben Maasse, als sich der embryonale Körper in die Länge streckt und sich die Anlage des mittleren Keimblattes durch Fortschreiten der Aussackung nach dem Urmund zu vergrößert. So wird gleich bei ihrer ersten Anlage jede Leibestasche beim Amphioxus in eine Reihe kleiner, hinter einander gelegener Säckchen zerlegt.

Bei dem in Fig. 107 u. 108 dargestellten Embryo lassen sich jederseits 5 Ursegmente zählen, denen sich bei weiterem Wachstum von hinten her immer neue anschliessen. Denn der Ausstülpungsprocess geht an der mit *mk* bezeichneten Stelle nach dem Urmund zu noch weiter und lässt durch Querfaltung eine ansehnliche Menge von Ursegmenten aus sich hervorgehen, deren Zahl bei einer nur 24 Stunden alten Larve schon etwa auf 17 Paar gestiegen ist. Die Ursegmente zeigen

anfänglich eine Oeffnung, durch welche ihr Hohlraum (*ush*) mit dem Darmraum in Verbindung steht. Als bald aber beginnen sich diese Oeffnungen nach einander zu schliessen, indem ihre Ränder einander entgegen- und zusammenwachsen, und zwar in derselben Reihenfolge,

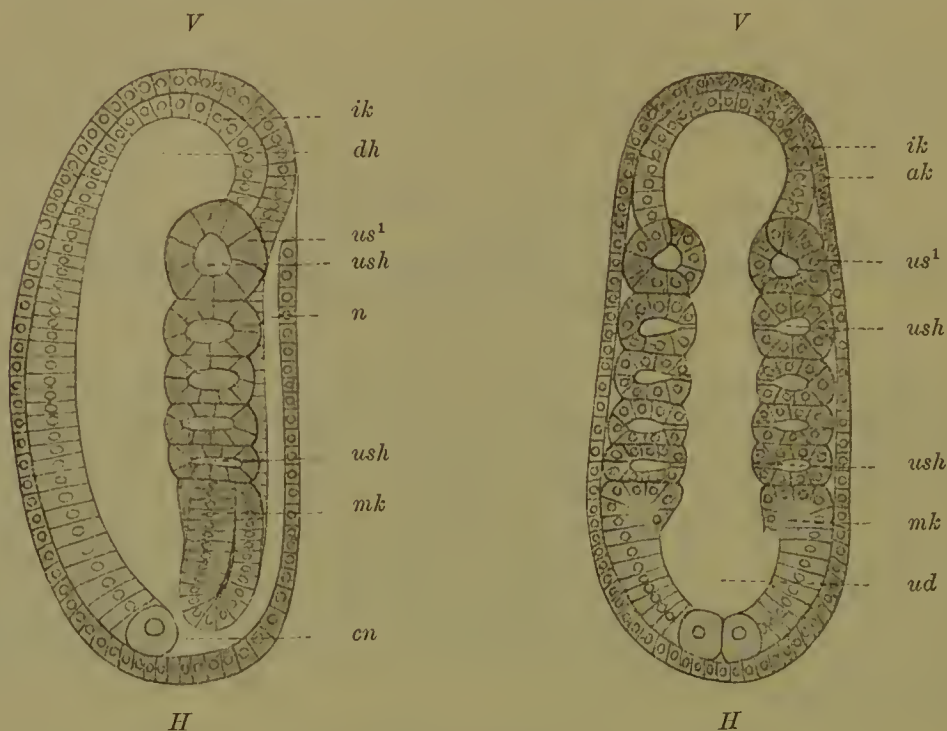


Fig. 107.

Fig. 108.

Fig. 107 u. 108. Amphioxusembryo mit fünf Paar Ursegmenten in optischen Durchschnitten. Nach HATSCHKEK.

Fig. 107 von der Seite gesehen. Fig. 108 vom Rücken gesehen.

In Figur 108 sind die Oeffnungen der Ursegmenthöhlen in die Darmhöhle, welche bei tieferer Einstellung zu sehen sind, angedeutet. *V* vorderes, *H* hinteres Ende, *ak*, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *dh* Darmhöhle, *n* Nervenrohr, *cn* Canalis neurentericus, *us*<sup>1</sup> erstes Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle, *ud* Urdarm.

in der die Abgliederung der Theile von vorn nach hinten erfolgt ist. Dabei dehnen sich die Ursegmente (Fig. 53) allmählich unter Vermehrung und Gestaltsveränderung ihrer Zellen sowohl dorsal- als ventralwärts aus. Nach oben wachsen sie mehr und mehr zur Seite des Nervenrohrs empor, das sich mittlerweile von seinem Mutterboden, dem äusseren Keimblatt, ganz abgelöst hat. Nach abwärts schieben sie sich zwischen secundären Darm und äusseres Keimblatt hinein.

Schliesslich wäre gleich hier auch zu erwähnen, dass auf einem noch späteren Stadium, wie auf der rechten Seite der Fig. 53 zu sehen ist, die dorsalen Abschnitte der Ursegmente sich von den ventralen abschnüren. Die ersteren liefern unter dem Verlust ihrer Höhlung die quergestreifte Musculatur des Körpers, aus den Hohlräumen der letzteren aber leitet sich die eigentliche ungegliederte Leibeshöhle her, indem die trennenden Scheidewände sich verdünnen, einreissen und schwinden.

Aehnliche Vorgänge vollziehen sich in etwas geänderter Weise bei den übrigen Wirbelthieren.



Bei den Amphibien (Tritonen) (Fig. 67 u. 68) verdickt sich das mittlere Keimblatt, dessen Zellen zu langen Cylindern auswachsen, zu beiden Seiten von der Chorda (*ch*) und von der Anlage des Centralnervensystems (*mp*), welche sich zu dieser Zeit zu einer Rinne zusammengekrümmt hat; hierbei tritt in dem verdickten Theil durch Auseinanderweichen der visceralen und parietalen Lamelle ein Hohlraum (*ush*) hervor, um welchen die Cylinderzellen als Epithel angeordnet sind. Man unterscheidet die median gelegenen, verdickten Theile der mittleren Keimblätter als die Ursegmentplatten von den seitlichen Theilen oder den Seitenplatten, in deren Bereich die Zellen niedriger sind.

Während nun beim Amphioxus der Process der Segmentirung sich auf das gesammte mittlere Keimblatt ausdehnt, ergreift er bei den Amphibien und ebenso bei allen übrigen Wirbelthieren nur die Ursegmentplatten, lässt dagegen die Seitenplatten unberührt. Die Segmentirung beginnt an Kopfende und schreitet langsam nach hinten fort; sie vollzieht sich in der Weise, dass die an Nervenrohr und Chorda angrenzende Epithel-lamelle sich in kleine Querfalten erhebt, die, durch gleich grosse Abstände von einander getrennt, in die Höhlung der Ursegmentplatte hineinwachsen und die Entstehung kleiner, hinter einander gelegener Säckchen veranlassen (Fig. 109).

Bald darauf schnürt sich noch jedes Säckchen von den Seitenplatten ab (Fig. 67 u. 68). Man trifft daher jetzt sowohl an Quer- als Frontalschnitten links und rechts von Chorda und Nervenrohr cubische, von

Cylinderzellen ausgekleidete Bläschen, welche von ihrer Umgebung überall durch einen Spaltraum abgegrenzt sind und in ihrem Innern eine kleine Ursegmenthöhle, ein Derivat der Leibeshöhle, umschliessen.

Unter den Wirbelthieren, die sich aus meroblastischen Eiern entwickeln, zeigen die Selachier den ursprünglichen Modus der Ursegmentbildung am deutlichsten. Indem die parietalen und die visceralen Lamellen des mittleren Keimblattes auseinanderweichen, bildet sich jederseits eine deutliche Leibeshöhle aus (Fig. 112). Ihr dorsaler, an das Nervenrohr angrenzender Abschnitt (*mp*) erhält verdickte Wandungen und entspricht der oben unterschiedenen Ursegmentplatte, die sich gleichzeitig mit dem Deutlichwerden der Leibeshöhle in die Ursegmente zu gliedern beginnt. Im vorderen Abschnitte des Embryo wird eine Reihe von queren Theilungslinien bemerkbar, deren Zahl nach rückwärts continuirlich zunimmt. Längere Zeit hängen die Höhlungen der durch die Querfurchen von einander getrennten Ursegmente noch mit der gemeinsamen Leibeshöhle ventralwärts durch enge Oeffnungen zusammen. Man kann daher die vorliegenden Befunde auch so darstellen, dass die Leibeshöhle nach dem Rücken des Embryo zu mit einer Reihe dicht hinter einander gelegener, sackartiger Ausstülpungen besetzt ist. Später schnüren sich die Ursegmente (Fig. 113 *mp*) von der Leibeshöhle ganz ab, wobei sich ihre verdickten Wandungen fest an einander legen und die Ursegmenthöhle zum Schwund bringen.

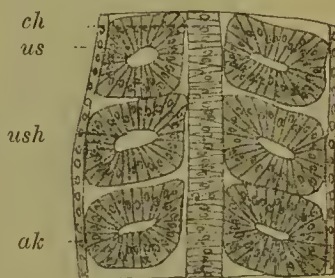


Fig. 109. Frontalschnitt durch den Rücken eines Triton-embryo mit ausgebildeten Ursegmenten.

Man sieht zu beiden Seiten der Chorda (*ch*) die Ursegmente (*us*) mit ihren Ursegmenthöhlen (*ush*).

Während bei den Selachiern noch deutlich hervortritt, dass die Bildung der Ursegmente auf Faltung und Abschnürung beruht, ist dieser Process bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren bis zur Unkenntlichkeit verwischt; es lässt sich dies einfach darauf zurückführen, dass die beiden Lamellen des mittleren Keimblattes längere Zeit fest auf einander gepresst bleiben und erst spät auseinanderzuweichen beginnen, und dass sie aus mehreren Lagen kleiner Zellen zusammengesetzt sind. Der Faltungs- und Abschnürungsprocess erscheint hier als Spaltung einer soliden Zellenplatte in kleine, cubische Stücke.

Der an Chorda und Nervenrohr angrenzende Theil des mittleren Keimblattes bildet an dem Durchschnitt durch einen Hühnerembryo (Fig. 110) eine aus vielfach über einander gelagerten, kleinen Zellen

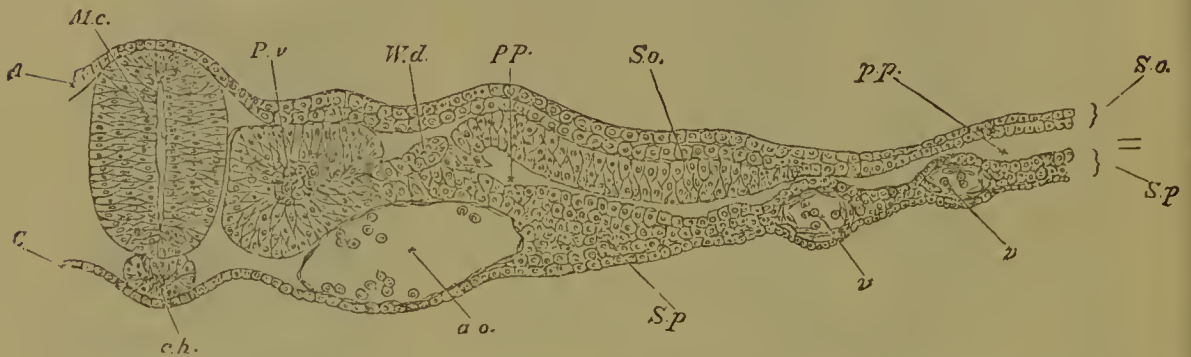


Fig. 110. Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryo von 45 Stunden. Nach BALFOUR.

Der Schnitt zeigt das mittlere Keimblatt theilweise gesondert in das Ursegment (*Pv*) und die Seitenplatte, welche die Leibeshöhle (*pp*) zwischen sich fasst.

*Mc* Medullarrohr, *Pv* Ursegment, *So* Rumpfplatte, *Sp* Darmplatte, *pp* Leibeshöhle, *ch* Chorda, *A* äusseres Keimblatt, *C* inneres Keimblatt, *ao* Aorta, *v* Blutgefäß, *Wd* WOLFF'scher Gang.

bestehende, compacte Masse (*Pv*), die, soweit sie nicht in einzelne Stücke gegliedert ist, als Ursegmentplatte bezeichnet wird. In unserer Figur hängt sie seitwärts noch durch eine dünne Zellenbrücke mit den Seitenplatten zusammen, in deren Bereich die mittleren Keimblätter dünner und durch einen Spalt, die Leibeshöhle, von einander getrennt sind.

Bei Betrachtung der Keimhaut von der Fläche erscheint die Gegend der Ursegmentplatten, wie im hinteren Abschnitte des 9 Tage alten Kaninchenembryo (Fig. 111) zu sehen ist, dunkler, als die Gegend der Seitenplatten, so dass man beide von einander als Stammzone (*stz*) und als Parietalzone (*pz*) unterschieden hat.

Die Entwicklung der Ursegmente macht sich beim Hühnchen am Anfang des 2. Tages der Bebrütung, beim Kaninchen etwa am 8. Tage bemerkbar. In der Stammzone, in einiger Entfernung vor der Primitivrinne, etwa in der Mitte der Embryonalanlage und links und rechts von der Chorda und dem Nervenrohr, treten helle, quere Streifen auf (Fig. 90, 100, 111). Sie entsprechen Querspalten, durch welche die Ursegmentplatten in die kleinen und soliden, cubischen Ursegmente (*uw* oder *us*) abgetheilt werden.

Später entwickelt sich in jedem Ursegment, wahrscheinlich unter Ausscheidung von Flüssigkeit, wie bei den Amphibien und Selachiern,



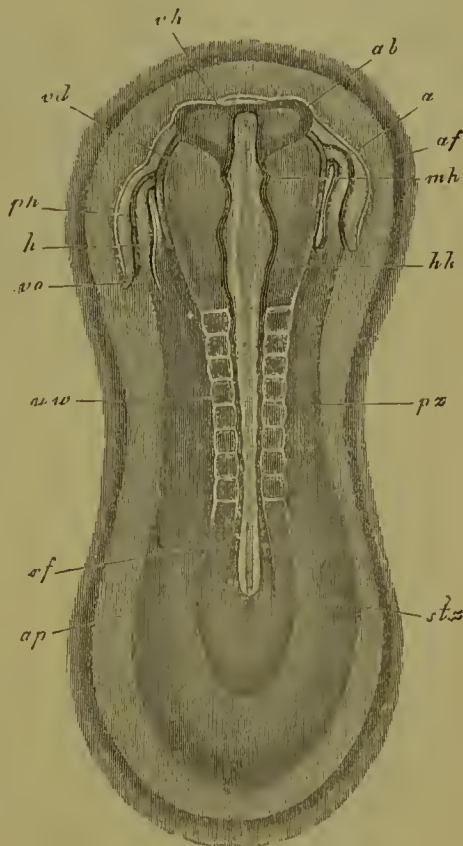
ein kleiner Hohlraum, um welchen sich die Zellen in radiärer Richtung herum gruppieren (Fig. 116 *ms*). Auch hier steht er anfänglich wie bei den Selachiern mit der Leibeshöhle seitwärts in Zusammenhang, bis sich das Ursegment vollständig abgeschnürt hat.

Von dem bisher betrachteten Gliederungsprocess wird bei den Wirbelthieren ausser der Rumpfregion noch ein Theil der Kopfregion der Embryonalanlage betroffen. Man muss daher einerseits von Kopf- und andererseits von Rumpfsegmenten sprechen. Zahl und Beschaffenheit der ersteren ist noch Gegenstand von Controversen.

Fig. 111. Kaninchenembryo des 9. Tages, von der Rückenseite gesehen. Nach KÖLLIKER. 21fach vergr.

Man unterscheidet die Stammzone (*stz*) und die Parietalzone (*pz*). In der ersteren haben sich 8 Paar Ursegmente zur Seite der Chorda und des Nervenrohrs angelegt.

*ap* heller Fruchthof, *rf* Rückenfurche, *vh* Vorderhirn, *ab* Augenblasen, *mh* Mittelhirn, *hh* Hinterhirn, *uw* Ursegment, *stz* Stammzone, *pz* Parietalzone, *h* Herz, *ph* Pericardialtheil der Leibeshöhle; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte, *af* Amnionfalte, *vo* Vena omphalomesenterica.



## b) Die Entstehung der Bindesubstanzen.

Wie schon in der Einleitung zum fünften Kapitel hervorgehoben wurde, entwickelt sich frühzeitig zwischen den 4 Keimblättern, die ihren histologischen Eigenschaften nach als Epithelgewebe zu bezeichnen sind, ein Zwischengewebe oder Mesenchym, das einen vom Epithel sehr abweichenden histologischen Character trägt und sich später in die zahlreichen und verschiedenen Arten der Stützsubstanzen, in faseriges Bindegewebe (in Sehnen, Bänder, Fascien, faserige Häute), in Knorpel, Knochen, Lymphgewebe u. s. w. differenzirt. Unter den Wirbelthieren sind wohl die geeignetsten Objecte, um seine erste Entstehung zu beobachten, die Selachierembryonen, bei denen Mesenchym sowohl sehr frühzeitig als auch sehr reichlich gebildet wird. Sein Ursprung geht von verschiedenen Stellen aus, besonders aber ist das mittlere Keimblatt der unstreitig wichtigste Mutterboden, und kommen hier wieder in erster Reihe die Ursegmente in Betracht. Zur Zeit, wo diese noch mit den Seitenplatten nach abwärts zusammenhängen und in ihnen die Leibeshöhle sichtbar wird, tritt eine Zellwucherung an ihrem der Chorda zugekehrten Abschnitt auf, der gewöhnlich als Sklerotom bezeichnet wird, im Gegensatz zum anderen Theil, dem Myotom. Von hier aus scheiden dann Zellen in grosser Anzahl (Fig. 112 *sk*) einzeln aus dem epithelialen Verbaude aus, entfernen sich durch active Bewegungen von ihrem Ursprungsorte, wie



die Mesenchymzellen bei wirbellosen Thieren, und breiten sich in dem Zwischenraum aus, der auf der einen Seite von der inneren Wand (*mp*) des Ursegments, auf der anderen Seite von Chorda (*ch*) und Nervenrohr (*nr*) begrenzt wird.

Bei ihrem Auftreten werden die anöboiden Zellen nur durch geringe Mengen von Zwischensubstanz getrennt; sie nehmen an Zahl rasch zu und drängen dadurch Chorda, Nervenrohr und Ursegmente bald weiter auseinander (Fig. 113). Hierbei schwindet sehr früh die segmentale Anordnung, welche die Wucherungen bei ihrem allerersten Auftreten erkennen lassen, indem sie bei ihrer Ausbreitung zu einer zusammenhängenden Schicht zusammenfließen.

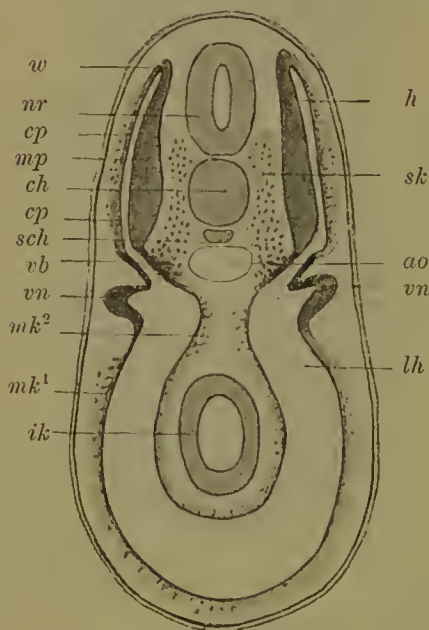


Fig. 112.

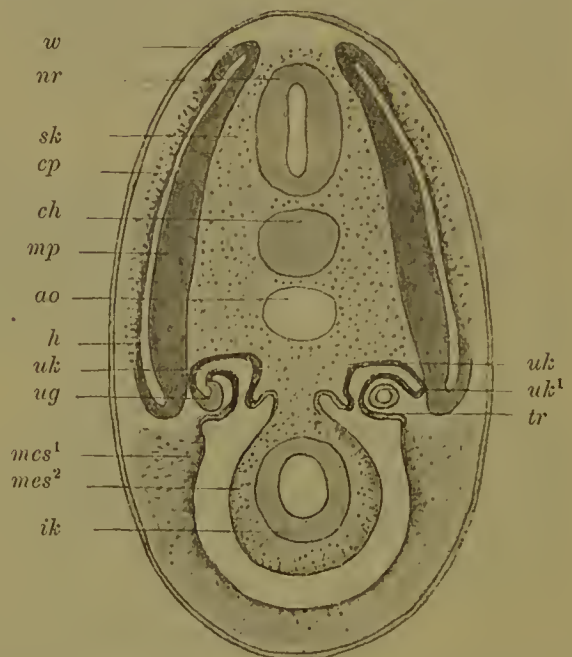


Fig. 113.

Fig. 112 u. 113. Schemata von Querschnitten durch jüngere und ältere Selachierembryonen zur Veranschaulichung der Entwicklung der hauptsächlichsten Producte des mittleren Keimblattes. Mit einigen Abänderungen nach WIJHE.

Fig. 112. Querschnitt durch die Gegend der Vorniere von einem Embryo, bei welchem die Muskelsegmente (*mp*) im Begriff stehen, sich abzuschneiden.

Fig. 113. Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo, bei welchem sich die Muskelsegmente eben abgeschnürt haben.

*nr* Nervenrohr, *ch* Chorda, *ao* Aorta, *sch* subchordaler Strang, *mp* Muskelplatte des Ursegments, *w* Wachstumszone, an welcher die Muskelplatte in die Cutisplatte (*cp*) umbiegt, *cp* Cutisplatte, *vb* Verbindungsstück des Ursegments mit der Leibeshöhle, aus welchem sich u. A. die Urnierencanälchen (113 *uk*) entwickeln, *sk* skeletogenes Gewebe, das durch Wucherung aus der medianen Wand des Verbindungsstückes *vb* entsteht, *vn* Vorniere, *mk¹* parietales, *mk²* viscerales Mittelblatt, aus deren Wandungen sich Mesenchym entwickelt, *lh* Leibeshöhle, *ik* Darmdrüsenblatt, *h* Höhle des Ursegments, *uk* Urnierencanälchen, aus dem Verbindungsstück *vb* des Schema 112 entstanden, *uk¹* Stelle, wo sich das Urnierencanälchen vom Ursegment abgelöst hat, *ug* Urnierengang, mit dem sich links das Urnierencanälchen verbunden hat, *tr* Verbindung des Urnierencanälchens mit der Leibeshöhle (Nierentrichter), *mes¹*, *mes²* Mesenchym, das aus dem parietalen und visceralen Mittelblatt entstanden ist.

Das zu beiden Seiten von der Chorda aus dem mittleren Keimblatt hervorwuchernde Mesenchym gibt die Grundlage für das

gesammte Achsenskelet ab; es liefert das skeletbildende (skeletogene) Gewebe, indem die linker- und rechterseits entstandenen Massen sich entgegenwachsen und verschmelzen. Wie die Fig. 113 zeigt, schiebt sich das Mesenchym (*sk*) dorsal und ventral um die Chorda (*ch*) herum und umhüllt sie allseits mit einer immer dicker werdenden, bindegewebigen Scheide. In derselben Weise schliesst es ringsum das Nervenrohr (*nr*) ein und bildet die Membrana reuniens superior der älteren Embryologen, die Grundlage, aus der sich späterhin die bindegewebigen Hüllen des Nervenrohrs und die Wirbelbogen mit ihrem Bandapparat differenzieren.

Aehnliche Verhältnisse wie bei den Selachiern lassen sich auch bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren beobachten. Die Ursegmente, welche ursprünglich solid sind, bekommen bald eine kleine Höhle (Fig. 116), um welche herum die Zellen zu einem geschlossenen Epithel angeordnet sind. Dann beginnt ein nach unten und medial gelegener Theil der Ursegmentwandung ausserordentlich lebhaft zu wuchern und embryonale Binde-Substanz zu liefern, die sich in der oben beschriebenen Weise um Chorda und Nervenrohr ausbreitet. Aus dem nicht mit in Wucherung gerathenen, dorsal und lateral gelegenen Theil des Ursegmentes (Fig. 116 *ms*), das späterhin seine Höhlung wieder einbüsst, geht vorzugsweise die Anlage der Rumpfmusculatur hervor. Dieser Theil wird daher jetzt als Muskelplatte (*ms*) unterschieden.

Eine Entstehung von Mesenchym findet ausser an den Ursegmenten noch an drei anderen Stellen des mittleren Keimblattes statt, am Darmfaserblatt, am Hautfaserblatt und endlich noch an derjenigen Wand der Ursegmente, welche der Epidermis zugekehrt ist und den Namen der Cutisplatte von RABL empfangen hat. Die Verhältnisse sind auch hier wieder am besten bei den Selachiern zu verfolgen.

Vom Darmfaserblatt, das auf frühen Stadien theils aus cubischen, theils aus cylindrischen Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 112 *mk*<sup>2</sup>), wandern einzelne Zellen aus und verbreiten sich auf der Oberfläche des Darmdrüsenblattes; sie finden sich an Stellen, wo weit und breit kein Gefäss zu bemerken ist. Sie liefern das immer reichlicher werdende Darmmesenchym, welches sich später theils in Bindegewebe, theils in die glatten Muskelzellen der Tunica muscularis umwandelt (Fig. 113 *mes*<sup>2</sup>).

Aehnliches wiederholt sich am Hautfaserblatt. Auswandernde Zellen erzeugen zwischen Epithel der Leibeshöhle und der Epidermis eine Zwischenschicht von Mesenchymzellen (Fig. 112 *mk*<sup>1</sup>, Fig. 113 *mes*<sup>1</sup>).

Ein wichtiger Ort für die Erzeugung von Bindegewebe ist endlich noch die Cutisplatte, d. h. die an die Epidermis angrenzende Epithelschicht des ursprünglichen Ursegmentes (Fig. 112 *cp*). Der Process erfolgt hier später, als an den anderen namhaft gemachten Orten, und beginnt mit einer lebhaften Zellenwucherung, die allmählich zu einer vollständigen Auflösung der Epithellamelle führt. „Die Auflösung geht“, wie RABL bemerkt, „in der Weise vor sich, dass die Zellen, die bisher einen epithelialen Charakter zeigten, sich von einander trennen und dadurch ihren epithelialen Charakter verlieren.“ Von diesem Theil des Mesenchyms ist wahrscheinlich die Lederhaut abzuleiten.



### c) Die Entstehung der Gefässendothelien und des Blutes.

Die Frage nach dem Ursprung der in der Ueberschrift aufgeführten Gewebe ist eine der unklarsten auf dem Gebiete der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Gerade die Forscher, welche in jüngster Zeit



Fig. 114. Ein Stück des Gefässhofes eines Hühnerembryo, bei welchem 12 Urwirbel entwickelt sind. Nach DISSE.

Man sieht das Netz der dunkler schattirten Blutbahnen, in denen die Blutinseln, die Bildungsherde der Blutkörperchen, liegen. Die hellen Lücken im Gefässnetz, dessen Wand von platten Endothelzellen gebildet wird, sind die Substanzinseln.

Die ersten Anlagen sind einzelne Zellenhaufen, deren Herkunft noch strittig ist; sie ordnen sich bald zu cylindrischen oder unregelmässig begrenzten Strängen an, die sich unter einander zu einem engmaschigen Netzwerk verbinden (Fig. 114). In den Lücken des Netzes

mit den zuverlässigsten Methoden den Gegenstand anzuklären versucht haben, stehen nicht an, die Unsicherheit in der Deutung der sich ihnen darbietenden Befunde hervorzuheben. Selbst das niederste Wirbelthier, das sich durch die grössere Einfachheit seines Baues und durch leichtere Verständlichkeit aller Entwicklungsprocesse auszeichnet, der *Amphioxus lanc.*, hat uns bei dieser Frage im Stiche gelassen. Auf die einander widersprechenden, strittigen Beobachtungen einzugehen, liegt ausserhalb der Aufgabe „der Elemente der Entwicklungslehre“. Wir beschränken uns daher auf folgende Angaben:

Eine grosse Rolle in der Frage nach dem Ursprung des Blutes spielt der dunkle Fruchthof der meroblastischen Eier. In ihm treten schon am Ende des 1. Tages der Bebrütung die Anlagen von Blutgefässen unmittelbar auf dem Darmdrüsenblatt auf und vereinigen sich alsbald in einem den hellen Fruchthof zunächst umgebenden Bezirk zu einem besonderen Gefässhof, der *Area vasculosa*.



finden sich andere Gruppen von Zellen, welche später zu embryonalem Bindegewebe werden und die Substanzinseln (Fig. 114) der Autoren darstellen.

Am Anfang des 2. Tages der Bebrütung werden die soliden Gefässanlagen um so deutlicher, je mehr sie sich nach aussen durch eine besondere Wandung abgrenzen, und je mehr sie in ihrem Innern einen Hohlraum erhalten. Die Gefässwand entwickelt sich aus den oberflächlichsten Zellen der Stränge und ist in den ersten Tagen der Bebrütung aus einer einzigen Schicht ganz abgeplatteter, polygonaler Elemente zusammengesetzt, daher man die ersten Gefässe des Embryo auch vielfach als Endothelröhren bezeichnet hat (Fig. 114 u. 115 *gw*).

Der Hohlraum der Gefässe bildet sich wahrscheinlich in der Weise, dass aus der Umgebung Flüssigkeit in die ursprünglich soliden Stränge eindringt und das Blutplasma liefert, und dass dadurch die Zellen auseinander- und zur Seite gedrängt werden. Letztere stellen dann hie und da Verdickungen der Wand dar; es ragen Hügel locker verbundener, kugeligter Zellen in die Flüssigkeitsräume hinein (Fig. 114 Blutinseln).

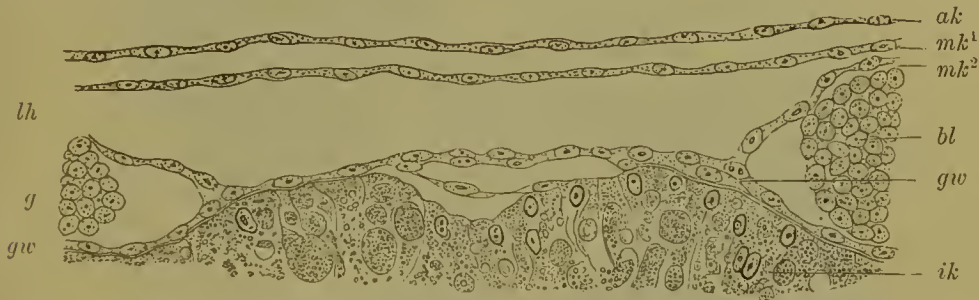


Fig. 115. Querschnitt durch ein Stück des Gefässhofes. Nach DISSE.

*ak* äusseres, *ik* inneres Keimblatt, *mk*<sup>1</sup> parietale, *mk*<sup>2</sup> viscereale Lamelle des mittleren Keimblattes, *lh* ausserembryonale Leibeshöhle, *gw* Gefässwand, aus Endothelzellen gebildet, *bl* Blutzellen, *g* Gefässe.

Die eben wegsam werdenden Gefässe sind in Folge dessen sehr unregelmässig beschaffen, indem enge und weitere, oft mit Aussackungen versehene Stellen abwechseln (Fig. 114), und indem bald die Gefässe ganz ausgehöhlte und mit Flüssigkeit gefüllte Endothelröhren darstellen, bald durch die verschieden gestalteten, von der Wand vorspringenden Zellenaggregate noch mehr oder minder unwegsam sind.

Die Zellenaggregate selbst sind nichts Anderes als die Bildungs-herde der geformten Bestandtheile des Blutes. Es werden die kugligen, kleinen, kernhaltigen Zellen, welche noch dunkle Dotterkörnchen einschliessen, zuerst durch Auflösung der letzteren homogener, dann nehmen sie, indem sich in ihnen Blutfarbstoff bildet, eine schwach gelbliche Farbe an, die allmählich intensiver wird.

Wenn man zu dieser Zeit eine vom Dotter abgelöste Keimhaut betrachtet, so zeigt sich die Zone, in welcher die Blutbildung stattfindet, mit mehr oder minder intensiv blutroth gefärbten Flecken bedeckt, welche theils rundlich, theils länglich, theils verästelt sind und als Blutpunkte oder Blutinseln der Keimhaut bekannt sind (Fig. 114). Von diesen Bildungs-herden lösen sich nun die oberflächlichen Zellen ab und gerathen als isolirte, rothe Blutkörperchen in die Blutflüssigkeit hinein. Hier vermehren sie sich, ebenso wie in

den Blutinseln, durch Theilung, wobei ihr Kern sich in die bekannten Spindelfiguren umwandelt. Theilungen von Blutzellen sind beim Hühnchen bis zum 6. Tage der Bebrütung in grosser Anzahl zu beobachten, während sie späterhin seltener werden und dann ganz verschwinden. Auch bei den Säugethieren und beim Menschen (FOL) besitzen die ersten embryonalen Blutkörperchen, welche, wie bei den anderen Wirbelthieren, zu dieser Zeit mit einem echten Zellkern versehen sind, das Vermögen der Theilung.

In demselben Maasse, als sich noch weiter Blutkörperchen von ihnen ablösen, werden die Blutpunkte immer kleiner und schwinden endlich ganz; die Gefässe aber enthalten dann ohne Ausnahme anstatt einer hellen Flüssigkeit rothes, an geformten Bestandtheilen reiches Blut (Fig. 115 *bl*).

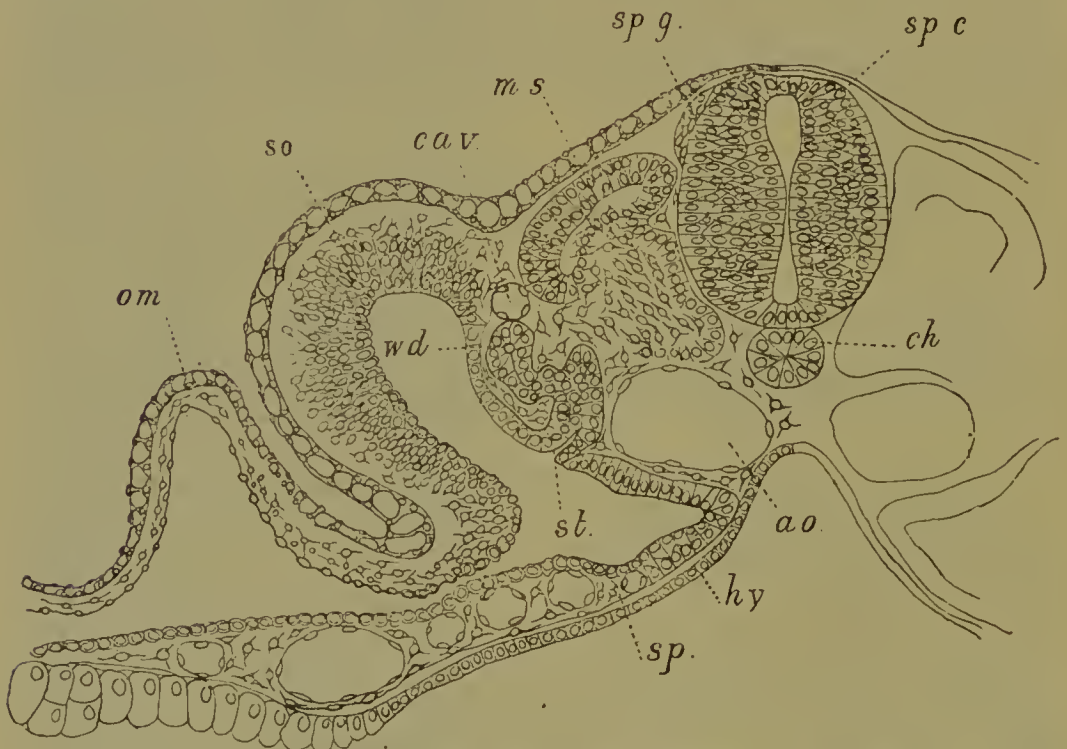


Fig. 116. Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit ungefähr 24 Ursegmenten. Nach BALFOUR.

Man sieht die 4 ursprünglichen Keimblätter und die aus ihnen entstandenen Organe durch geringe Mengen embryonaler, sternförmige Zellen enthaltender Binde-substanz, in welcher zugleich die Gefässanlagen eingeschlossen sind, von einander getrennt.

*om* Amnion, *so* Hautfaserblatt, *sp* Darmfaserblatt, *wd* WOLFF'scher Gang, *st* Urnieren-canälchen, *cav* Cardinalvene, *m.s* Muskelplatte, *sp.g* Spinalganglion, *sp.c* Rückenmark, *ch* Chorda, *ao* Aorta, *hy* inneres Keimblatt.

Weiterhin gehen in den sogenannten Substanzinseln (Fig. 114) Veränderungen vor sich, welche zur Entstehung embryonaler Binde-substanz führen. Die zuerst kugeligen Zellen rücken unter Ausscheidung einer homogenen Zwischensubstanz weiter aneinander, sie werden sternförmig (Fig. 116 *sp*) und strecken Fortsätze aus, mit welchen sie sich zu einem in der Gallerte überall verbreiteten Netzwerk verbinden; andere legen sich den Endothelröhren der Gefässe an.



## Entwicklung der Ursegmente, Entstehung von Binde-Substanz u. Blut. 113

Nach vollendeter Gefäß- und Blutbildung ist der Bezirk des dunkeln Fruchthofes, in welchem die eben geschilderten Prozesse stattgefunden haben, bei allen meroblastischen Eiern, sowie bei den Eiern der Säugethiere nach aussen scharf abgegrenzt (Fig. 117). Es hört nämlich das dichte Netz der Blutgefäße nach aussen mit einem breiten, einen Kreis beschreibenden Randsinus (Vena oder Sinus terminalis, *S.T*) plötzlich auf.

Nach aussen von dem Sinus terminalis bildet sich auf dem Dotter kein Blut mehr und kein Blutgefäß. Wohl aber breiten sich hier die

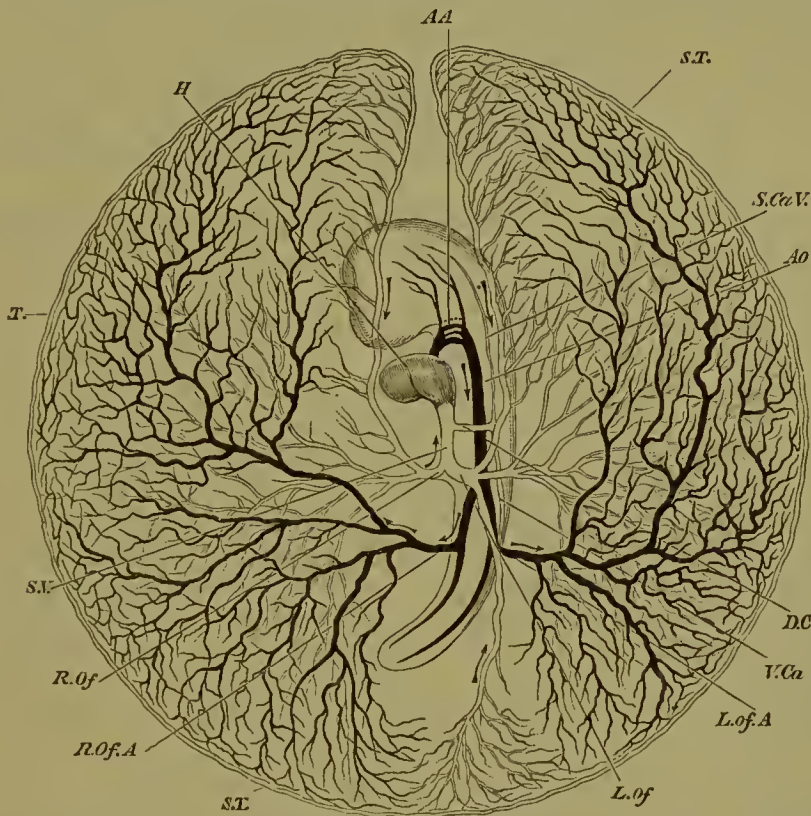


Fig. 117. Schema des Gefäßsystems des Dottersacks am Ende des 3. Brüttagcs. Nach BALFOUR.

Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt. Der Theil des dunkeln Fruchthofes, in welchem sich das dichte Gefäßnetz gebildet hat, ist nach aussen durch den Sinus terminalis scharf abgegrenzt und stellt den Gefäßhof her; nach aussen von ihm liegt der Dotterhof. Die Umgebung des Embryo ist frei von einem Gefäßnetz und wird nach wie vor als heller Fruchthof unterschieden.

*H* Herz, *AA* Aortenbogen, *Ao* Rückenaorta, *L.of.a* linke, *R.Of.A* rechte Dottervene, *ST* Sinus terminalis, *L.Of* linke, *ROf* rechte Dottervene, *S.V* Sinus venosus, *D.C* Ductus Cuvieri, *S.Ca.V.* obere, *V.ca* untere Cardinalvene. Die Venen sind hell gelassen, die Arterien schwarz schattirt.

beiden primären Keimblätter lateralwärts noch weiter über den Dotter aus, bis sie ihn ganz umwachsen haben. Wir müssen daher jetzt am dunkeln Fruchthof (Fig. 122, 123) zwei ringförmige Bezirke unterscheiden, den Gefäßhof (*gh*) und den Dotterhof (*dh*), die Area vasculosa und die Area vitellina. Da ausserdem der helle Fruchthof nach wie vor zu erkennen ist, da er nur von wenigen, zum Embryo führenden Hauptgefäßstämmen durchsetzt wird, so wird der



embryonale Körper im Ganzen von drei Zonen oder Höfen des ausser-embryonalen Theiles der Keimblätter umschlossen.

Wir haben bisher die Blutbildung im dunkeln Fruchthof verfolgt. Wie entstehen nun aber die Gefässe im embryonalen Körper selbst? Auch hier ist die Unsicherheit unseres augenblicklichen Wissens hervorzuheben, sowie die Verschiedenartigkeit der darüber gemachten Angaben.

Nach Untersuchungen an Selachierembryonen, die wohl mit die geeignetsten Objecte für die Erforschung der Genese von Blut und Blutgefässen sind, entstehen die letzteren ebenso wie das Herzsäckchen im Bereich des Mesenchyms aus Reihen von Zellen, die theils lockerer, theils dichter zusammenliegen (RÜCKERT, MAYER). Die Zellenketten höhlen sich im Innern aus und wandeln sich dabei zur endothelialen Gefässwand um. Dagegen ist die Abstammung der gefässbildenden Zellen von den Keimblättern noch nicht mit voller Sicherheit zu beantworten.

Die ersten Gefässe wachsen, nachdem sie einmal angelegt sind, selbständig weiter und geben durch eine Art von Sprossung immer neuen Seitenästen den Ursprung.

Man beobachtet, dass von der Wand der bereits ausgehöhlten Gefässe solide, dünne Sprosse ausgehen, die von spindelförmigen Zellen gebildet werden und mit anderen sich durch Queräste zu einem Netzwerk verbinden. Die jüngsten und feinsten dieser Sprosse bestehen nur aus wenigen an einander gereihten Zellen oder selbst nur aus einer einzigen Zelle, die als Höcker dem Endothelrohr aufsitzt und sich in einen langen Protoplasmafaden auszieht. In die soliden Sprosse erstreckt sich hierauf von den bereits fertig gestellten Gefässen aus eine kleine Aussackung hinein, die sich allmählich verlängert und dabei zu einem Rohr ausweitet, dessen Wand von den auseinandergedrängten Zellen der Anlage hergestellt wird. Eine Bildung von Blutkörperchen findet hierbei nicht mehr statt. Alle Zellen der Sprosse werden für die Gefässwand aufgebraucht. Indem aus den so entstandenen Gefässen wieder neue Sprosse hervowachsen und so fort, breiten sich die Gefässanlagen überall in den Lücken zwischen den Keimblättern und den aus ihnen durch Abschnürung hervorgegangenen Organen aus.

Ueber die Art und Weise, wie die Sprossenbildung vor sich gehen soll, herrschen übrigens auch noch zwei verschiedene Meinungen. Bilden sich die soliden Gefässsprosse allein durch Wucherung der Wandzellen von Endothelröhren, oder nehmen an ihrer Entstehung benachbarte Bindegewebszellen Theil? Während RABL an dem Satz festhält, dass neue Gefässendothelien immer nur aus bereits bestehenden ihren Ursprung nehmen, theilen KÖLLIKER, MAYER, RÜCKERT Befunde mit, die zu beweisen scheinen, dass die endothelialen Gefässröhren sowohl von sich aus weiter wuchern, als auch unter Mitbetheiligung von Bindegewebszellen des umhüllenden Gewebes sich verlängern. Bezüglich vieler Fragen der Blutbildung (Hämatogenese, Hämatoblasten) muss auf physiologische und histologische Lehrbücher und auf die einschlägigen Schriften verwiesen werden.

## Repetitorium zu Kapitel VI.

### 1. Segmentirung der mittleren Keimblätter.

1) Bei den Wirbelthieren sondern sich die mittleren Keimblätter durch Faltungs- und Abschnürungsprocesse in mehrere Anlagen.

2) Der Sonderungsprocess im mittleren Keimblatt zeigt zwei Modificationen.

a) Beim Amphioxus gliedern sich die mittleren Keimblätter gleich bei ihrem ersten Auftreten vollständig in hinter einander gelegene Ursegmente.

Später erst zerfällt jedes Ursegment in einen dorsalen Abschnitt und einen ventralen Abschnitt.

Die dorsalen Abschnitte (eigentliche Ursegmente) liefern die quergestreifte Musculatur des Rumpfes.

Die ventralen Segmente bilden die Leibeshöhle, welche anfangs segmentirt ist, später unter Schwund der Scheidewände ein einheitlicher Hohlraum wird.

b) Bei allen übrigen Wirbelthieren sondern sich die Anlagen der mittleren Keimblätter zuerst in einen dorsalen und in einen ventralen Abschnitt, in Ursegmentplatten und Seitenplatten.‡

Die Seitenplatten bleiben unsegmentirt. Die in ihnen durch Auseinanderweichen des parietalen und des visceralen Mittelblattes sichtbar werdende Leibeshöhle ist in jeder Körperhälfte von Anfang an ein einheitlicher Raum.

Die Ursegmentplatten werden allein segmentirt und zerfallen in die hinter einander gelegenen Ursegmente.

3) Die Segmentirung der mittleren Keimblätter erstreckt sich auch auf die Kopfregion des Embryo. Man unterscheidet daher:

a) Kopfsegmente, deren Anzahl in den einzelnen Wirbelthierclassen eine strittige ist,

b) Rumpfssegmente, deren Zahl während der Entwicklung am hinteren Rumpfe eine beständige Vermehrung erfährt.

### 2. Entwicklung von Bindesubstanz und Blut.

1) Ausser den vier Keimblättern, welche epitheliale Lamellen darstellen, entwickeln sich bei den Wirbelthieren noch besondere Keime für die Stützsubstanzen und das Blut, die Mesenchymkeime, die in ihrer Gesamtheit das Zwischenblatt liefern.

2) Die Mesenchymkeime entstehen dadurch, dass Zellen aus dem epithelialen Verbands der Keimblätter ausscheiden und als Wanderzellen in den Spaltraum zwischen den vier Keimblättern (den Rest der Keimblasenhöhle) eindringen und in ihm sich ausbreiten.

3) Keimblätter und Mesenchymkeime (Zwischenblatt) zeigen in der Art ihrer Entstehung einen Gegensatz; erstere entwickeln sich durch Faltungen der Keimblasenwand, letztere durch Auswanderung isolirter Zellen aus bestimmten Bezirken der Keimblätter.

4) Mesenchymkeime entstehen aus der Wand der Ursegmente, aus der Cutisplatte, aus einzelnen Stellen der visceralen und der parietalen Lamelle des mittleren Keimblattes, wahrscheinlich auch noch an anderen Stellen, wie z. B. vom vorderen Keimrand aus.

5) Blutgefäße entwickeln sich sowohl im embryonalen Körper selbst in einer noch näher festzustellenden Weise, als auch im Bereich des dunkeln Fruchthofs der meroblastischen Eier.

6) Die Herkunft der Zellen, aus denen im dunkeln Fruchthof Gefässe und Blut entstehen, ist zur Zeit eine strittige.

7) Bei der Gefässbildung im dunkeln Fruchthof sind folgende Erscheinungen zu beachten.

- a) Die Embryonalzellen des Zwischenblattes ordnen sich
  - 1) zu einem Netzwerk von Strängen und
  - 2) zu den Substanzinseln an.
- b) Aus den Zellsträngen entwickelt sich unter Absonderung von Blutflüssigkeit die Endothelwand der primitiven Blutgefässe und ihr zelliger Inhalt, die Blutkörperchen (Blutinsele).
- c) Die Substanzinseln werden zu embryonaler Bindesubstanz.
- d) Der Ort, an welchem zuerst im dunkeln Fruchthof Blutgefässe und Bindesubstanz entstehen, grenzt sich nach aussen durch ein Ringgefäss, Sinus terminalis, scharf ab.
- e) Da nach Entwicklung des Zwischenblattes das äussere und das innere Keimblatt sich über den Dotter weiter ausbreiten, wird der embryonale Körper von drei Höfen umgeben:
  - 1) von dem hellen Fruchthof,
  - 2) von dem durch den Ringsinus begrenzten Gefässhof,
  - 3) von dem mit dem Umwachsungsrand aufgehörenden Dotterhof.

8) Die rothen Blutkörperchen aller Wirbelthiere besitzen in den frühesten Stadien der Entwicklung das Vermögen, sich durch Theilung zu vermehren. Die rothen Blutkörperchen der Säugethiere haben zu dieser Zeit einen Kern.

9) Die beifolgende Tabelle gibt einen Ueberblick über die Abstammung der einzelnen Organe und Gewebe von den Keimblättern.

### I. Aeusseres Keimblatt.

Epidermis, Haare, Nägel, Epithel der Hautdrüsen, centrales und peripheres Nervensystem, Epithel der Sinnesorgane, die Linse.

### II. Primäres inneres Keimblatt.

- 1) Darmdrüsenblatt oder secundäres inneres Keimblatt. Epithel des Darmcanals und seiner Drüsen, Epithel der Harnblase.
  - 2) Chordaanlage.
  - 3) Die mittleren Keimblätter.
    - a) Ursegmente. Quergestreifte, willkürliche Musculatur des Körpers. Theile des Mesenchyms.
    - b) Seitenplatten. Epithel der Pleuroperitonealhöhle, die Geschlechtszellen und epithelialen Bestandtheile der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführwege. Epithel der Niere und der Harnleiter. Theile des Mesenchyms.
    - c) Mesenchymkeime. Gruppe der Bindesubstanzen, Gefässe und Blut, lymphoide Organe, glatte, nicht willkürliche Musculatur.
-



## SIEBENTES KAPITEL.

**Bildung der äusseren Körperform und des Dottersacks  
der Wirbelthiere, sowie der Eihüllen der Reptilien und Vögel.**

Nachdem wir in den vorausgegangenen Kapiteln die Keimblätter der Wirbelthiere und ihre ersten wichtigen Sonderungen in Nervenrohr, Chorda, Ursegmente, sowie die Entstehung von Blut und Bindegewebe untersucht haben, wird unsere nächste Aufgabe sein, uns mit der Entwicklung der äusseren Körperformen und, was damit in unmittelbarem Zusammenhang steht, mit der Entwicklung embryonaler Anhangsgebilde bekannt zu machen.

Zwischen niederen und höheren Wirbelthieren herrscht in dieser Beziehung eine ganz ausserordentliche Verschiedenheit. Wenn der Embryo eines Amphioxus die ersten Entwicklungsprocesse durchgemacht hat, so streckt er sich in die Länge und zeigt schon im Grossen und Ganzen die wurm- oder fischartige Gestalt des erwachsenen Thieres. Je mehr wir aber in der Wirbelthierreihe emporsteigen, um so unähnlicher werden die Embryonen dem ausgebildeten Thiere, wenn sie sich auf dem entsprechenden Ausbildungsstadium des Amphioxus-Embryo befinden; sie nehmen jetzt sehr sonderbare und fremdartige Gestalten an, indem sie von eigenthümlichen Hüllen umschlossen und mit verschiedenen, später wieder schwindenden Anhängen versehen werden.

In erster Linie lässt sich diese Verschiedenheit auf die mehr oder minder grosse Ansammlung von Nahrungsdotter zurückzuführen, welchem wir schon in den vorausgegangenen Kapiteln einen so grossen Einfluss auf alle Entwicklungsprocesse haben ausüben sehen. Der Nahrungsdotter hat für den werdenden Organismus eine zweifache Bedeutung. In physiologischer Hinsicht ist er eine reiche Kraftquelle, welche es allein ermöglicht, dass sich die Entwicklung in ununterbrochener Folge abspielt, ohne dass der schon hoch organisirte Embryo von aussen Nahrung aufzunehmen braucht. In morphologischer Hinsicht dagegen spielt der Dotter die Rolle eines Ballastes, welcher in die directe und freie Entwicklung derjenigen Organe, welche mit seiner Aufnahme und Verarbeitung betraut sind, hemmend und umgestaltend eingreift. Schon gleich am Anfang der Entwicklung konnten wir sehen, wie durch seine Anwesenheit der Furchungsprocess und die Bildung der Keimblätter verlangsamt, abgeändert und in gewisser Beziehung geradezu gestört werden. Desgleichen werden wir auch wieder im Folgenden zu zeigen haben, wie die normale Gestaltung des Darmcanals und des Leibes in Folge der Anwesenheit des Dotters nur nach und nach auf Umwegen erzielt werden kann.

In zweiter Linie wird bei den Wirbelthieren die grosse Verschiedenheit, welche uns die Embryonen darbieten, durch das Medium, in welchem sich die Eier entwickeln, hervorgerufen. Eier, welche in das Wasser entleert werden, wie es bei den wasserbewohnenden Wirbelthieren meist geschieht, entwickeln sich in einer einfacheren und directeren Weise, als Eier, die, mit festen Schalen versehen, an das Land abgelegt werden, oder als Eier, die in der Gebärmutter bis zur Geburt des Embryo eingeschlossen sind.

In den beiden letzteren Fällen wird der sich bildende Organismus erst auf bedeutenden Umwegen zu seinem Ziele geführt. Denn neben den bleibenden Organen entwickeln sich gleichzeitig auch solche, welche für das nachembryonale Leben keine Bedeutung haben, welche aber während des Eilebens theils dem zarten und weichen, leicht zu beschädigenden Körper als Hüllen zum Schutz, theils zur Athmung und theils zur Nahrungsaufnahme dienen. Diese werden am Ende des embryonalen Lebens entweder rückgebildet oder bei der Geburt als nutzlose und bedeutungslose Gebilde abgeworfen. Da sie sich aber aus den Keimblättern entwickeln, müssen sie auch füglich als zu dem werdenden Organismus unmittelbar hinzugehörig und als seine Embryonalorgane aufgefasst und in dieser Weise auch bei der Formbeschreibung behandelt werden.

Das umfangreiche Material, welches hier wieder zu bewältigen ist, will ich in zwei Theile gruppirt vorführen.

Im ersten Theil wollen wir untersuchen, wie der Embryo das Hinderniss, welches ihm durch die Anwesenheit des Dotters gesetzt ist, überwindet und eine dem definitiven Zustand entsprechende Form gewinnt.

Im zweiten und zugleich umfangreicheren Theil haben wir uns dann noch mit den embryonalen Hüllbildungen und Anhangsorganen, die verschiedenen Zwecken dienen, eingehender zu beschäftigen.

Die Ansammlung von Dottermaterial greift in den Gang der Entwicklung am wenigsten störend bei den Amphibien ein. Sie stehen daher zwischen dem Amphioxus mit directer Entwicklung und den übrigen Wirbelthieren gleichsam in der Mitte und vermitteln zwischen ihnen einen Uebergang. Der Dotter nimmt bei den Amphibien an dem Furchungsprocess mit Theil; nach seinem Abschluss findet er sich der Hauptmasse nach in den grossen Dotterzellen angehäuft, welche den Boden der Keimblase bilden (Fig. 31); bei der Gastrulation wird er in die Urdarmhöhle mit aufgenommen, welche er fast ganz ausfüllt (Fig. 55 u. 56); nach Abschnürung der Leibessäcke liegen die grossen Dotterzellen in ähnlicher Weise in der ventralen Wand des eigentlichen Darmes (Fig. 118 *ylk*). Hier werden sie theils aufgelöst und zum Wachsthum der übrigen Körpertheile verwandt, theils nehmen sie direct an der Bildung des Epithels der ventralen Darmwand Theil.

In Folge der Anwesenheit des grossen Haufens der Dotterzellen gewinnt der Amphibien-Embryo zu einer Zeit, wo die Amphioxuslarve schon langgestreckt und fischartig geworden ist, eine unförmliche Beschaffenheit. Der auf dem Gastrulastadium kugelige Körper wird später durch Streckung eiförmig. Darauf beginnen sich an den beiden Enden seiner Längsachse Kopf- und Schwanzende als kleine Höcker abzusetzen (Fig. 118 u. 69). Der zwischen ihnen gelegene mittlere



oder Rumpftheil wird an seiner dorsalen Partie, in welcher Nervenrohr, Chorda und Ursegmente entwickelt sind, etwas eingekrümmt, so dass Kopf- und Schwanzhöcker durch eine concave Linie verbunden werden. Die ventrale Hälfte des Rumpfes ist dagegen in hohem Maasse aufgetrieben und bruchsackartig nach unten und seitlich hervorgewölbt, da sie mit Dotterzellen angefüllt ist. Man nennt die Auftreibung daher auch den Dottersack.

Im weiteren Fortgang der Entwicklung nimmt der Embryo immer mehr eine fischähnliche Gestalt an. Das vordere und namentlich das hintere Ende des Körpers wächst stärker in die Länge. Die Mitte des Rumpfes wird dünner; denn der Dottersack wird mit dem Verbrauch des Dottermaterials kleiner und schwindet schliesslich ganz, wobei seine Wandungen in die ventrale Darm- und Bauchwand aufgenommen werden.

Die Störungen im normalen Verlauf der Entwicklung werden in demselben Maasse grösser, als der Dotter an Menge zunimmt, was bei den meroblastischen Eiern der Fische, Reptilien und Vögel der Fall ist. Der Dotter zerfällt nicht mehr in einen Haufen von Dotterzellen, wie bei den Amphibien, er ist am Furchungsprocess nur in einem geringen Maasse betheiligt, insofern Kerne in die dem Keim anliegende Dotterschicht hineingerathen und, von Protoplasma umgeben, sich durch Theilung weiter vermehren. Die Gastrulaform ist bis zur Unkenntlichkeit abgeändert; nur ein kleiner Theil ihrer Rückenfläche besteht aus Zellen, die zu den zwei primären Keimblättern angeordnet sind (Fig. 72. 74); die Bauchseite dagegen, an welcher sich bei den Amphibien die Dotterzellen vorfinden, ist ungefurchte Dottermasse.

So erhalten wir den eigenthümlichen Befund, dass sich bei den genannten Wirbelthieren der Embryo, wenn wir den Dotter als nicht zum Körper gehörig betrachten wollen, aus flach ausgebreiteten Blättern anstatt aus einer Becherform zu entwickeln scheint (Fig. 72 u. 119). Ferner sehen wir noch mehr, als es schon bei den Amphibien der Fall ist, einen scharfen Gegensatz zwischen Rücken- und Bauchfläche des Eies während der Entwicklung durchgeführt. An ersterer bilden sich zunächst allein alle

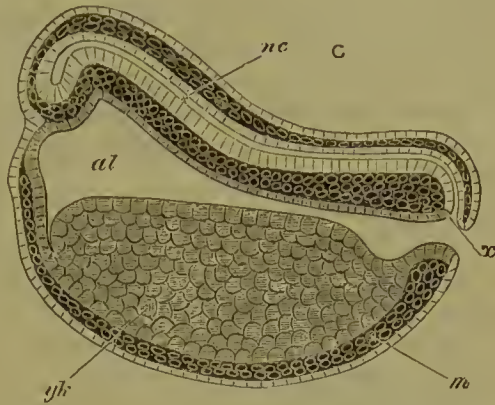


Fig. 118. Schematischer Längsschnitt durch einen Embryo des Frosches. Nach GÖTTE, aus BALFOUR.

*nc* Nervenrohr, *x* Communication desselben mit Urmund und Darmcanal *al*, *yl* Dotterzellen, *m* mittleres Keimblatt. Der Einfachheit wegen ist das äussere Keimblatt nur als einreihige Zellschicht dargestellt.

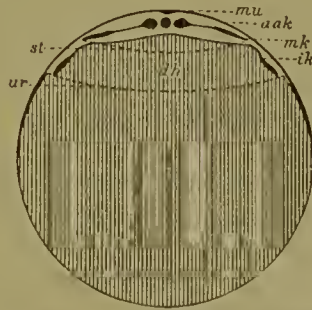


Fig. 119. Schematischer Durchschnitt durch ein Hühnerei am Anfang des 2. Brüttag.

Die 3 Keimblätter, das äussere *aak*, das mittlere *mk*, das innere *ik*, sind glatt über dem Nahrungsdotter ausgebreitet. Das mittlere Blatt endet an der punktirten Linie *st* mit dem Sinus terminalis, welcher den Gefässhof abgrenzt. *ur* Umwachsungsrand.



wichtigen Organanlagen, das Nervensystem, die Chorda, die Ursegmente (Fig. 110), während an der Bauchseite nur wenige und geringfügige Veränderungen zu bemerken sind. Die Veränderungen bestehen hauptsächlich darin, dass die Keimblätter sich ventralwärts ausbreiten, über die Dottermasse herüberwachsen (Fig. 122—125) und um sie einen geschlossenen, aus mehreren Schichten bestehenden Sack herstellen. Die Umwachsung des ungetheilten Dotters durch die Keimblätter vollzieht sich im Ganzen sehr langsam: sie beansprucht um so mehr Zeit, je massenhafter das angesammelte Dottermaterial ist; so wird sie z. B. bei den Vögeln erst auf einer sehr späten Entwicklungsstufe beendet, wo der Embryo schon eine hohe Ausbildung erreicht (Fig. 125).

Man hat bei den meroblastischen Eiern den Theil der Keimblätter, an welchem die ersten Organanlagen (Nervenrohr, Chorda, Ursegmente etc.) auftreten, als embryonalen Bezirk von dem übrigen oder dem ausserembryonalen Bezirk unterschieden. Die Unterscheidung ist eine zweckmässige und nothwendige; die Namen „embryonal und ausserembryonal“ aber hätten passendere sein können, da ja selbstverständlicher Weise Alles, was aus der Eizelle hervorgeht, also auch das, was der ausserembryonale Bezirk liefert, zum Embryo hinzugerechnet werden muss.

Somit entsteht jetzt für uns eine doppelte Aufgabe, erstens zu untersuchen, wie sich im Embryonalbezirk aus den flach ausgebreiteten Keimblättern der Wirbelthierkörper mit Kopf und Schwanzende entwickelt, und zweitens die Veränderungen zu beschreiben, welche der ausserembryonale Bezirk eingeht.

### 1. Die Bildung des Rumpfes durch Einfaltung der Keimblätter zu Röhren.

Um uns die Beschreibung zu erleichtern, wollen wir das äussere Keimblatt und das ihm anliegende Hautfaserblatt mit einem Namen als Rumpfplatte, und ebenso das Darmdrüsenblatt und das Darmfaserblatt zusammen als Darmplatte bezeichnen. Aus der Rumpfplatte bildet sich durch Einfaltung das Rumpfrohr oder die Rumpfwand des Körpers, aus der Darmplatte entsteht in gleicher Weise das Darmrohr. Beim Hühnchen lässt sich der Process der Einfaltung in den ersten Tagen der Bebrütung in allen Einzelheiten leicht verfolgen.

Am frühesten beginnt sich — beim Hühnchen am Anfang des 2. Brüttagcs — der Kopf anzulegen, indem in geringer Entfernung vom vorderen Ende der Nervenrinne die Rumpfplatte eine quer verlaufende, kleine Falte schlägt, deren Firste nach abwärts gekehrt ist (Fig. 120 *F. So*). An der Oberfläche der Keimhaut ruft die Kopffalte, wie sie in den Lehrbüchern bezeichnet wird, eine die Embryonalanlage von vorn her abgrenzende halbmondförmige Furche — die Grenzrinne von Hrs — hervor. Der abgegrenzte Bezirk heisst der Kopfhöcker. In derselben Weise faltet sich die Rumpfplatte (Fig. 116 *so*) bald auch links und rechts von der Anlage des Rückenmarks in geringer Entfernung von der Medianebene zu den Seitenfalten ein, die an der Oberfläche sich ebenfalls wieder in den seitlichen Grenzrinnen markiren. Am spätesten endlich beginnt das hintere Ende des Embryo sich als Schwanzhöcker (Fig. 126) abzusetzen, dadurch, dass die

Seitenfalten am hinteren Ende des Primitivstreifens umbiegen und sich in der halbmondförmigen, mit der Concavität nach vorn gerichteten Schwanzfalte vereinigen, welcher an der Oberfläche die hintere Grenzrinne entspricht.

In Folge der Einfaltung der Rumpfplatte ist ein kleiner Theil der Keimblätter, der allein für die Bildung des bleibenden Körpers beansprucht wird, durch einen rings geschlossenen Grenzgraben vom ausserembryonalen, viel umfangreicheren Bezirk getrennt, der zur Bildung von Dottersack und Eihäuten dient.

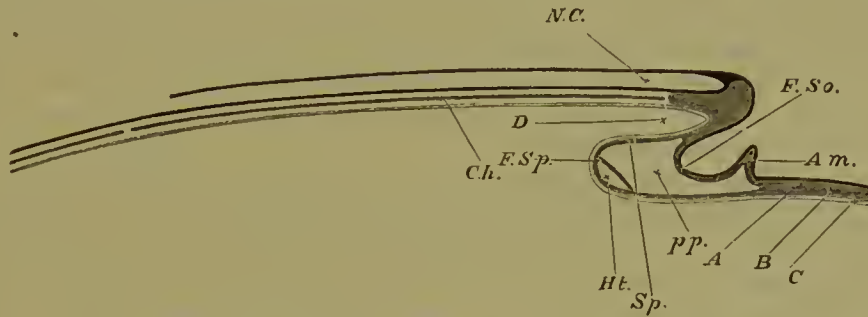


Fig. 120. Schematischer Längsschnitt durch die Achse eines Vogel-Embryo. Nach BALFOUR.

Der Schnitt stellt den Zustand dar, wo die Kopffalte bereits angelegt ist, die Schwanzfalte aber noch fehlt.

*F. So.* Kopffalte der Rumpfplatte, *F. Sp.* Kopffalte der Darmplatte, bei *Sp.* die untere Wand des Vorderarms bildend; *D.* Kopfdarmhöhle, *pp* Leibeshöhle, *Am.* Anlage der vorderen Amnionfalte, *N.C.* Nervenrohr, *C. h.* Chorda, *A.* äusseres, *B.* mittleres, *C.* inneres Keimblatt, überall durch verschiedene Schattirung ausgezeichnet, *Ht.* Herz.

Zur Vermeidung von Missverständnissen sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass wie vordere, seitliche und hintere Grenzrinne zusammen einen einzigen Ringgraben bilden, so auch Kopf-, Schwanz- und Seitenfalten, wenn sie sich deutlicher ausprägen, alle in einander übergehen und so nur Theile einer einzigen Falte sind, welche die Embryonalanlage ringsum einschliesst. Indem die Falten sich vergrössern, legen sie ihre zuerst nach abwärts gerichteten Firsten derart um, dass sie sich alle der Mitte des Embryonalbezirks zuwenden, wachsen hier von vorn und hinten, von links und rechts einander entgegen und nähern sich schliesslich in einem kleinen Bezirk, welcher etwa der Mitte der embryonalen Bauchfläche entspricht und an dem Medianschnitt durch diese Gegend (Fig. 123) durch eine ringförmige Linie (*hn*) bezeichnet ist. Es kommt so ein kleiner, wurmartiger Körper zu Stande, welcher dem ausserembryonalen Bezirk der Keimhaut von oben aufliegt und mit ihm durch einen hohlen Stiel (*hn*) verbunden ist. Der Stiel bezeichnet die Stelle, an welcher die von allen Seiten auf einander zu wachsenden Faltenränder zusammengetroffen sind, aber eine vollständige Abschnürung des embryonalen Bezirks vom ausserembryonalen unterblieben ist.

Wer sich den Vorgang, der für das Verständniss der thierischen Formbildung überaus wichtig ist, noch klarer und verständlicher machen will, thue dies mit Hülfe eines leicht herzustellenden Modells. Er breite über den Rücken seiner auf einem Tisch ausgestreckten linken Hand ein Tuch, welches die Keimhaut darstellen soll, flach aus, dann falte er mit der rechten Hand das Tuch ein, indem er es um

die Spitzen der linken Finger ein wenig nach unten herumschlägt. Die künstlich gebildete Falte entspricht der oben beschriebenen Kopffalte. Die Fingerspitzen, welche durch den Umschlag des Tuches eine untere Bedeckung empfangen haben und nach aussen über das sonst glatt ausgebreitete Tuch hervorstehen, sind dem Kopfhöcker zu vergleichen. Ferner können wir uns das Rückwärtswachsen der Kopffalte dadurch veranschaulichen, dass wir das Tuch noch weiter über die untere Fläche der Finger nach der Handwurzel zu einstülpen. In derselben Weise schlage man das Tuch auch noch um die Seitenränder der Hand herum und schiebe die so künstlich hervorgerufene halbringförmige Falte, die an der Handwurzel eine Unterbrechung zeigt, bis zur Mitte des Handtellers vor. Dann stellt das Tuch rings um die Hand eine röhrenförmige Scheide dar, die an einer Stelle durch einen Verbindungsstrang mit dem glatt ausgebreiteten Reste des Tuches zusammenhängt.

Ein ähnlicher Vorgang, wie der äusserlich sichtbare, eben beschriebene Faltungsprocess, durch welchen die Seiten- und die Bauchwand des Körpers aus der blattförmigen Anlage gebildet wird, spielt sich gleichzeitig im Innern des Embryo an der Darmplatte ab. An ihr entwickeln sich, wie an der Rumpfplatte, eine vordere, eine hintere und zwei seitliche Darmfalten. Zuerst faltet sich zur Zeit, wo der Kopf sich sondert (Fig. 120), auch die diesem Abschnitt entsprechende Darmplatte (*F.Sp*) zu einer Röhre, der sogenannten Kopfdarmhöhle (*D*), zusammen. Derselbe Vorgang wiederholt sich am 3. Tage der Bebrütung am hinteren Ende der Embryonalanlage, an welchem der Schwanztheil (Fig. 126) sichtbar wird und durch Einfaltung der Darmplatte die Beckendarmhöhle angelegt wird. Beide Darmtheile sind ursprünglich nach aussen oder nach der Körperoberfläche zu blind geschlossen. Am Kopf fehlt noch eine Mundöffnung, am hinteren Leibesende ein After. Wenn man dagegen den Fruchthof mit dem in Ausbildung begriffenen Embryo vom Dotter abhebt und von der unteren Seite her betrachtet, so zeigen der vordere und der hintere Abschnitt des Darmcanals eine Oeffnung (Fig. 123), durch welche man von der Dotterseite her in die nach aussen abgeschlossenen Höhlen hineinsehen kann. Die eine Oeffnung wird als die vordere, die andere als die hintere Darmpforte oder der hintere Darmeingang bezeichnet.

Zwischen beiden Pforten bleibt noch längere Zeit der mittlere Abschnitt des Darmcanals als blattförmige Anlage bestehen. Indem sich diese dann etwas nach abwärts einbiegt (Fig. 116 und 122), entsteht unter der Chorda dorsalis eine Darmrinne (*dr*), die zwischen Kopf- und Beckendarmhöhle liegt. Durch stärkeres Hervortreten der seitlichen Darmfalten (*df*) wird die Rinne immer tiefer und wird endlich dadurch, dass die Faltenränder sich von vorn, von hinten und von beiden Seiten nähern, in derselben Weise wie die Rumpfwand zum Rohr geschlossen. Nur an einer kleinen Stelle, welche in Fig. 123 bis 125 durch die ringförmige Linie *dn* bezeichnet ist, wird der Faltungs- und Abschnürungsprocess nicht zu Ende geführt; es bleibt hier das Darmrohr wieder mit dem ausserembryonalen Theil der Darmplatte, welcher den Dotter einschliesst, durch einen hohlen Stiel in Verbindung.



## 2. Die Verwendung des ausserembryonalen Bezirks der Keimblätter zum Dottersack der Fische und zu den Eihäuten der Reptilien und Vögel.

### a) Der Dottersack der Fische.

Der ausserembryonale Bezirk der Eihäute liefert bei den Fischen nur einen Sack, der zur Aufnahme des Dotters dient. So zeigt uns Fig. 121 den Embryo eines Selachiers, der durch Einfaltung der Keimblätter aus dem in Fig. 72 dargestellten scheibenförmigen Stadium in der für das Hühnchen beschriebenen Weise entstanden ist, während der grössere Theil des Eies zu einem grossen Dottersack geworden ist, der mit der Mitte des Bauches durch einen längeren Stiel verbunden ist.

Von hier bieten uns die Teleostier Uebergänge zu einem Zustand, in welchem der Dottersack wie bei den Amphibien sich vom Mitteldarm nicht durch einen Stiel absetzt, sondern nur eine weite Ausbuchtung desselben und der Bauchwand darstellt.

Sehen wir uns den Bau des Dottersacks jetzt noch genauer an. Wie schon oben bemerkt, breiten sich alle 4 Keimblätter nach einander um die ungetheilte Dottermasse der meroblastischen Eier aus. Wie nun im embryonalen Körper die beiden mittleren Keimblätter auseinanderweichen und die Leibeshöhle zwischen sich hervortreten lassen, so geschieht es später auch im ausserembryonalen Bezirk. Im Bereich des mittleren Keimblattes bildet sich ringsum ein enger Spalt-raum aus, für welchen der Name „ausserembryonale Leibeshöhle“ oder Keimblasencölon (Höhle des Blastoderms KÖLLIKER) am besten passen würde; er trennt die Umhüllung des Dotters in 2 Platten, von welchen die innere die unmittelbare Fortsetzung des Darmrohrs, die äussere dagegen die Fortsetzung der Rumpfwand ist. Genau genommen, haben wir daher um den Dotter eine doppelte Sackbildung vor uns, die wir als Darmdottersack und Hautdottersack unterscheiden können. Jener ist nichts anderes als eine bruchsackartige Ausstülpung des Darmrohrs, dieser der Rumpfwand.

Es wurde schon erwähnt, dass die Abschnürung des Dottersacks vom embryonalen Körper eine sehr verschiedenartige sein und so weit gehen kann, dass der Zusammenhang zwischen beiden nur noch durch einen dünnen Stiel (Fig. 121 *st*) unterhalten wird. Eine genauere Untersuchung zeigt im letzteren Fall den Stiel wieder aus zwei engen, in einander gesteckten Röhren zusammengesetzt, von denen die äussere den Hautdottersack mit der Bauchwand und die innere den Darmdottersack mit dem Darmrohr verbindet. Die erstere nennt man den

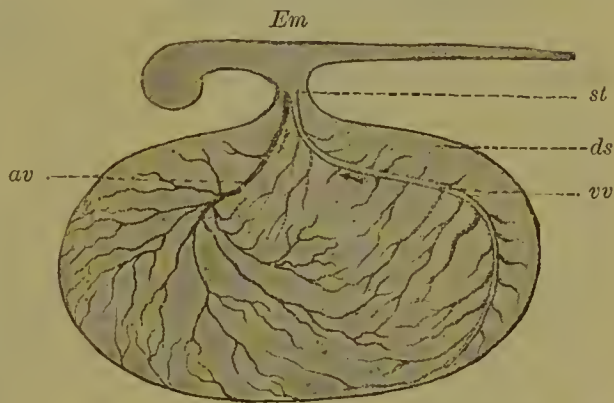


Fig. 121. Aelterer Embryo eines Haifisches (*Pristiurus*). Nach BALFOUR.  
*Em* Embryo, *ds* Dottersack, *st* Stiel des Dottersacks, *av* Arteria vitellina, *vv* Vena vitellina.

Hautstiel, die letztere den Darmstiel oder Dottergang, Ductus vitello-intestinalis. Die Ansatzstelle des Hautstiels in der Mitte der embryonalen Bauchfläche heisst der Hautnabel; die entsprechende Ansatzstelle des Darmstiels am Darm der Darmnabel.

Schliesslich hat der Dottersack bei den Fischen dasselbe Schicksal wie bei den Amphibien. Er wird selbst in dem extremen Fall wie bei den Selachiern noch zur Bildung der Darm- und Leibeswand benutzt. Er schrumpft, je mehr sein Inhalt verflüssigt und aufgesaugt wird. Der Darmdottersack wird dann, wenn er ganz klein geworden ist, in die Leibeshöhle eingezogen und dient endlich zum Verschluss des Darmnabels, ebenso wie der Hautdottersack bei seinem Schwund den Hautnabel zuschliesst.

#### b) Die Eihüllen der Reptilien und Vögel.

Zu dem Dottersack, der schon bei den Amphibien und Fischen auftritt, gesellen sich bei den Reptilien und Vögeln noch drei weitere embryonale Anhangsgebilde hinzu, 1) das Schafhäutchen oder Amnion, 2) die seröse Hülle und 3) der Harnsack oder die Allantois. Unserer Darstellung sollen besonders wieder die Verhältnisse beim Hühnchen zur Grundlage dienen.

Amnion und seröse Hülle sind ihrem Ursprung nach auf den ausserembryonalen Bezirk der Keimblätter und zwar auf den Theil zurückzuführen, welcher bei den Fischen zum Hautdottersack verwandt wird. Sie entstehen abermals aus Falten, welche, um den noch kleinen Embryo herumwachsend, eine doppelte Umhüllung für ihn liefern. Schon zur Zeit, wo man am vorderen Ende der Embryonalanlage (Fig. 120) die halbkreisförmige Kopffalte wahrnimmt, durch deren Wachsthum der Kopf des Embryo sich sondert, tritt bereits in geringer Entfernung vor ihr die vordere Amnionfalte (*Am*) auf in einem Bezirk, in welchem das mittlere Keimblatt am Anfang der Entwicklung fehlt, so dass äusseres und inneres Grenzblatt hier direct zusammenstossen. Beide sind daher auch gleichmässig an der Bildung der vorderen Amnionfalte oder des Proamnion betheiligt (Fig. 120). Während nun die Kopffalte (*F. So*) mit ihrem Umschlagsrand nach dem Dotter vordringt, erhebt sich, durch die Grenzrinne von ihr getrennt, die vordere Amnionfalte (*Am*) in entgegengesetzter Richtung nach aussen über das Niveau der Keimhaut. Sie ziemlich rasch vergrössernd wächst sie, indem sie sich mit ihrer Firste nach rückwärts umlegt, capuzenartig über den Kopf herüber und bedeckt schon am Ende des 2. Brüttages seinen vordersten Theil wie ein dünner, durchsichtiger Schleier, die Kopfscheide genannt (Fig. 123 *vaf*).

Auf einem etwas späteren Stadium entwickeln sich am Schwanzende und zu beiden Seiten des Embryo die hintere und die seitlichen Amnionfalten und hier zwar an Stellen, wo überall mittleres Keimblatt angelegt und in Haut- und Darmfaserblatt getrennt ist. Sie nehmen daher auch hier allein durch Einfaltung des äusseren Keimblattes und des ihm dicht anliegenden Hautfaserblattes ihren Ursprung.

Die hintere Falte ist zur Zeit, wo der Kopf schon von dem schleierartigen Häutchen überzogen ist, noch sehr unscheinbar, sie vergrössert sich langsam und legt sich hierbei über das hintere Körperende als Schwanzscheide herüber (Fig. 126 *am* und Fig. 123 *haf*).



## Bildung der äusseren Körperform, des Dottersacks der Wirbelthiere etc. 125

Die seitlichen Amnionfalten erheben sich nach aussen von den seitlichen Grenzrinnen (Fig. 116 *om* und Fig. 122 *af*) in entgegengesetzter Richtung als die Seitenfalten, durch deren Umschlag die Seiten- und Bauchwand des Embryo ihren Ursprung nimmt. Sie entfernen sich dadurch mit ihrer Firste mehr und mehr von der Darmplatte (Fig. 116 *sp*), die auf dem Dotter ausgebreitet liegen bleibt. Hierdurch nimmt der ausserembryonale Theil der Leibeshöhle (Fig. 123 *lh<sup>2</sup>*) oder das Keimblasencöloin in der Umgebung des Embryo an Ausdehnung zu. Wenn die seitlichen Amnionfalten bis zur Rückenfläche des Embryo emporgewachsen sind (Fig. 122 *af*), beginnen sie sich mit ihren Rändern medianwärts anzuschlagen und um den Rumpf die sogenannten Seitenscheiden zu bilden.

Da die mit besonderen Namen belegten Falten des Amnion, wenn sie sich in voller Entwicklung befinden, in einander übergehen und

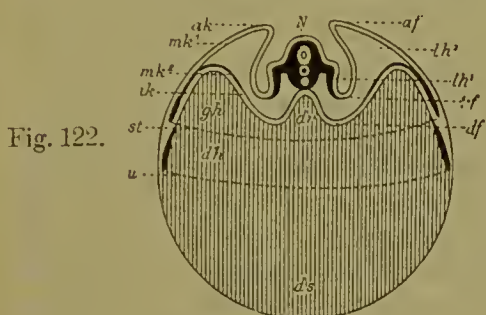


Fig. 122.

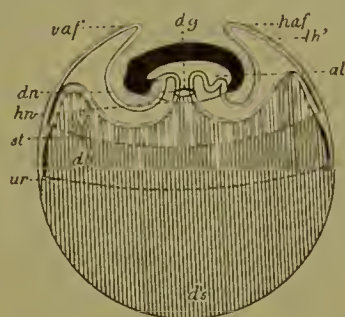


Fig. 123.

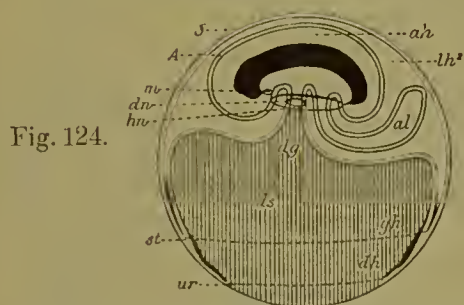


Fig. 124.

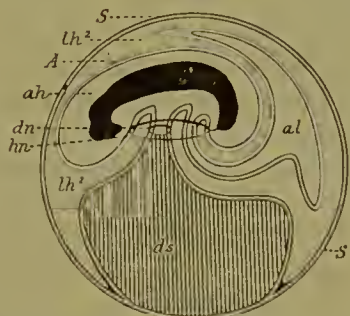


Fig. 125.

Fig. 122—125. Schematische Quer- und Längsdurchschnitte durch das Hühnerei auf verschiedenen Stadien der Bebrütung.

Der Embryo ist im Verhältniss zum Nahrungsdotter der Deutlichkeit wegen viel zu gross dargestellt.

Fig. 122 u. 123. Quer- und Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei mit weit entwickelten Amnionfalten am 3. Tage der Bebrütung

Fig. 124. Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei mit geschlossenem Amnionsack (*ah*), seröser Hülle (*S*), Allantois (*al*) und Dottersack (*ds*) am Anfang des 5. Brütages.

Fig. 125. Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei am 7. Brüttag.

In allen Figuren ist der Rücken des Embryo dunkelschwarz, der Darm hell; der Nahrungsdotter durch verticale Linien schraffirt; in allen Figuren gelten dieselben Bezeichnungen:

*ak* äusseres Keimblatt, *af* Amnionfalte, *vaf*, *haf*, *saf* vordere, hintere, seitliche Amnionfalte, *A* Amnion, *ah* Amnionhöhle, *al* Allantois, *dr* Darmrinne, *dg* Dottergang, *df* Darmfalten, *dn* Darmnabel, *dh* Dotterhof (Area vitellina) zwischen den punktirten Linien *st* und *ur*; *ds* Dottersack, *gh* Gefässhof, *hn* Hautnabel, *ik* inneres Keimblatt, *lh* Leibeshöhle, *lh<sup>1</sup>* embryonaler, *lh<sup>2</sup>* ausserembryonaler Theil derselben (Keimblasencöloin), *mk<sup>1</sup>* mittleres Keimblatt, *mk<sup>2</sup>* seine viscerale Lamelle, *N* Nervenrolle, *S* seröse Hülle, *st* Sinus terminalis, äussere Begrenzung des Gefässhofes *gh* (Area vasculosa), *ur* Umwachsungsrand, Grenze der den Nahrungsdotter umwachsenden Keimblätter.



nur Abschnitte einer einheitlichen Ringfalte sind, wird schliesslich der Embryo ringsum wie von einem hohen Wall umschlossen. Bei weiterer Vergrösserung neigen dann die Amnionscheiden von vorn und hinten, von links und rechts über dem Rücken des Embryo zusammen (Fig. 122—124 *af, vaf, haf*), treffen sich mit ihren Rändern in der Medianebene und verwachsen dort unter einander längs einer Linie, der Amnionnaht, die sich von vorn nach rückwärts schliesst. Nur an einer kleinen Stelle, nahe dem Schwanzende, unterbleibt längere Zeit der Verschluss und erhält sich eine kleine Oeffnung.

Die Verwachsung der Amnionfalten erfolgt genau in derselben Weise, wie es auf Seite 58 (Fig. 43—46) im Allgemeinen beschrieben worden ist. Jede Falte (Fig. 122 u. 123) besteht aus zwei Blättern, einem inneren und einem äusseren, die am Umschlagsrand in einander übergehen und durch einen Spalt getrennt werden, welcher ein Theil der ausserembryonalen Leibeshöhle ist. In der Amnionnaht verschmelzen die entsprechenden Faltenblätter beider Seiten; gleichzeitig geht damit Hand in Hand eine Lostrennung der inneren von den äusseren Blättern (Fig. 124). Ueber dem Rücken des Embryo sind in Folge dessen jetzt zwei Hüllen, eine innere und eine äussere, das Amnion (*A*) und die seröse Hülle (*S*), entstanden. Das Amnion ist ein Product der inneren Faltenblätter (Fig. 124 *ah*). Es bildet um den Embryo in der ersten Zeit nach seiner Entstehung einen dicht anliegenden Sack, der nur eine sehr kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Amnionhöhle einschliesst. Die seröse Hülle, die sich von den äusseren Faltenblättern herleitet, liegt dem Amnionsack als ein sehr zartes und durchsichtiges Häutchen dicht an und schliesst ihn von aussen ein (Fig. 124 u. 125 *S*).

Was das weitere Verhalten der beiden Hüllen betrifft, so bleibt der Amnionsack bis zum Ende der embryonalen Entwicklung mit einer kleinen Stelle am Bauch des Embryo, die der Hautnabel heisst, in Verbindung. In den Figuren 123—125 ist diese Stelle durch eine ringförmige Linie (*hn*) kenntlich gemacht. Hier setzen sich die primitiven Schichten der Rumpfwand in entsprechende Schichten des Amnion fort, so z. B. die Epidermis des Körpers in eine Epithellage, welche die Amnionhöhle auskleidet. Der Hautnabel der Reptilien und Vögel entspricht daher dem gleichnamigen Gebilde der Fischembryonen (Fig. 121 *st*), an welchem ja auch der Hautdottersack mit seiner stiel förmigen Verlängerung in die Bauchwand übergeht. Wie bei den Fischen umschliesst er (Fig. 123 *hn*) eine Oeffnung, welche den im Embryo gelegenen Theil der Leibeshöhle (*lh*<sup>1</sup>) mit dem ausserembryonalen, zwischen den Eihüllen befindlichen Theil (*lh*<sup>2</sup>) verbindet. Ferner tritt durch die Oeffnung der am embryonalen Darm befestigte Stiel des Dottersacks oder der Dottergang hindurch, der in den oben genannten Figuren durch den kleinen Ring (*dn*) bezeichnet ist.

Durch Ausscheiden einer eiweiss haltigen, salzigen Flüssigkeit, des Liqueur amnii, vergrössert sich der Amnionsack mit jedem Tage der Bebrütung. Gleichzeitig wird seine Wandung contractil. In seinem Hautfaserblatt bilden sich einzelne Zellen zu contractilen Fasern aus, die beim Hühnchen vom 5. Tage der Bebrütung an rhythmische Bewegungen veranlassen. Man kann die Contractionen, etwa 10 in der Minute, bei unverletzter Eischale beobachten, wenn man die Eier gegen eine helle Lichtquelle hält und sich dabei des von PREYER construirten Ooskops bedient.

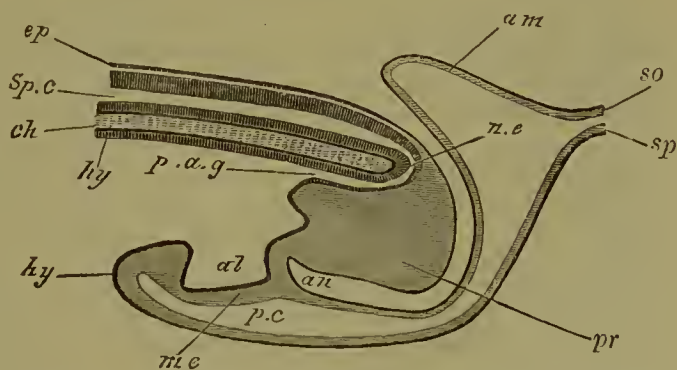
Die seröse Hülle (*S*) ist eine vollkommen durchsichtige, leicht zerreissbare Membran, welche der Dotterhaut oder Membrana vitellina fest anliegt. Sie besteht aus zwei dünnen Zellblättern, welche ihren Ursprung von dem äusseren Keimblatt und dem parietalen Mittelblatt herleiten. Als eine gesonderte Bildung ist die seröse Hülle anfänglich (Fig. 124) nur im Bereich des Amnion und des Embryo vorhanden, soweit als sich die Leibeshöhle im mittleren Keimblatt gebildet hat. Sie vergrössert sich dann in demselben Maasse, als der Dotter umwachsen wird und der Gefässhof sich nach abwärts ausdehnt (Fig. 125). Parietales und viscerales Mittelblatt weichen mehr und mehr auseinander, bis schliesslich (beim Hühnchen gegen Ende der Bebrütung) eine Trennung im ganzen Umfang der Dotterkugel erfolgt ist.

In Zusammenhang damit verändert sich auch die Wand des Dottersacks. Während sie am Anfang der Umwachsung eine Strecke weit von allen Keimblättern gebildet wird, setzt sie sich nach Ablösung der serösen Hülle nur noch aus dem Darmdrüsenblatt und dem visceralen Mittelblatt zusammen.

Während die Entwicklung des Amnion noch vor sich geht, bildet sich bei den Reptilien und Vögeln ein nicht minder wichtiges embryonales Organ, die Allantois oder der Harnsack. Er hat zwei verschiedene Functionen gleichzeitig zu erfüllen. Einmal dient er, wie schon sein Name sagt, zur Aufnahme der Ausscheidungsproducte, welche während des Embryonallebens von Niere und Urniere geliefert werden, und zweitens ist er noch vermöge seines Blutgefässreichtums und der oberflächlichen Lage, welche er erhält, das wichtigste embryonale Athmungsorgan. Der Harnsack nimmt aus dem letzten Theil des Enddarms, der später als Cloake bezeichnet wird, seinen Ursprung und ist hier in seiner ersten Anlage beim Hühnchen schon am Ende des 2. Tages nachzuweisen, zu einer Zeit, wo die Wandungen des Enddarms noch in Entwicklung begriffen sind. Er erscheint hier als eine kleine, blindsackartige Ausbuchtung (*al*) an der vorderen Wand der Darmplatte (*hy*). (Fig. 123 u. Fig. 126 *al*.)

Fig. 126. Schematischer Längsschnitt durch das Hinterende eines Hühner-Embryo zur Zeit der Bildung der Allantois. Nach BALFOUR.

Der Schnitt zeigt, dass das Nervenrohr *sp.c* an seinem Ende mit dem Enddarm *p.a.g* durch einen Canalis neurentericus *n.e* zusammenhängt. Der letztere geht durch den Rest des Primitivstreifens *pr*, welcher nach der Ventralseite umgeschlagen ist. *ep* äusseres Keimblatt, *ch* Chorda, *hy* Darmdrüsenblatt, *al* Allantois, *me* mittleres Keimblatt, *an* die Stelle, wo der After entstehen wird, *am* Amnion, *so* Hautplatte, *sp* Darmplatte.



Die Ausstülpung ist nach innen vom Darmdrüsenblatt ausgekleidet, nach aussen von einer Wucherung des Darmfaserblattes überzogen. Sie vergrössert sich rasch zu einer Blase, die in die Leibeshöhle hineinwächst (Fig. 123 *al*). Hierbei erweitert sich das blinde Ende, während der Anfangstheil, der in den Enddarm übergeht, sich verengt und zu



einem hohlen Stiel, dem Harngang oder Urachus, verlängert. Am 4. Tage ist der Harnsack so vergrössert, dass er in der embryonalen Leibeshöhle keinen Platz mehr findet und sich daher in ihren ausserembryonalen Theil zwischen Darmstiel und Hautstiel hineindrängt (Fig. 124 *al*). Er gelangt so in den Raum zwischen Dottersack (*ds*) und Amnion (*A*), trifft dann auf die Innenfläche der serösen Hülle (*S*) und breitet sich unter ihr auf eine weite Strecke, und zwar über die rechte Seite des embryonalen Körpers aus (Fig. 125).

Hinsichtlich der weiteren Schicksale der Eihüllen beim Hühnchen mögen sich hier noch einige kurze Bemerkungen anschliessen.

In dem Zeitraum vom 5. bis zum 11. Tage, also etwa bis zur Mitte der Bebrütung, treten an dem Dottersack, dem Amnion, der Allantois etc. folgende Veränderungen ein:

In der Wand des Dottersacks, der noch eine ansehnliche Grösse beibehält, breitet sich in der früher geschilderten Weise der Gefässhof über grössere Strecken aus. Am 7. Tage bedeckt er etwa zwei Drittel (Fig. 125), am 10. Tage drei Viertel desselben, wobei die Grenzvene undeutlich wird und die scharfe Abgrenzung gegen den gefässlosen Abschnitt aufhört. Der Inhalt des Dottersacks ist durch chemische Veränderung des Dotters verflüssigt worden. Von seiner Oberfläche hat sich die seröse Hülle (*S*), soweit sich der Gefässhof ausgedehnt hat, durch Vergrösserung der ausserembryonalen Leibeshöhle abgehoben. In den Zwischenraum ist gleichzeitig der Harnsack (Fig. 125 *al*) hineingewachsen. Dieser hat sich bis zum 10. Tage so sehr vergrössert, dass er nur einen kleinen Theil vom Dottersack und Amnion unbedeckt lässt. Seine sackartige Beschaffenheit hat er jetzt mehr verloren. Denn zwischen seinem äusseren Blatte, welches fast überall der inneren Fläche der serösen Hülle dicht anliegt, und seinem inneren Blatte, welches an Amnion und Dottersack angrenzt, findet sich nur ein unbedeutender, mit Harnwasser erfüllter Zwischenraum.

Der Harnsack ist ferner zu dieser Zeit ein sehr blutgefässreiches Organ geworden und wird von den Nabelgefässen gespeist, die uns in einem späteren Kapitel über das Blutgefässsystem noch einmal beschäftigen werden. Am dichtesten ist das Blutgefässnetz in seinem äusseren Blatte, welches sich an der Oberfläche des Eies ausbreitet: es dient hier zur Unterhaltung des embryonalen Athmungsprocesses. Denn von dem oberflächlich circulirenden Blute wird Kohlensäure abgegeben und Sauerstoff aufgenommen, theils direct durch die Eischale, theils aus der am stumpfen Pole des Eies befindlichen Luftkammer (Fig. 9 *a.ch*), welcher ein grosser Theil des Harnsacks anliegt. Ausser zur Respiration dient endlich der Harnsack auch noch zur Resorption des Eiweisses, welches während der Bebrütung immer mehr eingedickt und am spitzen Pole des Eies zu einem Klumpen zusammengedrängt wird. Er umwächst und hüllt es in einen Sack ein, dessen epitheliale Oberfläche von der serösen Hülle abstammt, die von dem wuchernden Harnsack mit ausgestülpt worden ist. An der Innenfläche des Eiweissackes (H. VIRCHOW) entwickeln sich blutgefässreiche Zotten, welche sich in das Eiweiss hineinsenken und von DUVAL, der zuerst auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht hat, als Placenta beschrieben worden sind.

Auch die Luftkammer hat während der Bebrütung Veränderungen erlitten und sich durch Auseinanderweichen der beiden Blätter



der Schalenhaut, in welche sie eingeschlossen ist (Fig. 9), unter Luftaufnahme ausgedehnt. Das Amnion endlich, welches am Anfang seiner Entstehung dem Embryo dicht anliegt, hat sich vergrössert und ist zu einem mit Amnionwasser stark gefüllten Sacke geworden (Fig. 125 A). Seine schon oben beschriebenen rhythmischen Zusammenziehungen werden am 8. Tage am lebhaftesten und kräftigsten und nehmen von da bis zum Ende der Bebrütung an Häufigkeit und Stärke ab.

In Folge aller dieser Wachsthumsvorgänge beansprucht der Embryo mit Anhängen jetzt einen viel grösseren Raum als am Anfang der Bebrütung. Er gewinnt ihn dadurch, dass das den Dotter umgebende Eiweiss oder Albumen sich erheblich vermindert, indem namentlich seine flüssigen Bestandtheile theils durch Verdunstung nach aussen, theils auch durch Resorption von Seiten des Embryo schwinden. Die Dotterhaut ist bei der Vergrösserung zerrissen worden.

In einem zweiten Zeitraum, der vom 11. bis zum 21. Tage oder bis zum Ausschlüpfen des Hühnchens reicht, wird der Dottersack in Folge der stärkeren Aufsaugung seines Inhaltes mehr und mehr schlaff, so dass sich seine Wand in Falten zu legen beginnt. Von der serösen Hülle wird er jetzt, da sich die ausserembryonale Leibeshöhle rings um ihn ausgedehnt hat, vollständig abgelöst und hierauf durch Verkürzung des Darmstiels näher an die Bauchwand herangezogen. Am 19. Tage der Bebrütung beginnt er durch den sehr eng gewordenen Hautnabel in die Bauchhöhle selbst hineinzuschlüpfen, wobei er während des Durchtritts durch die Bauchwand Sanduhrform annimmt. Hier wird er zum Verschluss der Darmwand mit verbraucht.

Eine Rückbildung erfährt das Amnion, insofern die Flüssigkeit abnimmt und fast ganz schwindet, bis die Membran wieder dicht dem embryonalen Körper anliegt. Auch das Eiweiss wird fast vollständig aufgebraucht. Nur der Harnsack fährt zu wuchern fort und wächst schliesslich an der ganzen Innenfläche der serösen Hülle so vollständig herum, dass seine Ränder sich treffen und unter einander zu einem den Embryo und das Amnion vollständig einschliessenden Sack verschmelzen. Mit der serösen Hülle verklebt er so fest, dass seine Lostrennung nicht mehr gelingen will.

Das Harnwasser nimmt gegen Ende der Bebrütung gleichfalls ab und ist zuletzt, wie das Amnionwasser, ganz geschwunden. In Folge dessen gibt es in der Allantois Niederschläge von Harnsalzen, die immer massenhafter werden.

Amnion und Harnsack bilden sich schliesslich vollständig zurück. Indem das Hühnchen kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen die es bedeckenden Hüllen mit dem Schnabel durchstösst, fängt es an, die in der grösser gewordenen Luftkammer enthaltene Luft direct einzuathmen. Eine Folge davon ist, dass im Harnsack der Blutkreislauf sich verlangsamt und endlich ganz aufhört. Die zuführenden Nabelgefässe obliteriren. Amnion und Allantois sterben ab, trocknen ein, lösen sich dann vom Hautnabel ab, der sich am letzten Tage vor dem Ausschlüpfen schliesst, und werden, wenn das Küchelchen die Eischale verlässt, mit dieser als dürftige Ueberreste abgestreift.

### Repetitorium zu Kapitel VII.

1) Bei Wirbelthieren, deren Eier wenig Dotter enthalten, nimmt der Embryo nach Ausbildung der Keimblätter eine gestreckte, fischähnliche Gestalt an.

2) In dotterreichen Eiern liefert nur ein kleiner Bezirk der Keimblätter (die Embryonalanlage) den Wirbeltlierkörper; der weitaus grössere ausserembryonale Bezirk wird zur Bildung von einem Dottersack und von Eihüllen (letzteres nur bei Reptilien und Vögeln) verwandt.

3) Die einzelnen Blätter der Embryonalanlage schnüren sich vom ausserembryonalen Bezirk ab und falten sich hierbei zu Röhren ein, die Rumpflatte zur Rumpfwand, die Darmplatte zum Darmrohr (Kopffalte, Schwanzfalte, Seitenfalten, Darmrinne, Darmfalte).

4) Mit den beiden Röhren bleibt der ausserembryonale Bezirk der Keimblätter durch stielartige Verbindungen in Zusammenhang.

5) Bei Fischen entsteht aus dem ausserembryonalen Bezirk der Keimblätter der Dottersack. Er ist aus zwei durch eine Fortsetzung der embryonalen Leibeshöhle getrennten Säcken, dem Darm- und dem Hautdottersack, zusammengesetzt.

6) Die Stelle, an welcher sich der Hautdottersack mit einer stielartigen Verlängerung an die embryonale Bauchwand ansetzt, heisst der Hautnabel, die entsprechende Ansatzstelle des Darmdottersacks in der Mitte des Darmrohrs der Darmnabel.

7) Bei Fischen wird der Dottersack nach Resorption des Dottermaterials unter Schrumpfungerscheinungen zum Verschluss des Darm- und des Hautnabels aufgebraucht.

8) Bei Reptilien und Vögeln sinkt der Embryo während seiner Entwicklung in den unter ihm liegenden, flüssiger gewordenen Dotter ein und wird von Faltungen des ausserembryonalen Bezirks der Rumpflatte, von den vorderen, hinteren und seitlichen Amnionfalten, eingehüllt (Kopfscheide, Schwanzscheide, Seitenscheiden).

9) In Folge des Faltungsprocesses entstehen zwei Säcke um den embryonalen Körper, das Amnion und die seröse Hülle.

10) Das Amnion ist am Hautnabel mit dem Bauch des Embryo verbunden.

11) Der Hautnabel umschliesst eine Oeffnung, durch welche der embryonale und der ausserembryonale Theil der Leibeshöhle in Verbindung stehen.

12) Durch den Hautnabel tritt der Stiel des Dottersacks durch, um sich am Darmnabel an den Darm anzusetzen.

13) Aus der ventralen Wand der letzten Strecke des Enddarms (Cloake) stülpt sich der Harnsack hervor, wächst als eine gestielte Blase 1) in die Leibeshöhle und 2) durch den Hautnabel in ihren ausserembryonalen Theil, breitet sich hier zwischen Amnion und seröser Hülle ringsum aus und fungirt vermöge seines Blutgefässreichthums als Athmungsorgan.

14) Am Ende der embryonalen Entwicklung schlüpft der immer kleiner werdende Dottersack nach Verbrauch des Dotters durch den offenen Hautnabel in die Leibeshöhle und wird zum Verschluss des Darmnabels verwandt.

15) Amnion, seröse Hülle und der aus dem embryonalen Körper herausgewucherte Theil des Harnsacks werden am Hautnabel, der sich schliesst, als nutzlose Gebilde abgestossen.

## ACHTES KAPITEL.

### Die Eihüllen der Säugethiere und des Menschen.

#### 1. Die Säugethiere.

In ihren frühesten Entwicklungsstadien zeigen die Eihäute der Säugethiere mit denjenigen der Reptilien und Vögel eine ausserordentliche Uebereinstimmung (Fig. 127). Wir finden einen Dottersack mit reichem Gefässnetz (*UV*), ein Amnion (*am*), eine seröse Hülle (*sz*) und eine Allantois (*ALC*); wir finden, dass sich der Embryo in derselben Weise wie dort aus einem kleinen Bezirk der Keimblase entwickelt und in derselben Weise von dem ausserembryonalen Bezirk abschnürt, mit dem er nur durch einen Darm- und einen Hautstiel in Verbindung bleibt.

Die Uebereinstimmung ist eine auffällige und regt zu weiterem Nachdenken an, wenn wir in Betracht ziehen, dass die namhaft gemachten Entwicklungsprocesse in erster Linie durch die Ansammlung von Dottermaterial in den Eiern der Reptilien und Vögel hervorgehoben werden, und dass die Eier der meisten Säugethiere des Dotters so gut wie ganz entbehren, von sehr geringer Grösse sind, eine totale Furchung durchmachen und in allen diesen Beziehungen mehr den Eiern des Amphioxus gleichen.

Warum erleidet nun der Säugethierkeim trotzdem Metamorphosen, die in anderen Fällen nur Folge der Dotteransammlung sind? Warum

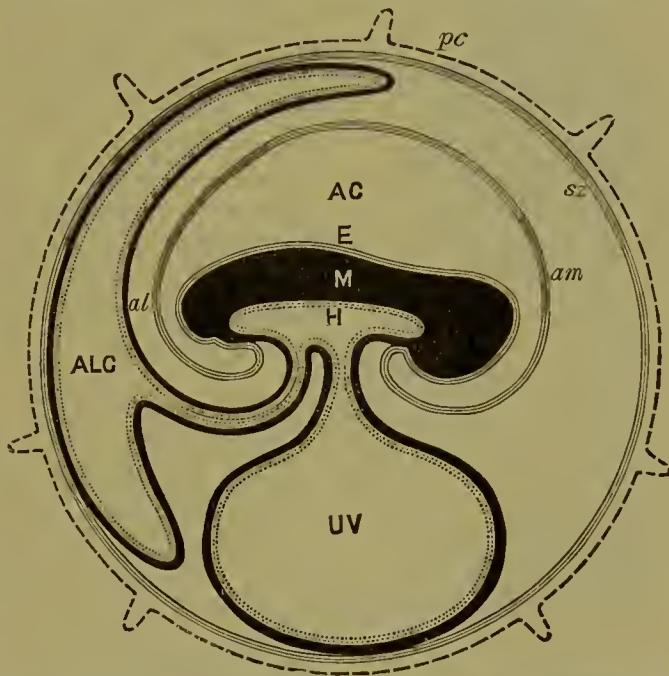


Fig. 127. Schema der Eihäute eines Säugethieres.  
Nach TURNER.

*pc* Zona pellucida mit Zotten (Prochorion), *sz* seröse Hülle, *E* äusseres Keimblatt des Embryo, *am* Amnion, *AC* Amnionhöhle, *M* mittleres Keimblatt des Embryo, *H* inneres Keimblatt desselben, *UV* Dottersack (Vesica umbilicalis), *ALC* Allantoishöhle, *al* Allantois.



entwickelt sich ein Dottersack, der keinen Dotter enthält, mit einem Blutgefässsystem, das zur Dotterresorption bestimmt ist? Zur Erklärung dieser Verhältnisse müssen wir zu einer Hypothese unsere Zuflucht nehmen, auf welche schon bei Besprechung der Keimblattbildung der Säugethiere hingewiesen wurde und welche sich etwa so formuliren und begründen lässt:

Die Säuger müssen von Thieren abstammen, welche grosse, dotterreiche Eier besessen haben, ovipar gewesen sind, und bei denen sich in Folge dessen die embryonalen Hüllen in gleicher Weise wie bei Reptilien und Vögeln entwickelt haben. Bei ihnen müssen die Eier erst nachträglich ihren Dottergehalt wieder eingeblüht haben, und zwar von dem Zeitpunkt an, als sie nicht mehr nach aussen abgelegt, sondern in der Gebärmutter entwickelt wurden. Denn hiermit war für den werdenden Keim eine neue und ergiebigere, weil unbeschränkte Quelle der Ernährung gefunden in Substanzen, die von den Wandungen der Gebärmutter ausgeschieden wurden. Es bedurfte daher nicht mehr der Mitgift des Dotters. Die Hüllbildungen aber, die durch den Dottergehalt der Eier ursprünglich ins Dasein gerufen worden waren, haben sich erhalten, weil sie auch noch in mancher anderen Beziehung von Nutzen waren, und weil sie unter Wechsel ihrer Function in den Dienst der Ernährung durch die Gebärmutter traten und dementsprechende Abänderungen erfuhren.

Zu Gunsten dieser Hypothese können drei Thatsachen angeführt werden. Erstens sind bei den niedersten Säugethierclassen, wie bei den Monotremen und Beutelthieren, die Eier noch grösser als bei den Placentalthieren; sie zeichnen sich durch einen stärkeren Gehalt an Dotter aus und bilden in dieser Beziehung zu denjenigen der Reptilien und Vögel einen Uebergang. Zweitens ist beobachtet worden, dass die Monotremen (*Echidna* und *Ornithorhynchus*), die niedrigste Abtheilung der Säugethiere, wie die Reptilien und die Vögel eierlegend sind. Drittens verharren die Eihäute bei den Beutelthieren, welche nächst den Monotremen als die am tiefsten stehenden Säugethiere aufzufassen sind, obwohl die Entwicklung in der Gebärmutter vor sich geht, dauernd in einem Zustande, der demjenigen der Vögel und Reptilien ähnlich ist. Der in ein weites Amnion eingehüllte Embryo besitzt einen sehr grossen und gefässreichen Dottersack, der bis an die seröse Membran heranreicht, ferner eine kleine Allantois und eine seröse Membran. Letztere liegt der Uteruswand dicht an, ohne aber mit ihr enger verbunden zu sein. Nach Resorption des Dotters werden daher wahrscheinlich Substanzen, welche von der Gebärmutter absondert werden, durch das Blutgefässnetz des Dottersacks aufgenommen. So beginnt zwar eine Art intra-uteriner Ernährung sich bei den Beutelthieren auszubilden, sonst aber liegt der Embryo mit seinen Hüllen in der Höhle der Gebärmutter, wie der Vogel- oder Reptilienembryo mit seinen Hüllen in der festen Eischale.

Bei der Beschreibung der Eihüllen werden wir die Verhältnisse beim Kaninchen zu Grunde legen, weil seine Entwicklungsgeschichte am besten untersucht ist, und werden dann, um uns das Verständniss für den Bau der menschlichen Placenta zu erleichtern, in einer kurzen Skizze zeigen, wie sich in der Classe der Säugethiere engere anatomisch-

physiologische Beziehungen zwischen der Schleimhaut der Gebärmutter und den embryonalen Hüllen in verschiedener Weise herausbilden.

Wenn beim Kaninchen das in die Gebärmutter gelangte Ei sich hieselbst zu der schon früher beschriebenen Keimblase umgewandelt hat, ist es noch von der Zona pellucida eingehüllt. Diese ist mittlerweile zu einem dünnen Häutchen (Prochorion), welches später zerstört wird, ausgedehnt worden. Die Keimblase nimmt an Ausdehnung rasch zu und wächst vom 5. bis 7. Tage etwa von 1,5 mm auf 5 mm Grösse heran. In Folge ihrer Grössenzunahme legt sich das Prochorion der Innenfläche der Gebärmutter am 7. und 8. Tage so innig an, dass es immer schwieriger und zuletzt unmöglich wird, die Eier ohne Verletzung abzulösen. Denn beim Zerreißen des mit den Uteruswandungen verklebten Prochorion wird gewöhnlich die ihm dicht anliegende, dünne Keimblase beschädigt und eröffnet, worauf sie unter Ausfliessen ihres Inhalts zusammenfällt. Auch ihr Inhalt hat Veränderungen erlitten, welche die Untersuchung erschweren; er hat an Consistenz so zugenommen, dass er der Dicke des Hühnereiweisses fast gleichkommt.

Während des Festsetzens vergrössert sich die Embryonalanlage und nimmt, während sie ursprünglich rund war, eine immer mehr gestreckte Form an. Sie wird am 7. Tage oval (Fig. 98 u. 99), dann birnförmig und gewinnt am 8. Tage eine sohlenartige Gestalt, wobei sie bis zu einer Länge von 3,5 mm heranwächst (Fig. 128).

Wie schon in den vorausgegangenen Kapiteln beschrieben wurde, breitet sich in dieser Zeit das mittlere Keimblatt in der Embryonalanlage aus, bildet sich die Medullarfurche (Fig. 128 *rf*), die Chorda, eine Anzahl von Ursegmenten, erscheint am 8. Tage die erste Anlage von Gefässen und Blut im Gefässhof. Am 9. und 10. Tage faltet sich die Embryonalanlage zum embryonalen Körper zusammen und schnürt sich vom übrigen Theil der Keimblase ab, aus welcher sich gleichzeitig verschiedene Eihäute zu entwickeln beginnen. Alle diese Vorgänge sind bei den Säugethiere in ihren Anfangsstadien dieselben wie bei den Reptilien und Vögeln, so dass wir uns bei ihrer Beschreibung kurz fassen können. Zur Veranschaulichung mögen die schematischen Zeichnungen dienen, welche, von KÖLLIKER entworfen, in vielen Lehrbüchern Aufnahme gefunden haben (Fig. 129, 1—5).

Schema 1 zeigt uns eine Keimblase, die beim Kaninchen etwa dem 7. bis 8. Tage entsprechen würde. Nach aussen ist sie noch von der sehr verdünnten Dotterhaut (*d*) eingeschlossen, die jetzt auch Prochorion genannt wird, da sich auf ihrer Aussenfläche bei manchen Säugethiere Eiweiss-Flocken und -Zöttchen aus der von der Uterusschleimhaut ausgeschiedenen Flüssigkeit niedergeschlagen haben. Das

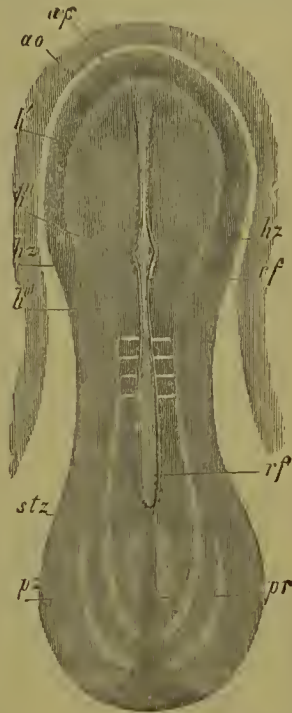


Fig. 128. Embryonalanlage vom Kaninchen von 9 Tagen nach KÖLLIKER, mit einem Theil des hellen Fruchthofes.

*ap*, *ao* heller, dunkler Fruchthof, *h*', *h*'', *h*'''' Medullarplatte in der Gegend der ersten, zweiten, dritten Hirnblase, *stz* Stammzone, *pz* Parietalzone, *rf* Rückenfurche, *pr* Primitivstreifen.



innere Keimblatt (*i*), das an einer nur wenig jüngeren Keimblase, wie sie in Fig. 97 dargestellt ist, nur bis zur Linie *ge* reicht und noch ein Drittel ihrer Innenfläche unbedeckt lässt, ist jetzt ganz bis zum vegetativen Pole herumgewachsen. Das mittlere Keimblatt (*m*) ist in voller Entwicklung begriffen und nimmt etwa den vierten Theil der Blasenwand ein. Ein kleiner Abschnitt dieser dreiblätterigen Region

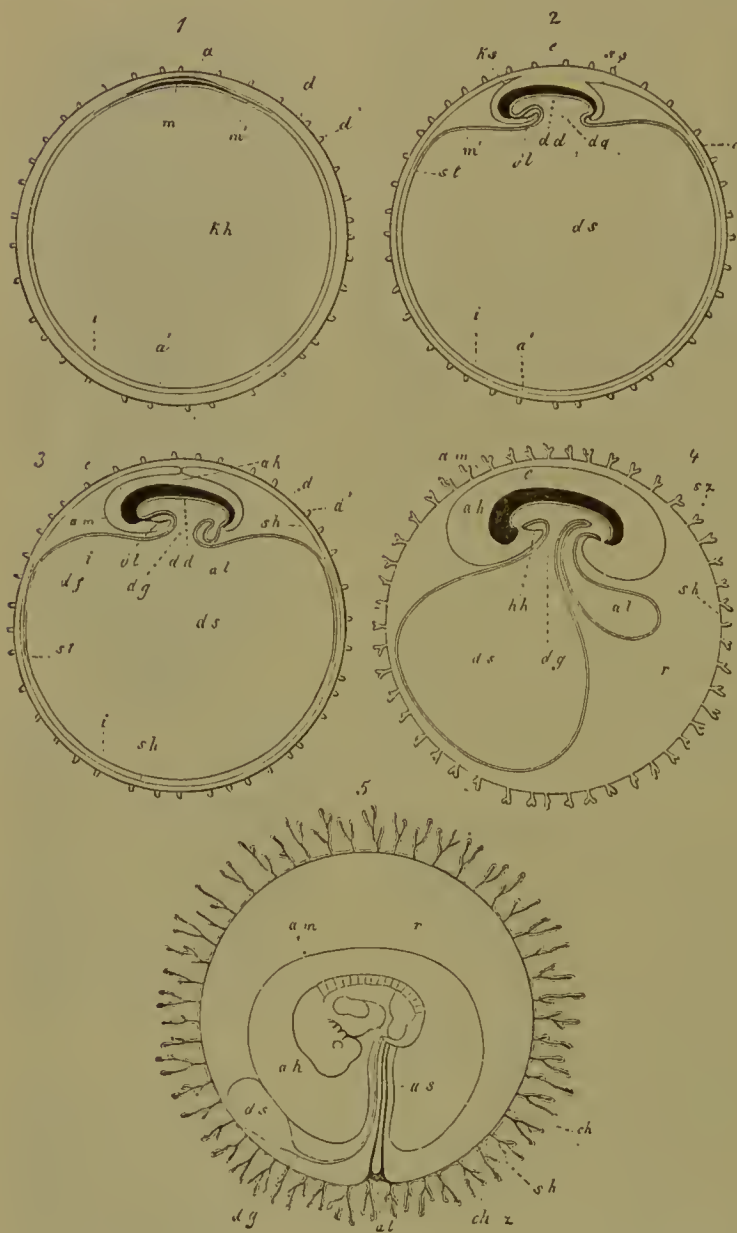


Fig. 129. Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen eines Säugethieres. Nach KÖLLIKER.

In den Figuren 1—4 ist der Embryo im Längsdurchschnitt dargestellt.

- 1) Ei mit Zona pellucida, Keimblase, Fruchthof und Embryonalanlage.
- 2) Ei, an dem sich der Dottersack und das Amnion zu bilden beginnen.
- 3) Ei, in welchem durch Verwachsung der Amnionfalten der Amnionsack und die seröse Hülle gebildet werden und die Allantois sich anlegt.
- 4) Ei mit seröser Hülle, die Zotten entwickelt hat, mit grösserer Allantois und mit einem Embryo, an welchem Mund- und Afteröffnung entstanden sind.
- 5) Schematische Darstellung eines noch jungen menschlichen Eies, bei dem sich die Gefässchicht der Allantois rings an die seröse Hülle angelegt hat und in ihre Zotten hineingewachsen ist. Die seröse Hülle führt von da an den Namen Chorion. Der Hohlraum der Allantois

ist verkümmert, der Dottersack ist sehr klein geworden, die Amnionhöhle in Zunahme begriffen.

*d* Dotterhaut (Zona pellucida), *d'* Zöttchen derselben, *sh* seröse Hülle, *ch* Chorion. *chz* Chorionzotten, *am* Amnion, *ks, ss* Kopf- und Schwanzfalte des Amnion, *a* äusseres Keimblatt, *a'* dasselbe vom ausserembryonalen Bezirk der Keimblase, *m* mittleres Keimblatt, *m'* dasselbe vom ausserembryonalen Bezirk, *dd* inneres Keimblatt, *i* dasselbe im ausserembryonalen Bezirk, *df* Gefässhof, *st* Sinus terminalis, *kh* Höhle der Keimblase, die später zur Höhle des Dottersacks *ds* wird, *dg* Stiel des Dottersacks (Dottergang), *al* Allantois, *e* Embryo, *r* Raum zwischen Chorion und Amnion; ausserembryonaler Theil der Leibeshöhle, mit eiweissreicher Flüssigkeit erfüllt. *vl* ventrale Leibeshöhle, *hh* Pericardialhöhle.



enthält die Embryonalanlage, die sich etwa auf dem Entwicklungsstadium befinden würde, welches wir bei der Ansicht von der Fläche in der Fig. 99 vor uns haben.

Bei dem in Schema 2 abgebildeten, schon viel weiter entwickelten Embryo (beim Kaninchen etwa am 9. Tage) hat sich das mittlere Keimblatt über den dritten Theil der Keimblase ausgebreitet und schliesst jetzt eine deutlich sichtbare Leibeshöhle ein, indem parietales und viscerales Mittelblatt sowohl im embryonalen als auch im ausserembryonalen Bezirk auseinander gewichen sind. Es reicht bis zu der mit *st* bezeichneten Stelle, an welcher sich als äussere Grenze des nun deutlich ausgeprägten Gefässhofes der Sinus terminalis befindet. Die Embryonalanlage ist in Abschnürung von der Keimblase begriffen. Kopf- und Schwanzende des Embryo haben sich durch Faltung der einzelnen Blätter in derselben Weise wie beim Hühnchen vom hellen Fruchthof abgehoben. Wie dort ist eine Kopf- und eine Beckendarmhöhle entstanden mit einer vorderen und einer hinteren Darmpforte, von welchen jede nach der Höhle des Dottersacks geöffnet ist. Zu derselben Zeit erfolgt die Entwicklung des Amnion. An dem schematischen Durchschnitt sieht man, dass die ausserembryonale Leibeshöhle sehr weit geworden ist, indem sich das äussere Keimblatt mit dem fest anliegenden parietalen Mittelblatt in der Umgebung des Embryo in die Höhe gehoben und sich in Falten (*ks* u. *ss*) gelegt hat. Ueber den Kopf hat sich die vordere (*ks*), über den Schwanz die hintere Amnionfalte (*ss*) herübergeschlagen.

Auf dem dritten Schema haben sich die Amnionfalten stark vergrössert und sind einander über dem Rücken des Embryo bis zur gegenseitigen Berührung ihrer Ränder entgegengewachsen. Das äussere Blatt der Amnionfalten, das in der Fig. 3 an der Nahtstelle noch mit dem Amnionsack zusammenhängt, später aber sich von diesem ganz ablöst, stellt wie beim Hühnchen die seröse Hülle dar. Diese tritt als selbständige Bildung zuerst in der Umgebung des Embryo auf, während sie weiter nach abwärts noch mit dem Darmdrüsenblatt fest verbunden ist und mit ihm zusammen die hier nur zweiblättrige Wand der ursprünglichen Keimblase ausmacht. Ausserdem lässt uns das dritte Schema noch die erste Anlage des Harnsacks (*al*) erkennen, der in der schon früher beschriebenen Weise (S. 127) aus der vorderen Wand des Hinterdarms hervowächst und beim Kaninchen schon am 9. Tage als eine kleine, gestielte, sehr gefässreiche Blase bemerkt wird.

Das vierte Schema zeigt uns die Entwicklung der Eihüllen viel weiter gediehen. Das Prochorion ist durch Ausdehnung der ganzen Keimblase gesprengt worden und als besondere Hülle nicht mehr nachweisbar. Was wir nach aussen erblicken, ist die seröse Hülle, die sich in auffallender Weise verändert hat. Sie hat sich erstens vom Amnion vollständig abgelöst; doch ist hierbei zu bemerken, dass bei einigen Säugethieren und namentlich auch beim Menschen sich ein Verbindungsstiel zwischen beiden Hüllen an der Amnionnaht lange Zeit erhält. Zweitens ist die seröse Hülle überall vom Dottersack getrennt und umgibt als eine dünne Blase lose den Embryo mit seinen übrigen Hüllen. Es ist dieser Zustand dadurch herbeigeführt worden, dass das mittlere Keimblatt, das in Fig. 3 nur die eine Hälfte der ursprünglichen Keimblase umwachsen hatte, sich nunmehr auch noch über die andere Hälfte ausgebreitet hat und in seine beiden Blätter auseinandergewichen ist. Dadurch hat sich die Wand

des ausserembryonalen Theils der Keimblase nun vollständig wie beim Hühnchen in einen äusseren Sack, die seröse Hülle, und in den durch die Leibeshöhle von ihr getrennten Dottersack gespalten. Der letztere (*ds*), auf dessen ganzer Oberfläche sich jetzt die Dottergefässe ausbreiten, ist erheblich kleiner geworden und geht durch einen längeren, dünneren Stiel, den Dottergang (*dg*), in den embryonalen Darm über. Der Amnionsack (*am*) hat sich vergrössert und mit Flüssigkeit, dem Liquor amnii, erfüllt. Seine Wandungen setzen sich am Bauchnabel in die Bauchwand des Embryo fort. Die Allantois (*al*) ist zu einer blutgefässreichen, birnförmigen Blase geworden, die zwischen Darmstiel und Bauchnabel hindurch in die Leibeshöhle der Keimblase (Keimblasencölon) und bis zur serösen Hülle herangewuchert ist.

Besser als das Schema (Fig. 129, 4) gewährt uns die Abbildung eine Hunde-Embryo von 25 Tagen (Fig. 130) einen Einblick in den

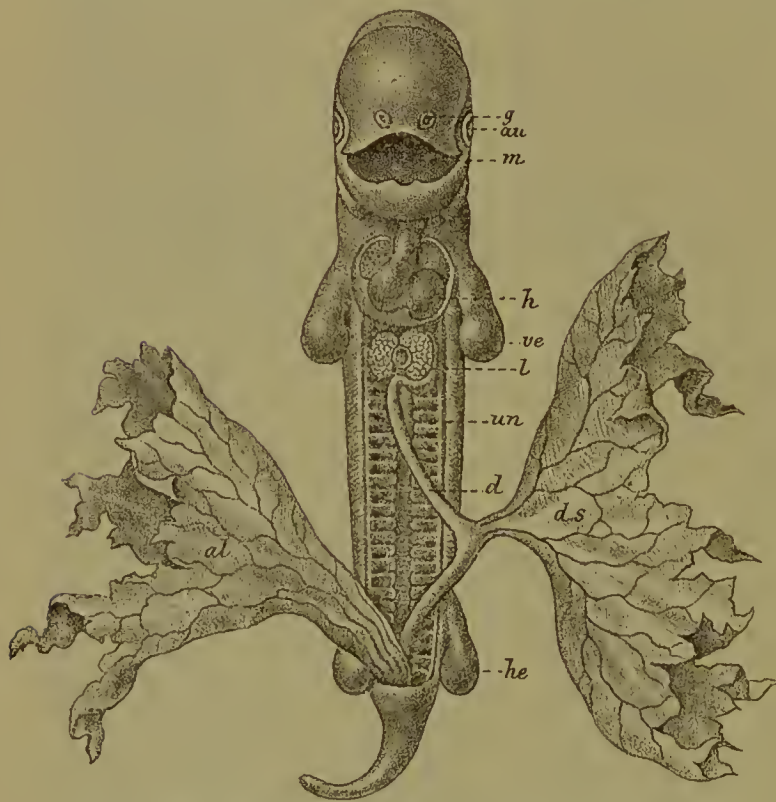


Fig. 130. Embryo eines Hundes von 25 Tagen. 5 mal vergrössert, gestreckt und von vorn gesehen. Nach BISCHOFF.

*d* Darmrohr, *ds* Dottersack, *al* Allantois, Harnsack. *un* Urniere, *l* die beiden Leberlappen mit dem Lumen der Vena omphalomesenterica dazwischen, *ve*, *he* vordere, hintere Extremität, *h* Herz, *m* Mund, *au* Auge, *g* Geruchsgrübchen.

ist. Ganz am Ende des Darmcanals setzt sich die Allantois (*al*) mit einer stielartigen Verengerung an.

Bis zu diesem Stadium liegt die Uebereinstimmung in der Entwicklung der Eihüllen bei Säugethieren, Vögeln und Reptilien klar zu Tage. Von jetzt ab aber wird der Entwicklungsgang bei den Säugethieren immer mehr ein abweichender, indem ein Theil der Eihäute in nähere Beziehungen zu der Schleimhaut der

Zusammenhang der beiden blutgefässführenden Säcke, der Allantois und des Dottersacks, mit dem Darmcanal. Der Embryo ist aus dem Chorion und dem Amnion herausgenommen. Die vordere Bauchwand ist zum Theil entfernt und dadurch der Hautnabel zerstört worden, der um diese Zeit schon ziemlich eng geworden ist. Der jetzt in ganzer Länge zu erblickende Darmcanal hat sich schon überall zu einem Rohr (*d*) geschlossen; etwa in seiner Mitte geht er vermittelst eines kurzen Dottergangs in den Dottersack (*ds*) über, der bei der Präparation aufgeschnitten worden



Gebärmutter tritt und sich zum Ersatz für den Ausfall des Dotters zu einem Ernährungsorgan für den Embryo umwandelt.

Die interessanten Einrichtungen, welche zur intra-uterinen Ernährung dienen, lassen drei verschiedene Modificationen unterscheiden, nach denen man die Säugethiere in drei Gruppen eintheilen kann.

In der ersten Gruppe, zu der nur die Monotremen und die Beuteltiere gehören, sind die Eihüllen im Allgemeinen ähnlich wie bei den Reptilien und Vögeln beschaffen. Die äusserste seröse Eihülle ist glatt; dadurch, dass sie sich bei den Beuteltieren der blutgefässreichen Uterusschleimhaut fest anlegt, nimmt sie aus ihr vermittelst grosser, blasenartig gewordener Epithelzellen (SELENKA) Ernährungsstoffe auf und gibt sie an den Embryo ab.

In der zweiten Gruppe wird eine Vervollkommnung in der intra-uterinen Ernährung dadurch herbeigeführt, dass die seröse Hülle sich zu einer Zottenhaut oder einem Chorion umwandelt. Sie wird mit Blutgefässen versorgt, indem die Allantois an sie herantritt und mit ihrer Bindegewebsschicht, welche die Ausbreitung der Nabelgefässe enthält, an ihrer Innenfläche rings herum wuchert. Zweitens beginnt sie in Falten und Zotten auszuwachsen, in welche alsbald auch blutgefässführende Fortsätze der Bindegewebsschicht eindringen. Drittens verbinden sich die Schleimhaut der Gebärmutter und das Chorion inniger und fester unter einander; auch die Schleimhaut vergrössert ihre Oberfläche und erhält Gruben und Vertiefungen, in welche die Zotten hineingreifen. Alle diese Veränderungen haben keinen anderen Zweck, als den Stoffwechsel zwischen mütterlichen und kindlichen Geweben zu erleichtern und zu einem recht ausgiebigen zu machen.

Derartig beschaffene Eihäute treffen wir bei den Schweinearten, den Perissodactylen, Hippopotamidae, Tylopoden, Traguliden, Sirenen und Cetaceen. Beim Schwein, das uns als Beispiel dienen soll, ist die Eibläse in Anpassung an die Form der Gebärmutter in einen spindelförmigen Schlauch umgewandelt. Dementsprechend sind auch die inneren embryonalen Anhänge, wie Dottersack und Allantois, in zwei lange Zipfel ausgezogen. Auf der ganzen Oberfläche des Chorion haben sich, mit Ausnahme der beiden Zipfel des Schlauchs, Reihen von sehr gefässreichen Wülsten gebildet, die strahlenförmig von einzelnen glatten, runden Flecken der Membran ausgehen und auf ihrem Rande noch mit kleineren, einfachen Papillen bedeckt sind. Den Erhabenheiten und Vertiefungen des Chorion entsprechend finden sich auch auf der Schleimhaut der Gebärmutter ähnliche kreisförmige, glatte Stellen, die noch insofern bemerkenswerth sind, als auf ihnen allein die schlauchförmigen Uterindrüsen zur Ausmündung gelangen. Bei der Geburt lösen sich die in einander gepassten Berührungsfächen von einander ab, ohne dass in der Schleimhaut der Gebärmutter Substanzverluste entstehen.

In der dritten Gruppe hat sich zum Zweck der intra-uterinen Ernährung aus einem oder mehreren Abschnitten des Chorion ein besonderes Organ, die Placenta oder der Mutterkuchen, entwickelt. Während auf einem Theil der Chorionoberfläche die Zotten verkümmern und nur spärliche Blutgefässe vorhanden sind, wuchern an anderen Theilen die Zotten mit ihren Blutgefässen um so mächtiger und bedecken sich mit zahlreichen, verzweigten Seitenästen; gleichzeitig gehen sie



innigere Beziehungen mit der Schleimhaut der Gebärmutter ein. Diese ist überall, wo sie an die Zottenbüschel anstösst, stark verdickt, sehr blutgefässreich und in lebhafter Wucherung begriffen. Sie schliesst zahlreiche, verzweigte, grössere und kleinere Hohlräume ein, in welche die Chorionzotten genau hineinpassen.

Das Ganze nennt man eine Placenta, und man unterscheidet an ihr den mit Zotten bedeckten Theil des Chorion als Placenta foetalis und den mit ihr verbundenen und ihr angepassten Theil der Uterusschleimhaut als Placenta uterina. Beide zusammen bilden ein Organ zur Ernährung des Embryo. Im Einzelnen zeigt die Placentabildung nicht unerhebliche Modificationen.

Einen besonderen Typus stellen die Wiederkäuer (Fig. 131) dar, deren Eiblase wie beim Schwein in zwei Zipfel ausgezogen ist. An ihrem Chorion (*Ch*) haben sich sehr viele kleine, fötale Placenten (*C<sup>2</sup>*), die man hier Cotyledonen nennt, entwickelt. Ihre Zahl ist bei

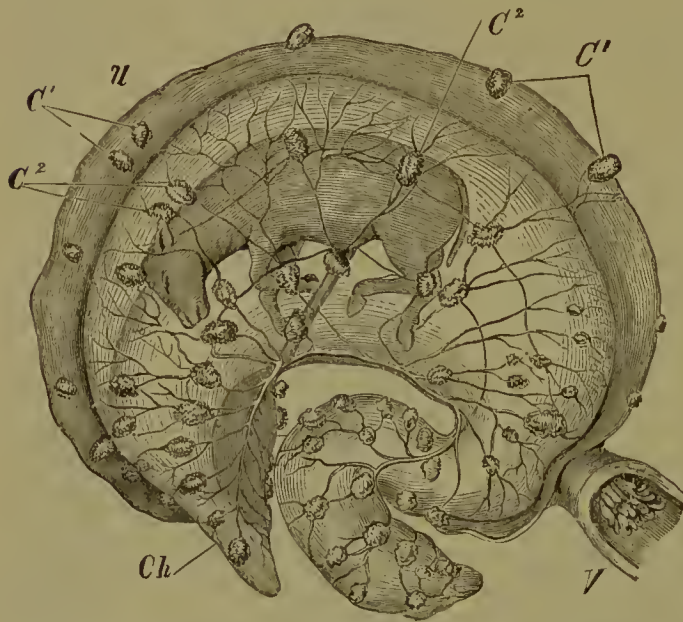


Fig. 131. Gebärmutter einer Kuh, in der Mitte der Trächtigkeitsperiode geöffnet. (Aus BALFOUR, nach COLIN.)

*V* Vagina, *U* Uterus, *Ch* Chorion, *C<sup>1</sup>* Cotyledonen des Uterus, *C<sup>2</sup>* fötale Cotyledonen.

den einzelnen Arten eines sehr schwankende, 60 bis 100 bei dem Schaf und der Kuh, nur 5 bis 6 bei dem Reh. Sie sind mit entsprechenden Verdickungen der Gebärmutter-schleimhaut, den Placentae uterinae (*C<sup>1</sup>*), verbunden, doch nur in lockerer Weise, so dass schon ein leichter Zug genügt, um eine Trennung herbeizuführen und die Chorionzotten aus den zu ihrer Aufnahme dienenden Gruben, wie eine Hand aus dem Handschuh, herauszuziehen. Auch in dem Präparat, welches unserer Fig. 131 zur Grundlage dient, sind kindliche und mütterliche Cotyledonen (*C<sup>2</sup>* und *C<sup>1</sup>*) von einander getrennt, da die Gebärmutter (*U*) durch einen Schnitt geöffnet und eine Strecke weit vom Chorion (*Ch*) abgezogen worden ist.

Einen einzelnen Cotyledon der Fig. 131 in wenig mehr als natürlicher Grösse zeigt uns Fig. 132. Die Wand der Gebärmutter (*u*) ist von dem Chorion (*Ch*) ein wenig abgezogen. In Folge dessen sind der mütterliche (*C<sup>1</sup>*) und der fötale Theil (*C<sup>2</sup>*) des Cotyledon theilweise von einander getrennt. An der Placenta uterina (*C<sup>1</sup>*) gewahrt man zahlreiche kleine Grübchen, an der Placenta foetalis (*C<sup>2</sup>*) die dicht zusammengedrängten, baumartig verzweigten Chorionzotten, die aus den Grübchen herausgelöst sind.

Wie uns der schematische Durchschnitt Fig. 133 lehrt, grenzen

den einzelnen Arten eines sehr schwankende, 60 bis 100 bei dem Schaf und der Kuh, nur 5 bis 6 bei dem Reh. Sie sind mit entsprechenden Verdickungen der Gebärmutter-schleimhaut, den Placentae uterinae (*C<sup>1</sup>*), verbunden, doch nur in lockerer Weise, so dass schon ein leichter Zug genügt, um eine Trennung herbeizuführen und die Chorionzotten aus den zu ihrer Aufnahme dienenden Gruben, wie eine Hand aus dem Handschuh, herauszuziehen. Auch in dem Präparat, welches unserer Fig. 131 zur Grundlage dient, sind

kindliche und mütterliche Gewebe in dem Mutterkuchen unmittelbar an einander. Die Zotten sind von abgeflachten Zellen, die Gruben der Schleimhaut von Cylinderzellen ausgekleidet; letztere entwickeln in ihrem Innern Fett- und Eiweisskörnchen; sie zerfallen zum Theil und tragen dadurch zur Entstehung einer milchigen Flüssigkeit bei, der sogenannten Utermilch, welche sich aus der Placenta uterina auspressen lässt und zur Ernährung des Fötus dient. Zu beachten ist auch, dass bei den Wiederkäuern die Uterindrüsen nur in der Schleimhaut zwischen den Cotyledonen zur Ausmündung gelangen.

Bei allen übrigen Säugethiere, denen eine Placenta zukommt, wird die Durchwachsung kindlicher und mütterlicher Gewebe eine noch innigere. Gleichzeitig entwickelt sich hierbei ein so fester Zusammenhang, dass jetzt eine Ablösung des Chorion ohne Verletzung der Schleimhaut der Gebärmutter nicht mehr möglich ist. Bei der Geburt wird daher eine mehr oder minder beträchtliche, oberflächliche Schicht von der Schleimhaut der Gebärmutter mit abgestossen. Den abgestossenen Theil bezeichnet man als die hinfällige Haut oder die Decidua. Man fasst nun nach dem Vorschlag von HUXLEY alle Säugethiere, bei denen sich in Folge der besonderen Entwicklung des Mutterkuchens eine solche Haut bildet, als *Mammalia deciduata* oder kurzweg als *Decidnata* zusammen und stellt ihnen die übrigen Säugethiere, mit deren Placentabildung wir uns soeben beschäftigt haben, als die *Indecidnata* gegenüber.

Bei den Säugethiere mit einer Decidua haben wir zwei Untertypen der Placenta zu unterscheiden, eine ringförmige und

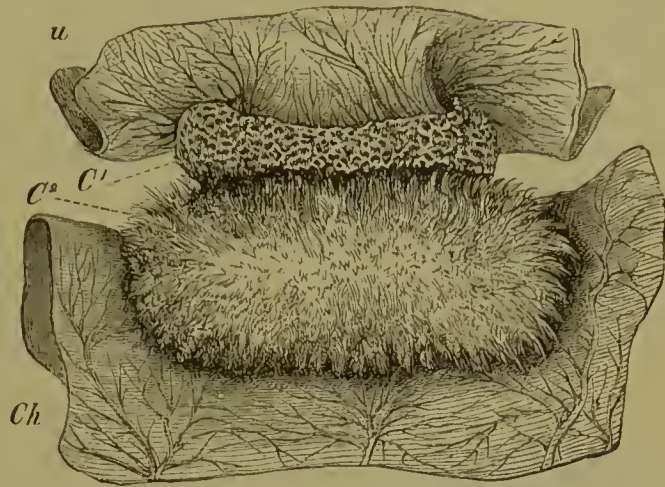


Fig. 132. Cotyledon einer Kuh, die fötalen und mütterlichen Theile halb von einander abgelöst. (Nach COLIN, aus BALFOUR.)

*u* Gebärmutter, *C¹* mütterlicher Theil des Cotyledon (Placenta uterina), *Ch* Chorion des Embryo, *C²* fötaler Theil des Cotyledon (Chorion frondosum oder Placenta foetalis).

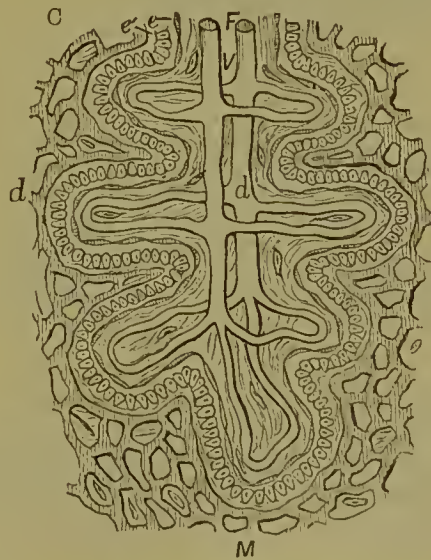


Fig. 133. Schematische Darstellung des feineren Baues der Placenta einer Kuh. Nach TURNER.

*F* fötale, *M* mütterliche Placenta, *V* Zotte, *e* Epithel der Chorionzotte, *e'* Epithel der mütterlichen Placenta, *d* fötale, *d'* mütterliche Blutgefässe.



eine scheibenförmige, eine Placenta zonaria und eine Placenta discoidea.

Die Placenta zonaria findet sich bei den Raubthieren. Die Eiblaste besitzt hier gewöhnlich eine tonnenförmige Gestalt. Mit Ausnahme der beiden Pole, die eine glatte Oberfläche behalten, ist das Chorion in einer gürtelförmigen Zone mit zahlreichen verästelten Zotten bedeckt. Dadurch, dass sie sich in die verdickte Schleimhaut der Gebärmutter in verschiedenen Richtungen hineinsenken, entsteht auf Durchschnitten das Bild einer unregelmässigen Durchflechtung (Fig. 134).

Die Epithelzellen des Uterus werden, wo sie an die Zotten angrenzen, verändert und zu einem kernreichen Syncytium umgewandelt, welches (Fig. 134 *e'*) eine Grenze zwischen den Zotten (*V*) und den mütterlichen Blutgefässen (*d*) bildet, die sich zu Hohlräumen drei- bis viermal so weit als die fötalen Capillaren (*d*) ausgedehnt haben. Die Ausweitung der mütterlichen Blutbahn ist für die Placentabildung bei den Deciduaten im Gegensatz zu derjenigen der Indeciduaten bedeutungsvoll.

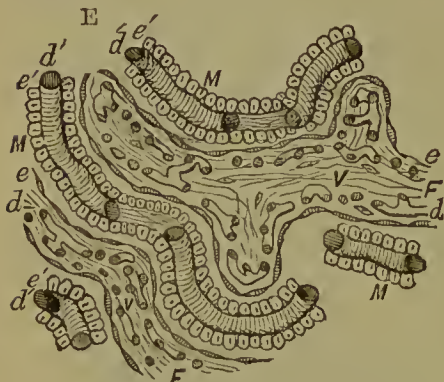


Fig. 134.

Fig. 134. Schematische Darstellung des feineren Baues der Placenta von der Katze. Nach TURNER. Figurenbezeichnung wie in Fig. 133.

Fig. 135. Schematische Darstellung des feineren Baues der menschlichen Placenta. Nach der Hypothese von TURNER.

*F* fötale, *M* mütterliche Placenta, *e'* Epithel der mütterlichen Placenta, *d* fötale, *d'* mütterliche Blutgefässe, *V* Zotte, *ds* Decidua serotina der menschlichen Placenta, *t, t* Trabekel der Serotina, nach den fötalen Zotten hin verlaufend, *ca* gewundene Arterie, die sich in den Blutraum *d'* einsenkt, *up* eine aus ihm das Blut abführende Uteroplacentalvene, *x* eine nach aussen von der Epithelschicht *e'* sich ausbreitende Fortsetzung des mütterlichen Gewebes auf die Zotte (Endothel der mütterlichen Blutgefässe).

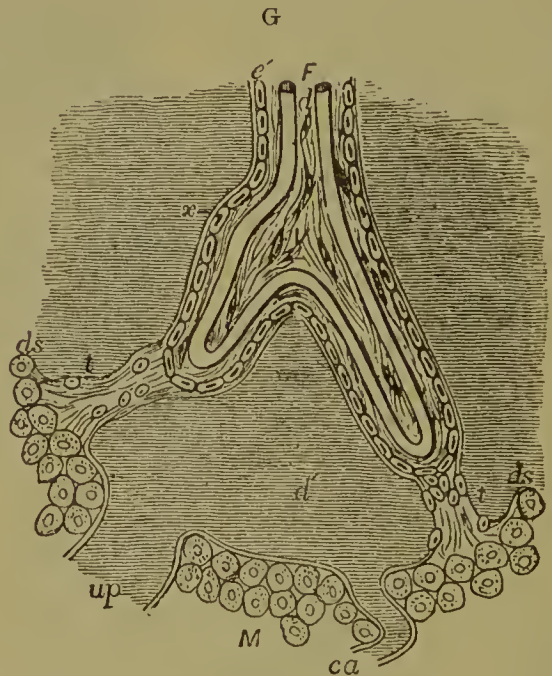


Fig. 135.

Die zweite Form, die scheibenförmige Placenta, ist den Nagethieren, den Insectivoren, den Fledermäusen und Halbaffen, den Affen und dem Menschen eigenthümlich. Hier ist der zur Placentabildung verwandte Theil der Chorionoberfläche klein; zum Ausgleich hierfür aber sind die Zottenbäume (Fig. 135 *F*) am kräftigsten ent-



wickelt; die Verbindung zwischen Placenta uterina (*M*) und Placenta foetalis (*F*) ist die innigste; die mütterlichen Bluträume (*d'*) sind, beim Affen und beim Menschen wenigstens, so colossal wie sonst nirgends ausgeweitet, so dass die Chorionzotten (*F*) in sie direct hineingesenkt zu sein und unmittelbar von mütterlichem Blut umspült zu werden scheinen.

Da wir uns gleich mit der menschlichen Placenta, welche diesem Typus angehört, ausführlicher beschäftigen werden, mögen einstweilen die wenigen Bemerkungen genügen.

Ich schliesse den Abschnitt mit einem Hinweis auf die hohe systematische Bedeutung der embryonalen Anhangsorgane, deren Verschiedenheiten MILNE-EDWARDS, OWEN und HUXLEY zu einer Eintheilung der Wirbelthiere benutzt haben, wie sie in § 6 des Repetitorium zu Kapitel VIII aufgestellt ist.

## 2. Die menschlichen Eihüllen.

Die Erforschung der ersten Entwicklungsstadien des Menschen, die sich in den vier Anfangswochen der Schwangerschaft vollziehen, ist mit ausserordentlichen Schwierigkeiten verbunden. Nur sehr ausnahmsweise gelangt der Embryologe in den Besitz junger menschlicher Eier, sei es, dass sie bei einer Section oder Operation in der Gebärmutter gefunden wurden, oder dass sie als Fehlgeburten in die Hände eines Arztes geriethen. In letzterem Falle sind die Eier oftmals schon längere Zeit abgestorben gewesen und in Folge dessen in Zersetzung begriffen. Endlich verlangt die gute Conservirung und genaue Untersuchung der kleinen und zarten Objecte einen nicht geringen Grad von Geschicklichkeit. So erklärt es sich, dass wir über den Befruchtungs- und Furchungsprocess, die Keimblätterbildung, die erste Anlage der Körperform, der Eihüllen und einer grossen Anzahl von Organen nur wenige, den Menschen betreffende Beobachtungen besitzen. Hier sind wir auf Schlüsse angewiesen, die sich aus der Entwicklung anderer Säugethiere ergeben. So nehmen wir an, dass die Befruchtung normaler Weise in dem erweiterten Anfangstheil der Eileiter stattfindet, dass hier Samenfäden, die sich vielleicht Tage und Wochen lang in den weiblichen Geschlechtsorganen lebend erhalten, das aus dem Eierstock austretende Ei erwarten, dass letzteres bereits gefurcht in die Höhle der Gebärmutter eintritt, sich in der Schleimhaut festsetzt und in den ersten Wochen der Schwangerschaft Keimblätter, die äussere Körperform und die Eihüllen nach den für Säugethiere bekannten Regeln bildet.

Einige Anhaltspunkte gewinnen wir erst vom Ende der 2. Woche an. In der Literatur findet sich eine von Jahr zu Jahr sich mehrende Anzahl von Keimblasen beschrieben, die meist von Fehlgeburten herrühren, 5—6 mm im Durchmesser haben und deren Alter man auf 10—15 Tage geschätzt hat. Auf sie gestützt können wir zwei Thatsachen als sicherstehend betrachten.

Erstens. Am Ende der 2. Woche liegt die Keimblase nicht mehr frei in der Höhle der Gebärmutter, sondern ist in eine besondere, durch Wucherung der Schleimhaut entstandene Kapsel eingeschlossen, über deren Entstehung es noch an sicheren Beobachtungen fehlt. Gewöhnlich nimmt man an, dass das Ei bei seinem

Eintritt in die Gebärmutter sich in eine Vertiefung der gewulsteten und in Umbildung zur Decidua begriffenen Schleimhaut einbettet, dass die Ränder der Grube hierauf um die Keimblase rings herum wachsen und unter einander zu einer geschlossenen Fruchtkapsel verschmelzen. Die Verschmelzung findet an einer der Anheftung gegenüber liegenden Stelle statt, die als Narbe bezeichnet worden ist und der Gefäße entbehrt, während solche ebenso wie die Uterindrüsen im übrigen Theil der herumgewucherten Schleimhaut vorkommen.



Fig. 136. Schwangerer Uterus einer Mehrgebärenden, welche sich am 40. Tage der Schwangerschaft getödtet hat Nach COSTE. Durch Eröffnung der vorderen Wand ist die Fruchtkapsel freigelegt. Das zur Entwicklung gelangte Ei entstammt einem GRAAF'schen Bläschen des linken Eierstocks. Denn dieser ist in Folge der Entwicklung eines wahren Körpers (Corpus luteum verum) im Vergleich zum rechten Eierstock stark vergrößert.

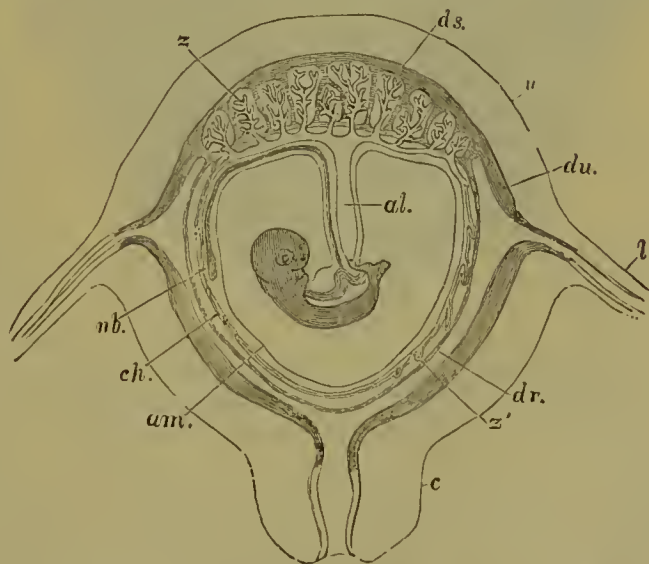
Eine gute Vorstellung von dem Aussehen der Fruchtkapsel auf einem allerdings schon etwas weiter vorgerückten Stadium gibt uns eine lehrreiche Abbildung des französischen Embryologen COSTE (Fig. 136). Sie zeigt uns den von vorn her weit geöffneten Uterus einer Mehrgebärenden, welche etwa am 40. Tage ihrer Schwangerschaft Selbstmord begangen hat. An seiner hinteren Wand und in der Gegend des Fundus springt ein starker Höcker hervor, die Fruchtkapsel, auf deren einer Seite die Einmündungsstelle des linken Eileiters in die Gebärmutterhöhle zu sehen ist. Die Schleimhaut der Gebärmutter ist reichlich von weiten Blutgefäßen durchzogen, welche sich auf die Fruchtkapsel fortsetzen und nur an ihrer vorderen Wand einen kleinen Bezirk freilassen, welcher der oben erwähnten Narbe entspricht. In der Kapsel liegt der 40 Tage alte Embryo mit seinen Hüllen lose eingeschlossen, wie Fig. 137 lehrt, welche nach demselben Präparat gezeichnet ist, nachdem durch einen circulären Schnitt die vordere Wand geöffnet und der so gebildete Lappen nach dem Cervicalcanal zurückgeschlagen war.

Während bei den Säugethieren nur der Theil der Gebärmutter-schleimhaut, welcher zur Placentabildung beiträgt, abgestossen wird, findet beim Menschen eine viel ausgebreitetere Abstossung der oberflächlichsten Schicht, nämlich an der ganzen Innenfläche der Uterus-



Fig. 137. Das in Fig. 136 abgebildete Präparat nach Eröffnung der Fruchtkapsel. Nach COSTE. Man sieht jetzt den eingeschlossenen Embryo mit seinen Hüllen, von welchen das Chorion durch einen Kreuzschnitt geöffnet und in vier Zipfeln zur Seite geschlagen ist. Der linke Eierstock mit seinem gelben Körper ist durch einen Längsschnitt halbirt und in seinen beiden Hälften auseinandergeklappt worden. Man sieht den Hohlraum des GRAAF'schen Bläschens durch Wucherungen seiner Wand wieder ausgefüllt.

höhle, statt. Man bezeichnet auch hier den sich ablösenden Theil als hinfällige Haut oder Decidua und unterscheidet an ihr drei Bezirke (Fig. 138), den um die Eiblaste herumgeschlagenen Theil als Decidua reflexa (*dr*), den Theil, welcher den Grund der Grube bildet, in der sich das Ei festgesetzt hat, als Decidua serotina (*ds*) und den übrigen Theil als Decidua vera (*du*). In der D. reflexa lernen wir eine Bildung kennen, welche in dieser vollständigen Weise nur dem Menschen und den Affen zukommt, während Anfänge einer solchen sich auch in anderen Abtheilungen, wie z. B. bei den Carnivoren, finden. Da die Fruchtkapsel anfangs die Höhle der Gebä-



*al* Allantoisstiell, *nb* Nabelbläschen, *am* Amnion, *ch* Chorion, *ds* Decidua serotina, *du* Decidua vera, *dr* Decidua reflexa, *l* Eileiter, *c* Cervix uteri, *u* Uterus, *z* Zotten der Placenta foetalis, *z'* Zotten des Chorion laeve.



mutter nicht vollständig ausfüllt, bleibt zwischen der *D. reflexa* und *D. vera* ein mit Schleim erfüllter Raum übrig.

Ein zweites und in mancher Hinsicht auffälliges Ergebniss ist, dass schon bei sehr jungen und kleinen Keimblasen, wie alle Befunde in übereinstimmender Weise lehren, ein wohlentwickeltes und zottenreiches Chorion angelegt ist. Die fast über die ganze Oberfläche des Eies verbreiteten Zotten erreichen eine Länge von 1 mm und stellen theils einfach cylindrische Erhebungen dar, theils sind sie schon mit seitlichen Aesten besetzt. Mit der Decidua sind sie an keiner Stelle Verwachsungen eingegangen. Wie das Chorion selbst, bestehen sie aus zwei Schichten, aus einer oberflächlichen, von der serösen Hülle abstammenden Epithellage, und aus einer Schicht von embryonalem Gallertgewebe, welches sich in die Achse der Zotten hinein erstreckt und schon hie und da auch Blutgefässe zu führen scheint.

Leider haben wir durch Untersuchung dieser jüngsten aller menschlichen Keimblasen über die im Innern des Chorion gelegenen Gebilde, über die übrigen Eihäute und die Embryonalanlage selbst nichts oder



Fig. 139. Menschlicher Embryo von 15—18 Tagen in seinen Hüllen. Nach COSTE. Die äussere Hülle, das Chorion, ist geöffnet und auseinandergeschlagen.

nur wenig erfahren. Denn ihr Inhalt ist meist pathologisch verändert oder zerfallen und zur Untersuchung ungeeignet. Erst von etwas älteren Keimblasen haben wir auch hierüber genaueren Aufschluss erhalten. Zu unserer Darstellung im Lehrbuch wollen wir den von COSTE nach vortrefflichen Abbildungen beschriebenen berühmten gewordenen menschlichen Embryo von 15—18 Tagen wählen (Fig. 139), obwohl man seitdem noch etwas jüngere gut erhaltene Embryonen aufgefunden und genau untersucht hat.

Der Embryo mit seinen Eihüllen ist aus der Fruchtkapsel nach Spaltung der *Decidua reflexa*

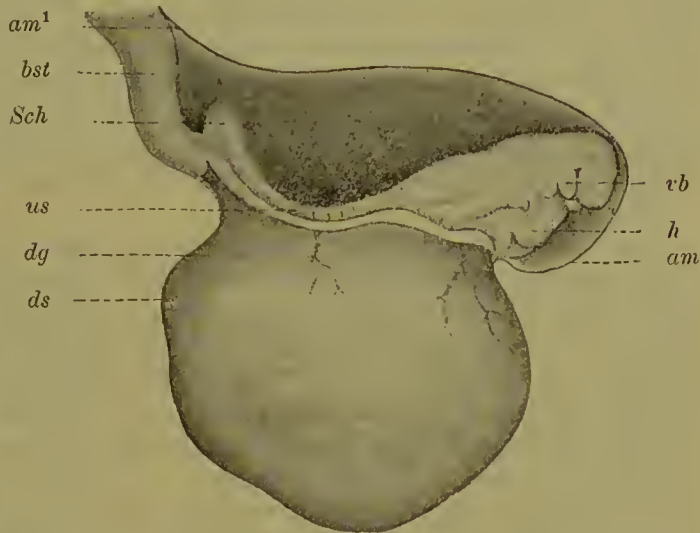
ganz herausgenommen. Die äusserste, an die *D. reflexa* angrenzende, aber mit ihr zu dieser Zeit nur lose verbundene fötale Eihaut, das Chorion, ist durch einen Kreuzschnitt geöffnet und seine 4 Lappen sind nach allen Seiten weit aus einandergeschlagen. Seine Aussenfläche ist überall mit kleinen, dicht gedrängt neben einander stehenden Zöttchen bedeckt, welche schon mehrfach Seitenästchen gebildet haben.

Das Chorion umschliesst zu dieser Zeit noch einen relativ ansehnlichen Hohlraum, das Keimblasencölom (siehe S. 123, 136), welches vom

Embryo mit seinem Amnion und Dottersack nur zum Theil angefüllt wird. Besonders zu beachten aber ist an unserem Präparat eine eigenthümliche Verbindung, welche bei menschlichen Embryonen zwischen ihrem hinteren Ende und dem Chorion durch einen kurzen, dicken Strang, den Bauchstiel (His), in ganz charakteristischer Weise hergestellt wird.

Eine stärkere Vergrößerung des Embryo mit seinem Bauchstiel, der am Ansatz am Chorion abgetrennt ist, gibt Fig. 140. Das Nervenrohr ist geschlossen; der Leib ist deutlich segmentirt (*us*); der Kopf lässt die Visceralbögen (*vb*) erkennen; hinter ihnen liegt in der Halsgegend das Herz als ein S-förmig gewundener Schlauch; die Darmanlage ist zum allergrössten Theil noch nicht zum Rohr geschlossen, sondern hängt noch in weiter Ausdehnung mit dem grossen Dottersack (*ds*) zusammen, in dessen Wand sich mehrere Vasa omphalo-mesenterica ausbreiten.

Fig. 140. Menschlicher Embryo der Fig. 139 von 15–18 Tagen, mit Dottersack, Amnion und Bauchstiel, vom Chorion abgetrennt und etwas stärker vergrössert. Nach COSTE aus His (Menschliche Embryonen).



His hat das untere Körperende gegen das Original etwas gedreht, um das in COSTE'S Fig. 4 von links her dargestellte Körperende zur Anschauung zu bringen. Das Chorion ist abgetrennt bei *am*<sup>1</sup>. *am* Amnion, *am*<sup>1</sup> die in einen Zipfel verlängerte Ansatzstelle des Amnion an das Chorion, *bst* Bauchstiel, *Sch* Schwanzende, *us* Ursegmente, *dg* Dottergefässe, *ds* Dottersack, *h* Herz, *vb* Visceralbogen.

Was endlich den Bauchstiel (*bst*) betrifft, so nimmt er ein wenig vor dem Schwanzende (*sch*) von der Bauchseite seinen Ursprung. Er besteht einmal aus einem Strang von Gallertgewebe, welches von der Beckendarmhöhle ausgeht, zweitens aus einem kleinen Epithelcanal, der durch Ausstülpung des Darmdrüsenblattes entstanden ist und der allerdings viel grösseren, blasenförmigen Allantois der Säugethiere entspricht, sowie drittens aus den Allantoisgefässen, die vom Embryo zum Chorion ihren Weg nehmen und sich an ihm mit vielen Aestchen ausbreiten. Endlich setzt sich auf den Bauchstiel auch noch das Amnion fort, welches sich nach hinten in einen feinen Zipfel (*am*<sup>1</sup>) verlängert und so unmittelbar bis an die Innenfläche des Chorion heranreicht.

Der Bauchstiel ist eine für den menschlichen Embryo eigenthümliche Bildung, deren Entstehung, wie der COSTE'sche Embryo zu lehren scheint, in erster Reihe mit einer etwas abweichenden Bildung des Amnion zusammenhängt. Aus dem Um-



stand, dass es nach hinten zipfelförmig (Fig. 140 *am*<sup>1</sup>) ausgezogen ist und mit der Spitze bis an das Chorion heranreicht, geht hervor, dass sein Verschluss beim menschlichen Embryo ganz am hinteren Ende des Körpers stattfindet und dass dabei gleichzeitig an der Verschlussstelle sich eine Verbindung mit dem Chorion dauernd erhält.

In zweiter Reihe theiligt sich an der Bildung des Bauchstiels die Allantois, deren etwas abweichende Entwicklung beim Menschen vielleicht mit der eben erwähnten Eigenthümlichkeit in der Bildung des Amnion in einem inneren Zusammenhang steht. Während bei den Säugethieren die Allantois (Fig. 127 *al*) eine grosse, gestielte Blase darstellt, die aus dem Bauchnabel hervowuchert, bis sie sich an die seröse Hülle (*sz*) anlegt und ihr nebst Bindegewebe die Nabelgefässe zuführt, kommt es beim Menschen zu keiner Zeit zur Entwicklung einer frei aus der Leibeshöhle heraushängenden Allantoisblase; sie ist von Anfang an und später ein unscheinbares Gebilde, das in den Bauchstiel eingeschlossen ist. Denn der letztere besteht, wie Querschnitte lehren: 1) aus der zipfelförmigen Verlängerung des Amnion, 2) unterhalb derselben aus reichlich entwickeltem, embryonalem Bindegewebe, 3) aus der Allantoisanlage, die nur einen sehr engen, von Epithel ausgekleideten Gang darstellt, 4) aus den Nabelgefässen, von welchen die Arterien dem Allantoisgang dicht anliegen, während die Venen näher dem Amnion verlaufen.

Die Frage, wie diese Theile entstanden sind, können wir im Hinblick auf die bei anderen Säugethieren bekannt gewordenen Verhältnisse wohl dahin beantworten: Sehr frühzeitig, wenn der Enddarm sich eben anzulegen beginnt, entsteht an seiner ventralen Seite als Anlage der Allantois ein zellenreicher Höcker, der nur eine kleine Ausstülpung des Darmdrüsenblattes einschliesst. Der Allantoishöcker wächst aber nicht frei, wie bei den übrigen Säugethieren (Fig. 127 *al*), in die Leibeshöhle hinein, sondern wuchert an der ventralen Bauchwand und von ihrer Umschlagsstelle in das Amnion an der ventralen Wand des letzteren (Fig. 140 *am*<sup>1</sup>) bis zur Anheftungsstelle am Chorion hin. Die Ausstülpung des Darmdrüsenblattes verlängert sich hierbei zum engen Allantoisgang; eine mächtige Bindegewebswucherung führt die Nabelgefässe mit sich zum Chorion heran, breitet sich dann in der bekannten Weise an seiner Innenfläche aus und dringt in die Zotten der serösen Hülle hinein.

Es benutzt also die Allantois bei ihrer Entwicklung, anstatt frei an die seröse Hülle heranzuwachsen, die schon vorhandene Verbindung, welche zwischen ihr und dem Embryo durch das zipfelförmig verlängerte Amnion (*am*<sup>1</sup>) hergestellt wird. Dieser Entwicklungsmodus aber lässt sich vielleicht daraus herleiten, dass das hintere Ende des Embryo beim Menschen, wie die Figuren 139 und 140 zeigen, durch die Nahtstelle des Amnion dicht an der serösen Hülle fixirt ist, wodurch die Allantois bis zu dieser nur eine kurze Strecke zu wuchern hat.

Während die ersten Anfänge der menschlichen Entwicklung vielfach noch in Dunkel gehüllt sind, besitzen wir befriedigendere Einblicke in die Veränderungen, welche die embryonalen Hüllbildungen beim Menschen von der 3. Woche an erleiden. Wir betrachten der Reihe nach: 1) das Chorion, 2) das Amnion, 3) den Dottersack, alsdann 4) die von der Schleimhaut der Gebärmutter gelieferten Deciduae, endlich 5) den Mutterkuchen und 6) die Nabelschnur.

**1. Das Chorion** ist in den ersten Wochen der Schwangerschaft fast auf seiner ganzen Oberfläche mit Zotten bedeckt (Fig. 129<sup>5</sup> *chz*, S. 134 und Fig. 139) und mit Endästen der Nabelgefäße versehen. Nachdem sein Wachsthum eine Zeit lang gleichmässig fortgeschritten ist, beginnen vom Anfang des 3. Monats an sich Unterschiede auszubilden zwischen dem Theil, welcher der Uteruswand, die zur *Decidua serotina* wird, direct anliegt, und zwischem dem übrigen grösseren Theil, welcher von der *Decidua reflexa* umwachsen worden ist (Fig. 138). Während an diesem die Zotten (*z'*) in ihrem Wachsthum einen Stillstand erfahren, nehmen sie an jenem ausserordentlich an Grösse zu und gestalten sich zu langen und an ihrer Basis dicken, baumartig verzweigten Gebilden (*z*), die weit über die Oberfläche der sie tragenden Membran, zu Büscheln vereint, hervorspringen und in Gruben der mütterlichen Schleimhaut (*ds*) hineinwachsen. Man unterscheidet daher diesen Theil, mit dem wir uns bei Untersuchung der reifen Placenta noch genauer beschäftigen werden, als *Chorion frondosum* von dem übrigen Abschnitt, dem *Chorion laeve* oder dem glatten Chorion. Der Ausdruck „glattes Chorion“ ist, streng genommen, nicht ganz zutreffend. Von den anfangs überall entwickelten Zöttchen bleiben auch später einige auf dem *Chorion laeve* erhalten, namentlich in der Umgebung des Mutterkuchens. Sie wuchern in die *Decidua reflexa* hinein, eine feste Verbindung mit ihr bewerkstellend (Fig. 138).

Gleichzeitig hat sich noch ein zweiter Gegensatz zwischen *Chorion frondosum* und *Chorion laeve* ausgebildet. Im Bereich des letzteren beginnen die von den *Arteriae umbilicales* abstammenden Blutgefäße mehr und mehr zu verkümmern, während ersteres immer reicher mit Blutgefäßen versorgt wird und schliesslich allein die Endausbreitung der *Arteriae umbilicales* trägt. So wird der eine Abschnitt gefässleer, der andere ausserordentlich gefässreich und Ernährungsorgan des Embryo.

In histologischer Hinsicht besteht das *Chorion laeve*, das bei Betrachtung von der Fläche dünn und durchscheinend ist, 1) aus einer Membran von Gallertgewebe, das sich später in fötales Bindegewebe umwandelt, und 2) aus einer Epitheldecke, welche mit der ursprünglichen serösen Hülle identisch ist.

**2. Das Amnion** (*am*) liegt gleich nach seiner Entstehung der Oberfläche des Embryo (Fig. 139, 140) dicht auf; der von ihm gebildete Sack dehnt sich aber bald, indem sich *Liquor amnii* in seiner Höhle ansammelt (Fig. 129<sup>5</sup>), in weit stärkerem Maasse aus als bei anderen Säugethiere und füllt schliesslich die ganze Eibläse aus, sich überall der Innenwand des *Chorion* (*ch*) dicht anschmiegend (Fig. 138). Seine Wand ist ziemlich dünn und durchscheinend und besteht wieder, wie das *Chorion*, aus einer Epithel- und einer Bindegewebsschicht. Das Epithel, aus dem äusseren Keimblatt hervorgegangen, kleidet die Amnionhöhle von innen aus und geht am Hautnabel in die Epidermis des Embryo über; an der Uebergangsstelle ist es geschichtet, sonst eine einfache Lage von Pflasterzellen. Die Bindegewebsschicht ist dünn und hängt am Nabel mit der Lederhaut zusammen.

Das Amnion- oder Fruchtwasser ist schwach alkalisch und enthält etwa 1% feste Bestandtheile, unter welchen Eiweiss, Harn-



stoff und Traubenzucker gefunden werden. Seine Menge ist im 6. Monat der Schwangerschaft am bedeutendsten und beträgt oft nicht weniger als 1 Kilogramm, hierauf nimmt es bis zur Geburt etwa um die Hälfte in demselben Maasse ab, als der Embryo durch ein stärkeres Wachstum mehr Raum für sich beansprucht. Unter abnormen Verhältnissen kann die Ausscheidung des Fruchtwassers eine noch bedeutendere werden und zu einer Art Wassersucht des Amnion oder zum Hydramnion führen.

**3. Der Dottersack** (das Nabelbläschen, *Vesicula umbilicalis*) schlägt beim Menschen eine entgegengesetzte Entwicklungsrichtung als das Amnion ein; während dieses sich immer mehr vergrößert, schrumpft er zu einem der Beobachtung sich leicht entziehenden Gebilde zusammen. Bei den menschlichen Früchten der 2. und 3. Woche (Fig. 139, 140) füllt er (*ds*) die Keimblase etwas mehr als zur Hälfte aus und ist von dem noch als Rinne vorhandenen Darm nicht abgegrenzt. An etwas älteren Embryonen (Fig. 141) ist er ein ziemlich ansehnliches, ovales Bläschen, das durch einen kurzen, dicken Stiel oder Dottergang mit der Mitte der jetzt zum Rohr umgewandelten Darmanlage verbunden ist. Durch die *Vasa omphalomesenterica* wird er mit Blut versorgt. In der 6. Woche (Fig. 137) ist der Dottergang oder *Ductus omphaloentericus* zu einem langen, dünnen Rohr ausgewachsen, welches früher oder später seinen Hohlraum verliert und sich zu einem soliden Epithelstrang umgestaltet.



Fig. 141. Menschlicher Embryo aus der 4. Woche. Geschenk des Herrn Prof. VEIT.

Ihm sitzt das kleine Nabelbläschen, welches von jetzt ab, zumal im Vergleich zu dem stark wachsenden Embryo, immer unscheinbarer wird, als eiförmiges Gebilde an (Fig. 138 *nb*). Da jetzt das Amnion in Folge stärkerer Ansammlung von Flüssigkeit die ganze Keimblase ausfüllt (Fig. 138), hat es den Dottergang und den Allantoisstrang (*al*) gemeinsam eingehüllt und gleichsam mit einer Scheide (Amnionscheide) umgeben. Das so entstandene Gebilde, der Nabelstrang, *Funiculus umbilicalis*, stellt jetzt die einzige Verbindung dar zwischen dem in der

Amnionflüssigkeit frei schwimmenden Embryo und der Wand der Keimblase. Seine Anheftung an letzterer fällt stets zusammen mit der Stelle, an welcher sich der Mutterkuchen entwickelt.

Das Nabelbläschen ist durch die Vergrößerung des Amnion ganz an die Oberfläche der Keimblase gedrängt, wo es zwischen Amnion (*am*) und Chorion (*ch*) in einiger Entfernung von der Ansatzstelle des Nabelstranges eingeschlossen ist. Hier erhält es sich bis zur Zeit der Geburt, wenn auch in einem ganz rudimentären Zustand und ist nur bei sorgsamer Untersuchung gewöhnlich mehrere Centimeter vom Raude der Placenta entfernt aufzufinden. Im längsten Durchmesser misst es nur 3—10 mm.

**4. Die Deciduae** oder hinfälligen Eihäute nehmen ihre Entstehung aus der Schleimhaut der Gebärmutter, die ihre Structur während der Schwangerschaft in einem sehr hohen Grade verändert.

Im Zustande der Ruhe stellt die Schleimhaut eine etwa 1 mm dicke, weiche Schicht dar, welche der Musculatur (*M*) der Gebärmutter, der hier eine Submucosa fehlt, unmittelbar und unverschiebbar aufsitzt (Fig. 142). Sie wird von zahlreichen tubulösen Uterindrüsen (*Glandulae utriculares*, *Gl. u*) durchsetzt, die mit kleinen Oeffnungen an der Oberfläche beginnen und dicht bei einander in geschlängeltem Verlaufe bis zur Musculatur (*M*) gerade herabziehen, um daselbst häufig dichotom getheilt zu enden. Schleimhaut und Drüsen werden von flimmernden Cylinderzellen ausgekleidet. Das die Drüsen trennende Bindegewebe ist ausserordentlich reich an Zellen, die theils spindelförmig, theils rundlich sind.

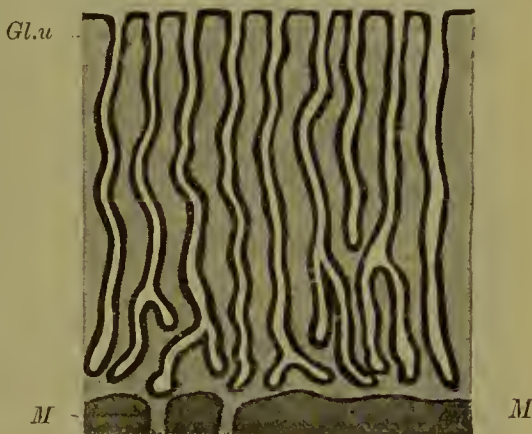


Fig. 142. Querschnitt durch die Schleimhaut der Gebärmutter. Nach KUNDRAT und ENGELMANN.

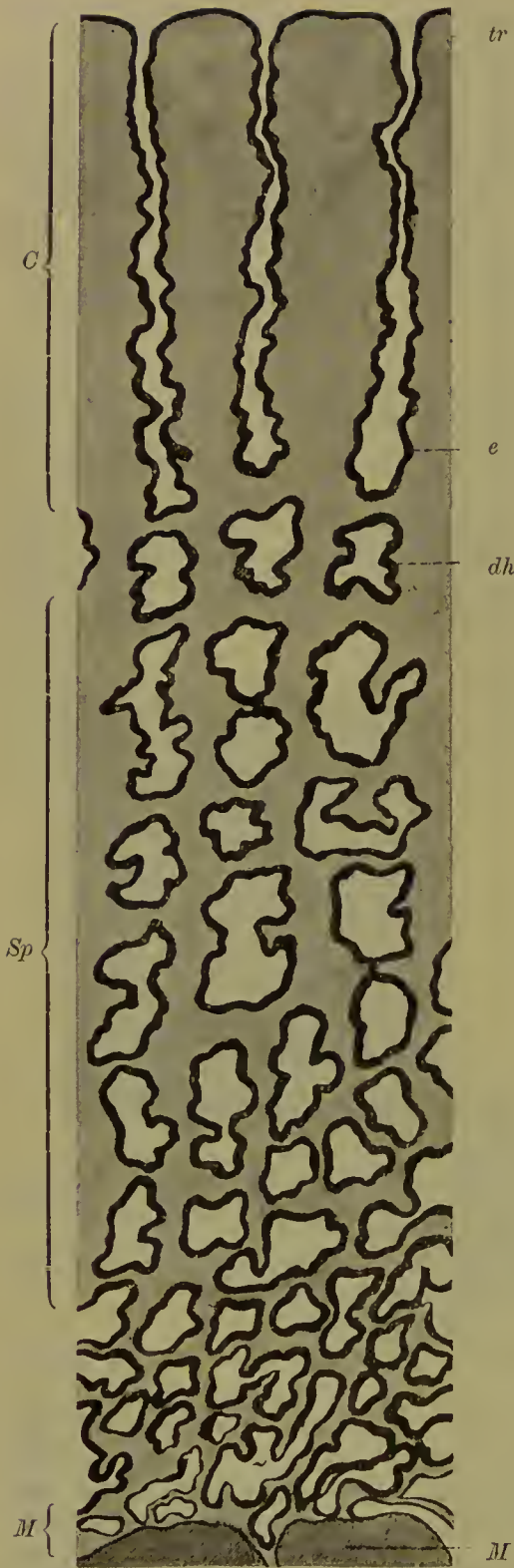
*Gl.u* Uterindrüsen, *M* Muskelschicht der Gebärmutter.

Vom Beginn der Schwangerschaft an erleidet die Schleimhaut sehr tief eingreifende Veränderungen, die jedes einzelne Gewebe betreffen und nach den Regionen, die schon früher als *Decidua vera*, *D. reflexa* und *D. serotina* unterschieden wurden, etwas verschieden ausfallen.

In dem Bereich der *Decidua vera* nimmt mit dem Beginn der Schwangerschaft die Schleimhaut an Dicke zu, bis sie 1 cm und darüber misst, und zwar bis zu der Zeit, wo das wachsende Ei sich den Wandungen der Gebärmutter vollständig anlegt, also ungefähr bis zum Ende des 5. Monats. Von da an beginnt gewissermaassen ein zweites Stadium, in welchem sie sich wieder unter dem Druck der wachsenden Frucht verdünnt und schliesslich nur noch 1—2 mm dick ist. Hierbei verändern sich sowohl die Drüsen als auch das Drüsenzweischengewebe.

Im ersten Stadium vergrössern sich die Uterindrüsen, die anfangs gleichmässig dicke Röhren sind, und weiten sich





amentlich in ihrer mittleren und unteren Partie aus (Fig. 143); während sie nach ihrer Ausmündung zu geradgestreckt und mehr in die Länge gezogen sind, legen sie sich mehr nach abwärts in spirale Windungen, die mit Buchten und Aus-sackungen bedeckt werden. Auf einem Durchschnitt kann man daher jetzt 2 Schichten an der Decidua vera unterscheiden: 1) eine äussere, compactere und zellenreichere Schicht (*C*) und 2) eine tiefere, ampulläre und spongiöse Schicht (*Sp*). In der compacten Schicht sieht man die Drüsen als geradgestreckte, parallel verlaufende Kanäle. In Folge einer stärkeren Wucherung des Zwischen-gewebes sind sie weiter auseinandergerückt; an der Oberfläche beginnen sie mit erweiterten, trichterförmigen Grübchen (*tr*), daher die Oberfläche einer von der Mus-culatur abgezogenen Schleimhaut wie sieb-förmig durchbrochen aus-sieht.

In der spongiösen Schicht (*Sp*) stösst man auf zahlreiche, über einander gelagerte, unregelmässige, buchtige Hohlräume (*dh*), deren Weite bis zur Mitte der Schwanger-schaft beständig zunimmt und die schliesslich nur noch durch dünne Septen und Balken des Grund-gewebes getrennt sind. Das Bild erklärt sich aus dem Umstande, dass die Drüsen sich in ihren mitt-leren Theilen stark geschlängelt und buchtig erweitert haben. Das flimmernde Cylinder-epithel von der Schleimhaut der Gebär-mutter schwindet nach und nach an der Oberfläche vollständig; auch in den Drüsen erleidet es tiefgreifende Veränderungen. In den ersten Mo-naten werden noch alle Hohlräume von ihm überzogen, was bei ihrer *M* Vergrösserung eine lebhaft

Fig. 143. Querschnitt durch die Schleimhaut einer Gebärmutter am Beginn der Schwangerschaft. Nach KUNDRAT und ENGELMANN.

*C* compacte Schicht, *Sp* spongiöse Schicht, *M* Muskulatur der Gebärmutter, *tr* trichterförmige Ausmündung der Uterindrüsen, *e* erweiterte Stelle, *dh* durch Schlängelung und Ausbuchtung der wuchernden Drüsen entstandene Ampulle.

vermehrung voraussetzt. Dabei gehen die ursprünglich langen Cylinderzellen theils in kleine, würfelförmige, theils in breite, platte Gebilde über, mit Ausnahme der an die Muskelhaut angrenzenden Drüsenabschnitte, in welchen die Zellen mehr oder minder bis zum Ende der Schwangerschaft ihre normale Gestalt bewahren und später zur Regeneration der Epitheldecke der Uterusschleimhaut dienen. Im 4. und 5. Monat findet man noch alle Hohlräume bis zu den Drüsenmündungen von einem schmalen Saume würflicher bis platter Epithelzellen ausgekleidet.

Im Zwischendrüsengewebe gehen gleichfalls im ersten Stadium lebhaft Wucherungsprocesse, namentlich in der oberen compacten Schicht, vor sich. Es bilden sich in dieser 30—40  $\mu$  grosse, kugelige Gebilde, die von FRIEDLÄNDER Deciduazellen genannt worden sind. Sie liegen an manchen Stellen so dicht bei einander, dass sie in Folge dessen und wegen ihrer Form einem Epithel sehr ähnlich aussehen. In der spongiösen Schicht finden sie sich gleichfalls, werden aber in den Balken und Septen mehr längsgestreckt und spindelig.



Fig. 144. Querschnitt durch die Eihäute und die Gebärmutter am Rande der Placenta aus dem 6. Monat der Schwangerschaft. Nach LEOPOLD.

*M* Musculatur der Gebärmutter, *Dv* Decidua vera, *C* compacte, *Sp* spongiöse Schicht derselben, *Dr* Decidua reflexa, *ch* Chorion, *bl* Blutgefässe der compacten Schicht, *dh* erweiterte Drüsenräume, *de* in Zerfall begriffenes Drüsenepithel derselben, *rz* Riesenzellen in der compacten Schicht.

Im zweiten Stadium, in welchem die Decidua vera vom 6. Monat an erheblich dünner wird und durch den Druck der wachsenden Frucht von 1 cm bis zu 2 mm Durchmesser allmählich abnimmt, gehen in den einzelnen oben angeführten Theilen mancherlei Rückbildungsprocesse vor sich (Fig. 144). Die Drüsenmündungen, welche die siebformige Beschaffenheit der Innenfläche der Decidua bedingten, werden immer schwerer zu erkennen und verstreichen schliesslich vollständig. Die innere compacte Schicht (*C*) nimmt eine gleichmässige, dichte, lamellöse Beschaffenheit an, da



durch den Druck die in ihr gelegenen Drüsenhöhlräume vollständig zusammengepresst werden und dann unter Schwund ihres Epithels verlöthten. In der spongiösen Schicht (*Sp*) bleiben die Drüsenhöhlräume (*dh*) erhalten, werden aber in Folge des Drucks in Spalträume umgewandelt, die zur Wand der Gebärmutter parallel gestellt und durch Scheidewände getrennt sind, die im Verhältniss zu früheren Monaten der Schwangerschaft sich noch sehr verschmächtigt haben. Die an die compacte Schicht angrenzenden Drüsenräume haben ihr Epithel verloren oder zeigen Zellentrümmer (*de*) und eine von feinen Körnchen durchsetzte, schleimige Masse; nach der Musculatur der Gebärmutter zu besitzen sie dagegen noch ein gut erhaltenes, kurz-cylindrisches bis würfelförmiges Epithel.

Die *Decidua reflexa* bietet in ihrem Bau grosse Uebereinstimmung mit der *Decidua vera* dar. Dass sie aus letzterer durch Faltenbildung hervorgegangen ist, lässt sich, wie KUNDRAT mit Recht hervorgehoben hat, namentlich aus dem Umstand schliessen, dass sich in den ersten Monaten der Schwangerschaft die Mündungen der Uterindrüsen wenigstens an der Uebergangsstelle in die *D. vera* auf ihren beiden Flächen vorfinden.

Nach Untersuchungen von SEDGWICK MINOT verfällt die *Decidua reflexa* schon vom 2. Monat an einer hyalinen Degeneration, die im 3. Monat beträchtlich fortgeschritten ist und im 6. und 7. Monat zu einem vollständigen Schwund durch Resorption führt.

Der 3. Abschnitt der Uterusschleimhaut oder die *Decidua serotina* erfährt mit ihren Drüsen in den ersten Monaten der Schwangerschaft ähnliche Veränderungen wie die *D. vera*. Durch innige Vereinigung mit dem Chorion frondosum wandelt sie sich zu einem Ernährungsorgan für den Embryo, zu dem Mutterkuchen oder der Placenta, um.

**5. Die Placenta** ist ein sehr blutgefässreiches, sich schwammig oder teigig anfühlendes, scheibenförmiges Gebilde, das auf dem Höhepunkt seiner Entwicklung 15—20 cm im Durchmesser misst, 3—4 cm dick ist und etwas mehr als 500 gr wiegt. Ihre, dem Embryo zugekehrte Fläche ist concav (Fig. 138) und, da sie einen Ueberzug vom Amnion (*am*) besitzt, vollkommen glatt; dagegen ist die der Uteruswand convex aufsitzende Fläche nach ihrer Ablösung bei der Geburt uneben und wird durch tiefe Furchen in einzelne Lappen oder Cotyledonen zerlegt.

Der normale Sitz der Placenta ist in der Mehrzahl der Fälle am Grunde der Gebärmutter (am Fundus uteri), wo sie bald mehr nach der linken, bald mehr nach der rechten Seite zu entwickelt ist. In Folge dessen kann durch sie entweder die eine oder die andere Ausmündung des Eileiters zugedeckt und verschlossen werden. (Vgl. Fig. 136.) In selteneren Fällen ist die Placenta, anstatt am Grunde, weiter nach abwärts nach dem inneren Muttermund zu mit der Wand der Gebärmutter verbunden. Es rührt dies daher, dass das befruchtete Ei, wenn es aus dem Eileiter in die Gebärmutterhöhle gelangt, in Folge abnormer Verhältnisse weiter nach abwärts herabsinkt, anstatt sich gleich an der Schleimhaut festzusetzen. Zuweilen findet die Anheftung erst ganz unten in unmittelbarer Nähe des inneren Muttermundes statt, den sie entweder theilweise oder ganz verschliesst. Diese Anomalie ist als *Placenta praevia* (*lateralis* oder *centralis*) bekannt

und stellt ein gefährliches Vorkommniss dar, weil der regelrechte Verlauf der Geburt gestört wird.

Bei der Untersuchung der feineren Structur der Placenta, die auf grössere Schwierigkeiten stösst, da sie ein sehr weiches und von zahlreichen, weiten Bluträumen durchsetztes Organ ist, gehen wir am besten von ihrer Zusammensetzung aus 2 Theilen aus, aus einem Theil, (Placenta foetalis), der von Seiten des Embryo, und einem anderen Theil, (Pl. uterina), der von Seiten der Mutter geliefert wird.

Die Placenta foetalis ist der mit verzweigten Zotten reich bedeckte Theil des Chorion (Chorion frondosum). Die Zotten (*z*) erheben sich, zu grösseren Büscheln oder Cotyledonen vereint, von der derben Membrana chorii (*m*); sie bestehen 1) aus grösseren Hauptstämmen (*Z*), die in gerader Richtung von der Membrana chorii ausgehen und sich mit ihren Enden (*h*<sup>1</sup>) in die gegenüberliegende Placenta uterina einsenken und fest verbinden, und 2) aus zahlreichen, unter rechtem oder spitzem Winkel nach allen Seiten entspringenden Nebenästen (*f*), die ihrerseits wieder mit feinen Zweigen bedeckt sind. Auch von diesen ist ein kleiner Theil (*h*<sup>2</sup>) mit seinen Enden mit dem Gewebe der Placenta uterina verwachsen (LANGHANS), so dass eine Trennung des kindlichen und des mütterlichen Antheils nur durch gewaltsame Zerreiung bewerkstelligt werden kann. Daher hat KÖLLIKER in passender Weise die Verzweigungen der Chorionzotten in Haftwurzeln (*h*<sup>1</sup>, *h*<sup>2</sup>) und in freie Ausläufer (*f*) unterschieden.

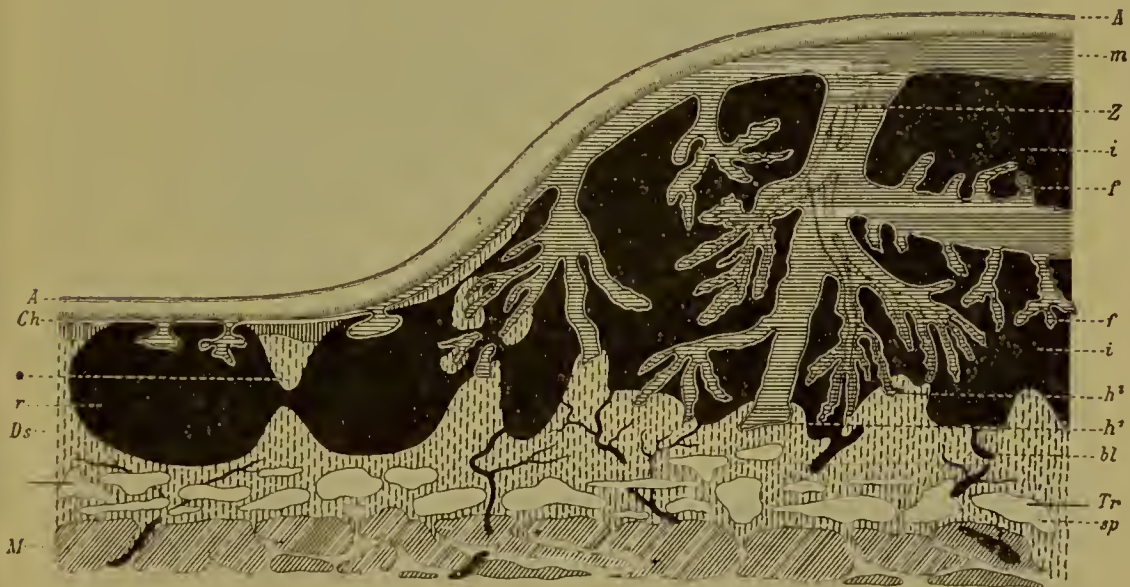


Fig. 145. Schematischer Querschnitt durch die menschliche Placenta aus der Mitte des 5. Monats. Nach LEOPOLD.

Auf die Musculatur der Gebärmutter (*M*) folgt die spongiöse Schicht der Decidua serotina (*sp*), in welcher bei der Geburt die Abtrennung der Placenta an der mit zwei Strichen bezeichneten Trennungslinie vor sich geht; daran schliesst sich die compacte Schicht, welche als Placenta uterina bei der Geburt abgestossen wird. Sie besteht aus der Basalplatte (WINKLER), \* Schlussplatte, *i* intervillösen Bluträumen, *bl* den zuführenden Arterien, *r* dem Randsinus. In die Placenta uterina ist die Placenta foetalis hineingewachsen, bestehend aus der Membrana chorii (*m*) und den von ihr ausgehenden Zotten (*Z*), an denen man die Haftwurzeln (*h*<sup>1</sup>, *h*<sup>2</sup>) und die freien Ausläufer (*f*) unterscheidet. Das Chorion ist nach innen noch vom Amnion (*A*) überzogen.



Zu jedem Chorionbäumchen begibt sich von den in der Membrana chorii verlaufenden Theilästen des Nabelarterie (Art. umbilicalis) ein Gefäss, das sich, der Verzweigung des Bäumchens entsprechend, in feinere Aeste auflöst; die aus diesen hervorgehenden Capillarnetze sind ganz oberflächlich unter dem Zottenepithel gelegen. Aus ihnen sammelt sich das Blut in abführende Gefässe, die sich zu einem aus dem Chorionbäumchen wieder austretenden, einfachen Hauptstamm verbinden. Somit ist das Gefässsystem der Placenta foetalis ein vollkommen abgeschlossenes. Eine directe Vermischung von kindlichem und mütterlichem Blut kann in keiner Weise stattfinden; dagegen ist die Vorbedingung zu einem leichten Austausch flüssiger und gasförmiger Blutbestandtheile durch die ganz oberflächliche Lage der dünnwandigen und sehr weiten Capillaren gegeben.

Ueber das Epithel der Membrana chorii und der Zotten stimmen alle neueren Beobachter darin überein, dass man an ihm 2 Schichten mit Deutlichkeit unterscheiden kann (Fig. 146): 1) eine der Zottengallerte und der bindegewebigen Membrana chorii unmittelbar aufliegende Zellschicht (LANGHANS), in welcher sich einzelne Zell-

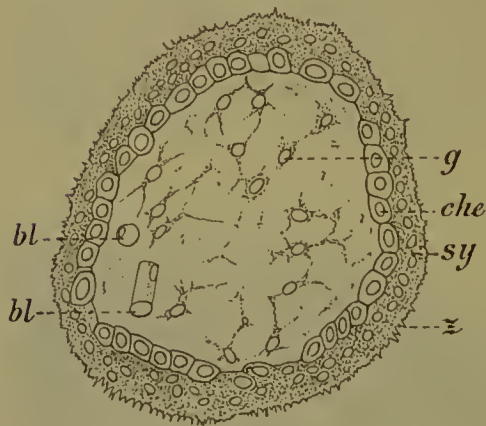


Fig. 146. Querschnitt durch eine Chorionzotte des in Fig. 141 abgebildeten menschlichen Embryo.

*g* Gallertgewebe, *che* Chorionepithel, *sy* Syncytium, *z* Zäckchen an der Oberfläche des Syncytium, *bl* Blutgefässcapillaren.

individuen abgrenzen lassen, und welche wir kurzweg und ausschliesslich als das Chorion- und Zottenepithel (*che*) bezeichnen wollen, und 2) eine vielkernige, protoplasmatische Schicht (*sy*). In dieser sind getrennte Zellen auf keine Weise zur Anschauung zu bringen. Es kann daher als das Chorion- und Zottensyncytium (*sy*) vom Zottenepithel unterschieden werden. Es hat die Neigung, sich in Osmiumsäure und Farbstoffen intensiver als das Epithel zu färben. In ihm finden sich kleinere und stärker granulirte Kerne als im Epithel, ferner aber auch Vacuolen. In allen diesen Eigenschaften gleicht das Zottensyncytium ausserordentlich der vielkernigen Protoplasmaschicht, in welche bei manchen Säugethieren

sich das Epithel der Gebärmutter Schleimhaut umwandelt, wenn sich ihm die Keimblase anlagert und dabei das Chorion fest und dauernd mit ihm verlöthet (STRAHL, LÜSEBRINK, SELENKA etc.). Beide Epithelschichten setzen sich beim Menschen wie bei Säugethieren ziemlich scharf gegen einander ab.

Schon bei 4 Wochen alten menschlichen Eiern ist der doppel-schichtige Ueberzug des Chorion und seiner Zotten deutlich vorhanden. In späteren Monaten erfährt er bemerkenswerthe Veränderungen, die in den einzelnen Bezirken, an der Basalplatte des Chorion frondosum, am Chorion laeve und an den Zotten verschieden ausfallen. Was zuerst die tiefere Schicht oder das Chorionepithel betrifft, so verdickt es sich im Bereich der Basalplatte des Chorion frondosum zu einzelnen, unregelmässigen Herden, während es dazwischen zu einer einfachen Zellenlage verdünnt ist. „An den Zotten wird die Epithel-

schicht nach dem 1. Monat immer unansehnlicher und ist nach dem 4. Monat nur noch an wenigen isolirten Herden, den von LANGHANS und KASTSCHENKO sorgfältig beschriebenen Zellknoten, vorhanden“ (MINOT). Am Chorion laeve endlich bleibt es in ganzer Ausdehnung und in einer Dicke von 2—3 Zellenlagen erhalten. Die äussere Schicht oder das Chorionsyncytium steht in seiner Ausbreitung zum Epithel meist in einem Gegensatz. Wo dieses am besten entwickelt ist, wird es rückgebildet, und umgekehrt. So fehlt im Bereich des Chorion laeve vom 7. Monat an jede Spur von einem Syncytium, an den Zotten dagegen bildet es einen continuirlichen Ueberzug, in

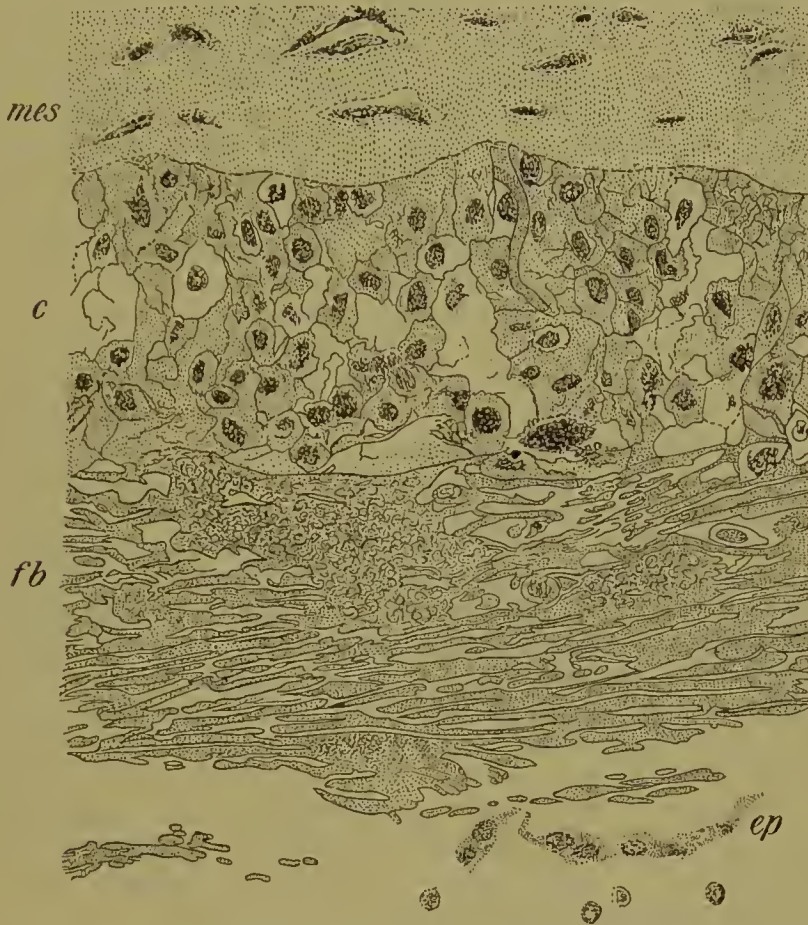


Fig. 147. Placentales Chorion von einem siebenmonatlichen Fötus. Querschnitt durch das Ektoderm und den angrenzenden Theil des Stroma. Vergr. 445 mal. Nach SEDG. MINOT.

*mes* mesodermales Stroma, *c* Zellschicht, *fb* Fibrinschicht, *ep* Reste des Epithels.

welchem sich hier und da besondere Verdickungen, die sogenannten Proliferationsinseln, ausbilden. An vielen Stellen ist es einer merkwürdigen Metamorphose unterworfen; es wandelt sich in eine hyaline, eigenthümlich glänzende Substanz um, die von zahlreichen Spalten und Lücken durchsetzt wird und daher von LANGHANS den Namen „canalisirtes Fibrin“ erhalten hat. Seine Menge nimmt mit dem Alter der Placenta zu.

Lagen canalisirten Fibrins, dessen Entstehung übrigens von manchen Autoren auf einen Niederschlag von Fibrin aus der Blutbahn



der intervillösen Räume zurückgeführt wird, finden sich sowohl an der Oberfläche der Zotten, als auch an der Basalplatte des Chorion frondosum. Eine Vorstellung von der eigenthümlichen Bildung, welche mir in histologischer Hinsicht noch keineswegs aufgeklärt zu sein scheint, gibt die obige Fig. 147, welche der Entwicklungsgeschichte von SEDG. MINOT entnommen ist.

Vor Erörterung der Frage nach der Herkunft und Bedeutung der zwei im Ueberzug des Chorion unterschiedenen Schichten ist es zweckmässig, uns noch zuvor mit dem Bau des zweiten Bestandtheils des Mutterkuchens, der Placenta uterina, bekannt zu machen. Die Placenta uterina entwickelt sich aus dem als Decidua serotina unterschiedenen Theil der Uterusschleimhaut. Sie löst sich bei der Geburt, wie der entsprechende Theil der Decidua vera, von der Innenfläche der Gebärmutter an der in Fig. 145 angegebenen Trennungslinie ab, indem die dünnen Bindegewebssepten der unter ihr gelegenen, spongiösen Schicht einreißen. Sie bildet alsdann eine dünne Membran von nur 0,5—1 mm Dicke, die Basalplatte WINKLER's, und stellt einen vollständigen Ueberzug über der Placenta foetalis her, welche durch sie unseren Blicken bei der Lösung der Eihäute entzogen wird. Am Rande geht sie unmittelbar in die Dec. vera und reflexa über.

Ihre der Gebärmutter zugewandte Fläche wird durch tiefe Furchen in einzelne Abtheilungen zerlegt. Den Furchen entsprechend nehmen von der entgegengesetzten Fläche der Membran stärkere und schwächere bindegewebige Scheidewände, die Septa placentae (Fig. 138, (S. 143), ihren Ursprung und dringen zwischen die Chorionbäumchen (Fig. 138 z) hinein; sie vereinigen immer eine kleine Anzahl derselben zu einem Büschel oder einem Cotyledon. Denken wir uns die Cotyledonen vollständig herausgelöst, so würde an der Placenta uterina eine ihnen entsprechende Anzahl von unregelmässigen Fächern entstehen. Dieselben sind noch durch feinere, von der Membran und den Septen ausgehende Bindegewebswucherungen in kleinere und weniger tiefe Abtheilungen zerlegt. Die Septen reichen in der Mitte der Placenta mit ihrem Rande nicht bis zum Ursprung der Zottenbäumchen heran, wohl aber ist dies in einem schmalen, peripheren Bezirk der Fall, wo sie unmittelbar an die Membrana chorii (Fig. 145 m) anstossen und sich unter ihr zu einer dünnen und fest anliegenden, von den Ursprüngen der Zotten durchbohrten Membran verbinden, der Schlussplatte\* (WINKLER), [Decidua placentalis subchorialis (KÖLLIKER), subchorialer Schlussring (WALDEYER)].

Das bindegewebige Gerüst der Placenta uterina besitzt im Allgemeinen die Eigenschaften der compacten, zellenreichen Schicht der Decidua vera und reflexa, zeigt aber eine Verschiedenheit in dem Auftreten einer ganz besonderen Zellenform, der sogenannten Riesenzellen. Es sind dies grosse, graugelb erscheinende Protoplasmaschollen mit 10—40 Kernen, die im 5. Monat sich zu entwickeln beginnen und in der Nachgeburt in grossen Mengen gefunden werden; theils liegen sie hier in der Basalplatte, theils in den Septen, gewöhnlich in unmittelbarer Nachbarschaft der grossen Gefässe; sie kommen aber auch vereinzelt in der spongiösen Schicht der Decidua serotina und selbst zwischen den angrenzenden Muskelbündeln der Gebärmutter vor.

Die grössten Schwierigkeiten bei der Untersuchung der Placenta uterina bereiten ihre Blutbahnen. Zahlreiche Arterienstämme (Fig. 145 bl)

treten durch die Muskelhaut der Gebärmutter hindurch und gelangen durch die spongiöse Schicht in die Basalplatte der Placenta uterina, wo sie ihre Muskelschicht verlieren und nur noch von Endothel ausgekleidete, weite Röhren darstellen. Aus der Basalplatte dringen sie, spirale Windungen beschreibend, in die Septa placentae ein. Von hier lassen sie sich als geschlossene Gefässe nicht weiter verfolgen; ein Uebergang in Capillaren findet an keiner Stelle statt. Dagegen lässt sich der Nachweis führen, dass sie durch Oeffnungen in den Septen ihr Blut in ein Lückensystem zwischen den Chorionbäumchen oder in die intervillösen oder intraplacentalen Räume (*i*) ergiessen. Letztere werden begrenzt auf der einen Seite von der Membrana chorii (*m*) mit ihren Zotten (*z*), auf der anderen Seite von der Basalplatte mit ihren Septen.

Aus dem cavernösen Hohlraumssystem wird das Blut in weite Venenstämme aufgenommen, die ebenfalls nichts Anderes als nur von Endothel ausgekleidete Röhren sind. Dieselben sind zu einem Netzwerk in der Basalplatte der Placenta uterina, besonders in der Mitte eines Cotyledon, ausgebreitet und besitzen hier ebenfalls direct in die intervillösen Räume führende Oeffnungen. Am Rande der Placenta hängen sie unter einander zusammen und erzeugen dadurch den Randsinus (Fig. 145 \*) oder den ringförmigen Sinus der Placenta. Derselbe darf jedoch nicht als ein gleichförmig weites Gefäss, sondern muss als ein System verbundener, unregelmässiger Hohlräume aufgefasst werden.

Vermöge der beschriebenen Einrichtung werden die Chorionzotten direct vom mütterlichen Blut umspült. Dabei ist die Blutbewegung, wie sich aus dem Vorgetragenen schon ersehen lässt, in Folge der beträchtlichen Erweiterung der Blutbahn eine verlangsamte und eine unregelmässige, entsprechend der Gestaltung der intervillösen Räume. Im Allgemeinen stellt, wie BUMM hervorhebt, jeder Cotyledon ein besonderes Strömungsgebiet des mütterlichen Blutes dar. So viele Cotyledonen die geborene Placenta zeigt, so viele Strömungsgebiete sind vorhanden. Nur nach unten gegen die Membran des Chorion zu hängen die Strömungsgebiete der einzelnen Cotyledonen mit einander zusammen.

Die Frage nach der Bedeutung und Entstehung der intervillösen Bluträume bildet den Schlüssel für das Verständniss des Baues der Placenta.

Nach der einen Ansicht, welche lange Zeit in Deutschland die am meisten herrschende war, haben die intervillösen Räume ursprünglich keinen Zusammenhang mit dem mütterlichen Gefässsystem. Entwicklungsgeschichtlich sind sie nichts Anderes als Lücken zwischen Chorion und Gebärmutter Schleimhaut und sind dadurch entstanden, dass beide sich nicht bis zur Berührung an einander gelegt haben, sondern nur durch die Zottenspitzen in festeren Zusammenhang getreten sind. Die Spalten würden auf dem frühesten Stadium vom Epithel der Zotten und der mütterlichen Schleimhaut begrenzt sein müssen. LANGHANS bezeichnet sie daher als Placentarraum. Ihren Blutgehalt würden sie nach dieser Ansicht erst später dadurch gewinnen, dass, wie KÖLLIKER sich ausdrückt, „die wuchernden Chorionzotten das mütterliche Placentargewebe von allen Seiten anfressen und theilweise zerstören und so eine Eröffnung der Gefässe desselben herbeiführen, die naturgemäss zu einem allmählichen Ein-



dringen des mütterlichen Blutes in die intervillösen Räume führen muss“.

Nach der zweiten Ansicht sind die intervillösen Räume weiter nichts als die colossal erweiterten capillaren Blutbahnen der mütterlichen Schleimhaut. Chorion und Decidua serotina legen sich frühzeitig mit ihren Oberflächen auf das innigste an einander, so dass keine Spalten zwischen ihnen übrig bleiben. Die Zotten wachsen in das Schleimhautgewebe hinein, dessen oberflächliche Capillaren sich zu umfangreichen Rännen erweitern. Wenn diese Ansicht richtig ist, so werden die Chorionzotten ringsum von dünnen Scheiden mütterlichen Gewebes umgeben werden müssen oder, da eine theilweise Rückbildung des Ueberzuges ja möglich ist, muss wenigstens in der Entwicklung der Placenta ein Stadium vorkommen, in welchem ein derartiger Ueberzug nachweisbar sein muss.

Die genaue Feststellung des wahren Sachverhalts ist mit grossen Schwierigkeiten verbunden und kann nur durch das Studium früher Stadien der Entwicklung erreicht werden. Jedoch scheint mir die an zweiter Stelle angeführte Hypothese, nach welcher die intervillösen Räume die erweiterten mütterlichen Capillaren sind, die zutreffendere, weil die naturgemässere zu sein, und scheint mir namentlich Folgendes für sie zu sprechen.

1) In vergleichend-anatomischer Hinsicht lässt sich geltend machen, dass bei allen Säugethieren, bei denen sich eine besondere intra-uterine Ernährungseinrichtung entwickelt, die Epithelflächen des Chorion und der Schleimhaut der Gebärmutter unmittelbar auf einander liegen und sich bei der Vergrösserung der Oberfläche durch Faltenbildung gegenseitig durchwachsen. Ein intraplacentaler Hohlraum, wie ihn LANGHANS und KÖLLIKER für den Menschen annehmen, findet sich sonst nirgends bei den Säugethieren. Auch sehen wir bei einigen, wie die Capillaren der Uterusschleimhaut sich bedeutend erweitern und verdünnte Wandungen erhalten (Nagethiere, Raubthiere etc.), so dass die fötalen Zotten fast unmittelbar von mütterlichem Blute unspült werden. Die Erweiterung der Blutbahn beim Menschen lässt sich somit als eine weitere Ausführung an schon bestehende Einrichtungen anschliessen. 2) Dass Capillaren sich zu einem Cavernensystem umbilden, kommt im menschlichen Körper auch an anderen Stellen vor (Schwellkörper der Geschlechtsorgane), während es eine Erscheinung ohne Analogie sein würde, dass ausserhalb der Blutbahn gelegene Räume zu Bestandtheilen des Gefässsystems verwandelt würden. 3) In der Placenta uterina fehlen zwischen den Arterien und Venen die ursprünglich vorhandenen Capillaren, während sie doch nachweisbar sein müssten, wenn sie sich nicht in die intervillösen Räume umgewandelt hätten. 4) Für die an zweiter Stelle angeführte Hypothese lassen sich endlich noch Angaben von verschiedenen Forschern (LEOPOLD, SELENKA, WALDEYER, KEIBEL, MERTTENS) verwerthen.

Nachdem wir so in der Streitfrage nach der Herkunft der intervillösen Räume eine feste Stellung eingenommen haben, lässt sich jetzt auch besser die damit eng in Zusammenhang stehende und schon früher aufgeworfene Frage beantworten: welche Bedeutung und Entstehung haben die zwei im zelligen Ueberzug des Chorion beobachteten Schichten?

Forscher, welche in den intervillösen Räumen einen Hohlraum erblicken, der von Anfang an zwischen Placenta foetalis und Placenta uterina in Folge ihrer lockeren Aneinanderlagerung besteht und erst nachträglich mit Blut erfüllt wird, werden von vornherein geneigt sein, den gesammten zelligen Ueberzug der Zotten von der serösen Hülle herzuleiten. SEDGWICK MINOT, welcher diesen Standpunkt noch neuerdings in seinem Lehrbuch vertritt, deutet daher die oberflächlichste, als Syncytium bezeichnete Schicht als ein Differenzirungsproduct des darunter gelegenen Zottenepithels. Beide zusammen machen das Chorionektoderm aus, welches sich ähnlich, wie am Körper die Epidermis in Keim- und Hornschicht, hier gleichfalls in zwei Lagen gesondert hat.

Dagegen werden Forscher, welche in den intervillösen Räumen die ausserordentlich ausgeweiteten Capillaren der Gebärmutter Schleimhaut erblicken, auf der Oberfläche der Zotten noch nach einer dünnen Scheide mütterlichen Gewebes oder wenigstens nach Resten davon suchen müssen. So haben sich denn auch früher ERCOLANI, ROMITI, TURNER, denen sich in seinem Lehrbuch BALFOUR angeschlossen hat, mehr oder minder bestimmt dahin ausgesprochen, dass wahrscheinlich die auf der bindegewebigen Achse der Zotten gelegene, epitheliale Zellschicht nicht das ursprüngliche, von der serösen Hülle abstammende Chorionepithel, welches sich frühzeitig rückgebildet habe, sondern ein Ueberzug sei, der von der Decidua placentalis herrühre,

Am meisten scheint uns den thatsächlichen Verhältnissen eine dritte Ansicht derjenigen Forscher zu entsprechen, welche für die zwei Schichten des Zottenüberzugs eine verschiedene Abstammung annehmen. Hiernach ist allein das dem Bindegewebe des Chorion und seiner Zotten aufliegende, in Zellen deutlich gesonderte Epithellager kindlichen Ursprungs und leitet sich von der serösen Hülle her. Das als zweite Schicht fest darauf gelagerte Syncytium dagegen stammt unmittelbar von der Schleimhaut der Gebärmutter ab. Es ist das Epithel derselben, welches sich unter dem Einfluss der ihr dicht anliegenden und mit ihr fest verklebenden Oberfläche des Chorion in eigenartiger Weise umgewandelt hat.

Dem zum Syncytium umgewandelten Uterusepithel scheint beim Menschen auf ganz frühen Stadien der Placentabildung noch ein besonderes feines Endothelhäutchen, die Tunica intima der ausgeweiteten Gefässe, aufzuliegen (KEIBEL). Später scheint es entweder ganz zu Grunde zu gehen oder nur noch in Resten erhalten zu bleiben (WALDEYER).

**6. Die Nabelschnur** (Funiculus umbilicalis) stellt die Verbindung zwischen dem Mutterkuchen und dem embryonalen Körper her (Fig. 138). Sie ist ein Strang, etwa so dick wie der kleine Finger (11—13 mm), und erreicht die beträchtliche Länge von 50—60 cm. Fast immer zeigt sie eine sehr ausgeprägte spirale Drehung, die, vom Embryo aus gerechnet, in der Regel von links nach rechts verläuft. Häufig sind knotenartige Verdickungen der Nabelschnur, die eine doppelte Ursache haben können. Meist beruhen sie auf einer hier und da stärker erfolgten Entwicklung der gallertigen Grundsubstanz (falsche Knoten). Seltener sind sie durch eine Verschlingung der Schnur in der Weise entstanden, dass der Embryo bei seinen Bewegungen, die er im Fruchtwasser ausführt, durch Zufall durch eine



Schlinge der Schnur hindurchschlüpft und sie zu einem Knoten allmählich zuzieht (wahre Knoten).

Die Anheftung der Nabelschnur am Mutterkuchen erfolgt gewöhnlich in seiner Mitte oder in der Nähe der Mitte (*Insertio centralis*). Doch sind Ausnahmen von der Regel nichts Seltenes. So unterscheidet man noch eine *Insertio marginalis* und eine *Insertio velamentosa*. Im ersten Falle verbindet sich die Nabelschnur mit dem Rande des Mutterkuchens; im zweiten Falle heftet sie sich in geringerer oder grösserer Entfernung von seinem Rande an die Eihäute selbst an und sendet von da die sich ausbreitenden, starken Verzweigungen ihrer Gefässe nach der Placentarstelle hin.

Eine genauere Beschreibung ihres feineren Baues will ich nur vom Ende der Schwangerschaft geben und hierbei folgende Theile näher in das Auge fassen: 1) die WHARTON'sche Sulze, 2) die Nabelgefässe, 3) die Reste der Allantois, des Dotterganges, der *Vasa omphalomesenterica*, 4) die Amnionscheide.

1) Die WHARTON'sche Sulze ist ein Gallert- oder Schleimgewebe, in welches die übrigen Theile eingebettet sind. Ihre histologischen Eigenschaften verändern sich mit dem Alter des Embryo, indem später reichliche Fasern in der gallertigen Grundsubstanz auftreten.

2) Die Nabelgefässe bestehen aus zwei starken Arterien (*Art. umbilicales*), welche das Blut vom Embryo in den Mutterkuchen führen, und aus einer weiten *Vena umbilicalis*, in welcher das Blut wieder zum Embryo, nachdem es den Placentarkreislauf durchgemacht hat, zurückfliesst. Die beiden Arterien sind in Spiraltouren, wie die Nabelschnur selbst, aufgewunden und unter einander durch eine Queranastomose nahe an ihrem Eintritt in den Mutterkuchen verbunden. Sie sind sehr contractil und zeigen eine dicke, aus Quer- und Längsfasern zusammengesetzte Muskelhaut (*Tunica muscularis*).

3) Der Allantoiscanal und der Dottergang, welche in den ersten Monaten der Schwangerschaft wesentliche Bestandtheile der Nabelschnur sind, bilden sich später zurück und sind am Ende des embryonalen Lebens nur noch in unbedeutenden Resten vorhanden. Die Canäle verlieren ihr Lumen; es entstehen in der WHARTON'schen Sulze solide Stränge von Epithelzellen; schliesslich schwinden dieselben auch noch zum Theil, so dass nur hie und da sich Züge und Nester von Epithelzellen erhalten haben. Die Dottergefässe (*Vasa omphalomesenterica*), welche am Anfang der Entwicklung eine Rolle spielen, werden bald ansehnlich und treten hinter den mehr und mehr sich vergrössernden Nabelgefässen zurück. In der reifen Nabelschnur sind sie sehr selten nachzuweisen (AHLFELD); gewöhnlich sind sie vollständig rückgebildet.

4) Am Anfang der Entwicklung bildet das Amnion um den Allantoiscanal und Dottergang eine Scheide, die sich abtrennen lässt. Später ist die Scheide mit der WHARTON'schen Sulze fest verschmolzen, die Ansatzstelle am Nabel ausgenommen, an welcher sie sich eine kurze Strecke weit als besonderes Häutchen abziehen lässt.

Verhalten der Eihäute während und nach der Geburt.

Zum Schluss der Besprechung der Eihäute mögen schliesslich noch einige Bemerkungen über ihr weiteres Schicksal bei der Geburt einen Platz finden.

Am Ende der Schwangerschaft, mit Beginn der Wehen, erhalten die Eihüllen, welche um den Embryo eine mit Fruchtwasser gefüllte Blase herstellen, einen Riss, sowie die Zusammenziehungen der Muscularn der Gebärmutter eine gewisse Stärke erreicht haben. Der Riss entsteht gewöhnlich an der Stelle, wo die Blasenwand durch den Muttermund nach aussen hervorgepresst wird (Blasensprung). In Folge dessen fliesst jetzt das Fruchtwasser ab.

Unter weiterem und verstärktem Fortgang der Wehen wird hierauf das Kind durch den Riss der Eihüllen hindurch aus der Gebärmutter ausgetrieben, es wird geboren, während Mutterkuchen und Eihüllen meist noch kurze Zeit in der Uterushöhle zurückbleiben. Gleich nach der Geburt muss die Verbindung zwischen Kind und Eihüllen künstlich getrennt werden, indem die Nabelschnur in einiger Entfernung vom Nabel unterbunden und abgeschnitten wird.

Schliesslich lösen sich auch noch die Eihüllen mit der Placenta von der Innenfläche der Gebärmutter ab und werden durch erneute Wehen als Nachgeburt nach aussen entleert. Die Ablösung findet in der spongiösen Schicht der Decidua vera und Decidua serotina statt, etwa in der Gegend, welche in dem von LEOPOLD gegebenen Schema (Fig. 145) als Trennungslinie bezeichnet ist. Die Nachgeburt setzt sich sowohl aus den kindlichen als auch aus den mütterlichen Eihäuten zusammen, die unter einander ziemlich fest verwachsen sind: 1) aus dem Amnion, 2) dem Chorion, 3) der Decidua reflexa, 4) der Decidua vera, 5) dem Mutterkuchen (Placenta uterina und Placenta foetalis). Trotz der Verwachsung ist eine theilweise Loslösung der einzelnen Häute von einander noch möglich.

Nach der Geburt stellt die Innenfläche der Gebärmutter eine einzige grosse Wundfläche dar, da zahlreiche Blutgefässe bei der Ablösung der Placenta und der Deciduae zerrissen worden sind. Auch in den ersten Tagen des Wochenbettes stossen sich noch von ihr Fetzen der bei der Geburt zurückgebliebenen, spongiösen Schicht der Decidua vera und D. serotina ab. Nur die tiefste Lage der Schleimhaut erhält sich unmittelbar auf der Musculatur der Gebärmutter. Sie besitzt noch Reste des cylindrischen Epithels der Uterindrüsen, wie schon früher hervorgehoben wurde. Im Laufe mehrerer Wochen wandelt sie sich unter lebhaften Wucherungsprocessen in eine normale Schleimhaut wieder um, wobei wahrscheinlich das Epithel ihrer Oberfläche aus den erhalten gebliebenen Resten des Drüsenepithels seinen Ursprung nimmt.

## Repetitorium zu Kapitel VIII.

### 1. Die Eihäute der Säugethiere.

1) Bei den Säugethieren entwickelt sich in ähnlicher Weise wie bei den Reptilien und Vögeln ein Dottersack, ein Amnion, eine seröse Hülle, eine Allantois.

2) Mit Ausnahme der Monotremen und Beutelthiere bildet sich die seröse Hülle zu einem Chorion um, indem sie Zotten nach aussen hervortreibt, und indem die mit den Nabelgefässen versorgte Bindegewebsschicht der Allantois sich an ihrer Innenfläche ausbreitet und in die Zotten eindringt.



3) Bei einem Theil der Säugethiere wandeln sich einzelne Stellen der serösen Hülle, an welchen die Zotten mächtiger wuchern, Seitenäste treiben und sich in entsprechende Gruben der Schleimhaut der Gebärmutter einsenken, zu einer Placenta oder einem Mutterkuchen um (Cotyledonen genannt, wenn ihrer viele an einem Chorion entstanden sind).

4) Am Mutterkuchen unterscheidet man:

- a) eine Placenta foetalis, d. h. den Theil des Chorion, der die Zottenbüschel entwickelt hat;
- b) eine Placenta uterina, d. h. den Theil der Schleimhaut der Gebärmutter, der gewuchert und mit Vertiefungen zur Aufnahme der Placenta foetalis versehen ist.

5) Fötaler und mütterlicher Theil des Mutterkuchens können sich unter einander fester verbinden, was zur Folge hat, dass bei der Geburt auch eine grössere oder kleinere Strecke von der Schleimhaut der Gebärmutter mit abgestossen und als hinfällige Haut oder Decidua bezeichnet wird.

6) Auf Grund der Beschaffenheit der Eihüllen lässt sich folgende Eintheilung der Wirbelthiere aufstellen:

### I. Anamnia, Amnionlose.

(Amphioxus, Cyclostomen, Fische, Amphibien.)

### II. Amnioten, Amnionthiere (mit Dottersack, Amnion, seröser Hülle, Allantois).

A. Sauropsiden. Eierlegende Amnionthiere.  
Reptilien und Vögel.

B. Säugethiere. Die Eier entwickeln sich bei allen mit Ausnahme der Monotremen in der Gebärmutter.

a) Achoria. Die seröse Hülle entwickelt keine oder nur wenige Zotten.  
Monotremen. Beutelthiere.

b) Choriata. Die seröse Hülle wird zur Zottenhaut (Chorion).

- |          |     |           |   |   |
|----------|-----|-----------|---|---|
| Mammalia | non | deciduata | { | 1) Mit gleichmässig zerstreuten Zotten.<br>Perissodactyla, Suidae, Hippopotamidae, Tylopoda, Tragulidae, Cetacea etc.   |
|          |     |           |   | 2) Placentalia. Die seröse Hülle ist streckenweise zu einem Mutterkuchen umgebildet.<br>α) Zahlreiche Cotyledonen.<br>Ruminantia (Wiederkäuer).<br>β) Placenta zonaria.<br>Carnivoren.<br>γ) Placenta discoidea.<br>Affen, Nagethiere, Insectivoren, Fledermäuse. |

### 2. Menschliche Eihäute.

1) Das menschliche Ei setzt sich gewöhnlich am Grund der Gebärmutter (Fundus uteri) zwischen den beiden Einmündungen der Eileiter fest und wird von Falten der Schleimhaut umwachsen und in eine Kapsel eingeschlossen.

2) Die Schleimhaut der Gebärmutter bildet sich zu den mütterlichen Hüllen für das Ei, den Deciduae, aus, die als Decidua serotina, D. reflexa und D. vera unterschieden werden.

- a) Die Decidua serotina ist der Theil der Schleimhaut, welchem das Ei nach seinem Eintritt in die Gebärmutter direct aufliegt, und an welchem sich später der Mutterkuchen entwickelt.
- b) Die Decidua reflexa ist der um das Ei herumgewucherte Theil.
- c) Die Decidua vera entsteht aus der übrigen, die Gebärmutterhöhle auskleidenden Schleimhaut.

3) Bei der Bildung der Deciduae oder hinfalligen Eihäute erleidet die Uterusschleimhaut tiefgreifende Veränderungen ihrer Structur und sondert sich unter starker Wucherung der Uteriindrüsen und unter theilweisem Schwund ihres Epithels in eine innere, compacte und in eine äussere, spongiöse Schicht.

4) Aus der Wand der Keimblase, soweit sie nicht zur Bildung des Embryo selbst verwandt wird, entwickeln sich die kindlichen Eihüllen, die im Ganzen mit den Eihüllen der übrigen Säugethiere an Zahl und in der Art ihrer Entstehung übereinstimmen, im Einzelnen aber nicht unwichtige Modificationen darbieten, die im Wesentlichen folgende sind:

- a) Das Amnion schliesst sich von vorn nach hinten, bleibt am hinteren Ende des Embryo durch einen kurzen Zipfel mit der serösen Hülle (dem späteren Chorion) verbunden und trägt so zur Entstehung des sogenannten Bauchstiels menschlicher Embryonen bei.
- b) Die Allantois wächst nicht als freie Blase in den ausserembryonalen Theil der Leibeshöhle hinein, sondern schiebt sich als enger Canal an der unteren Fläche des in einen Zipfel ausgezogenen Amnion bis zum Chorion hin und liefert so den Haupttheil des Bauchstiels.
- c) Der Dottersack wird zu einem ausserordentlich kleinen Bläschen und steht durch einen langen, fadenförmigen Stiel (den Dottergang) mit dem embryonalen Darm in Verbindung.
- d) Durch Vergrösserung des Amnion, welches schliesslich die ganze Eiblaste ausfüllt (Zunahme des Fruchtwassers), werden Allantoiscanal und Dottergang mit den Nabel- und Dottergefässen vollständig umwachsen und mit der Amnionscheide umgeben, wodurch die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis) entsteht, eine strangförmige Verbindung zwischen der Innenfläche der Eihaut und dem Bauchnabel des Embryo.
- e) Die seröse Hülle entwickelt ausserordentlich frühzeitig (zweite Woche) Zotten auf ihrer ganzen Oberfläche und wird, indem das Bindegewebe der Allantois in sie hineinwächst, zur Zottenhaut (Chorion).
- f) Die Zottenhaut sondert sich in ein Chorion laeve und ein Chorion frondosum:

α) Zum Chorion laeve wird derjenige Theil, welcher der Decidua reflexa anliegt und mit ihr sich durch die im Wachsthum zurückbleibenden Zöttchen fest verbindet.

β) Zum Chorion frondosum gestaltet sich der an die Decidua serotina angrenzende Abschnitt, in welchem die Zöttchen zu mächtigen, vielfach verzweigten Büscheln auswachsen.

5) Dadurch, dass die Zottenbüschel des Chorion frondosum in die Decidua serotina hineindringen und sich mit ihr fest verbinden, entsteht ein besonderes Ernährungsorgan für den Embryo, der Mutterkuchen oder die Placenta.



6) An der Placenta unterscheidet man den kindlichen und den mütterlichen Autheil: 1) die Placenta foetalis oder das Chorion frondosum und 2) die Placenta uterina oder die ursprüngliche Decidua serotina.

a) Die Placenta foetalis besteht

erstens aus der Membrana chorii, in welcher sich die Hauptäste der Umbilicalgefäße ausbreiten, und an welcher sich die Nabelschnur gewöhnlich in der Mitte (Insertio centralis), seltener am Rand (Insertio marginalis), noch seltener vom Rand entfernt (Insertio velamentosa) ansetzt.

Zweitens besteht sie aus Büscheln von Chorionzotten, von denen die Haftwurzeln mittelst ihrer Enden mit der Uterusschleimhaut fest verwachsen sind, während die freien Ausläufer in die cavernösen Bluträume der Placenta uterina hineinhängen.

b) Die Placenta uterina setzt sich wie die Decidua vera aus einer compacten, bei der Geburt sich ablösenden Schicht (Pars caduca) und aus einer spongiösen Schicht zusammen, in welcher die Ablösung erfolgt, und von der ein Theil auf der Musculatur zurückbleibt (Pars fixa).

Die compacte Schicht (Basalplatte WINKLER'S) sendet Scheidewände (Septa placentae) zwischen die Chorionzotten hinein und theilt sie dadurch in einzelne Bündel, die Cotyledonen, ab.

Zwischen Arterien und Venen, die in der Basalplatte und den Septen ihren Weg nehmen, sind ausserordentlich weite Blutgefässräume eingeschaltet, in welche die Zotten frei hineinhängen scheinen.

Die Blutgefässräume sind sehr wahrscheinlich ausserordentlich erweiterte, mütterliche Capillaren, in welchem Falle man erwarten darf, dass die Chorionzotten auf ihrer Oberfläche noch von einer sehr dünnen Schicht mütterlichen Gewebes überzogen werden.

7) Bei der Geburt lösen sich die Deciduae oder hinfälligen Eihäute innerhalb der spongiösen Schicht von der Gebärmutter ab und bilden nebst den kindlichen Eihüllen und dem Mutterkuchen die Nachgeburt.

8) Eine normale Schleimhaut entwickelt sich in den ersten Wochen nach der Geburt aus den auf der Musculatur zurückgebliebenen Resten der spongiösen Schicht und aus den Resten der Uterindrüsen, aus deren Epithel sich wahrscheinlich das Schleimhautepithel wieder regenerirt.

## ZWEITER HAUPTTHEIL.

---

Das Studium der Organentwicklung bildet das Thema für den zweiten Theil des Lehrbuchs. Eine Eintheilung des hier vorzutragenden, umfangreichen Materials wird am besten vorgenommen im Hinblick auf die einzelnen Keimblätter, von denen sich die verschiedenen Organe ableiten lassen; doch muss hierbei von vornherein darauf aufmerksam gemacht werden, dass dies Eintheilungsprincip nur mit einer gewissen Einschränkung durchführbar ist. Denn die fertigen Organe des Erwachsenen sind gewöhnlich zusammengesetzte Bildungen, die sich aus zwei oder sogar aus drei embryonalen Schichten aufbauen. So entwickelt sich z. B. der Muskel aus Zellen des mittleren Keimblattes und des Mesenchyms, der Darmcanal mit seinen Drüsen enthält Elemente aus drei Schichten, aus dem inneren und dem mittleren Keimblatt, sowie aus dem Mesenchym. Wenn man trotzdem diese Organe als Abkömmlinge eines Keimblattes aufführt, so geschieht es aus dem Grunde, weil die verschiedenen Gewebe für den Aufbau und die Function eines Organs von ungleicher Bedeutung sind. Die Structur und die Function der Leber oder des Pankreas wird in erster Linie von den Drüsenzellen bestimmt, welche vom inneren Keimblatt abstammen, während Bindegewebe, Blutgefässe, Nerven, seröser Ueberzug zwar auch zum Ganzen der genannten Drüse hinzugehören, aber ihr nicht ihre charakteristischen Eigenschaften verleihen und insofern von geringerer Bedeutung sind. In der Anatomie und Physiologie des Muskels ist das Muskelgewebe, bei den Sinnesorganen das Sinnesepithel das functionell Wichtige. Von derartigen Gesichtspunkten geleitet, hat man ein gutes Recht, die Drüsen des Darms als Organe des inneren Keimblattes, die Muskeln, Geschlechts- und Harnorgane als dem mittleren Keimblatt angehörig, und das Nervensystem mit den Sinnesorganen als Producte des äusseren Keimblattes zu bezeichnen.

Somit gliedert sich die Lehre von der Entwicklungsgeschichte der Organe des thierischen Körpers in vier Hauptabschnitte:

- 1) in die Lehre von den Bildungsproducten des inneren Keimblattes,
  - 2) des mittleren Keimblattes,
  - 3) des äusseren Keimblattes,
  - 4) des Zwischenblattes oder Mesenchyms.
-



## NEUNTES KAPITEL.

### Die Organe des inneren Keimblattes.

#### Das Darmrohr mit seinen Anhangsorganen.

Nach Abschluss der Keimblattbildung und der im siebenten Kapitel dargestellten ersten Gliederungsprocesse besteht der Körper der Wirbelthiere aus zwei einfachen, in einander gesteckten Röhren: aus dem inneren, kleineren Darmrohr und aus dem durch die Leibeshöhle von ihm getrennten Rumpfrohr, von denen ein jedes aus mehreren der primitiven Zellschichten des Keimes gebildet wird.

Das Darmrohr, dessen weitere Entwicklung uns zunächst beschäftigen wird, setzt sich aus zwei Epithelblättern zusammen, aus dem Darmdrüsenblatt und dem die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle liefernden, visceralen Mittelblatt, beide von einander geschieden durch das um diese Zeit noch wenig entwickelte Mesenchym. Von den drei Schichten ist ohne Frage das Darmdrüsenblatt die wichtigste, da von ihm in erster Linie alle jetzt weiter zu besprechenden Sonderungsprocesse ausgehen, welche sich am besten in drei Gruppen eintheilen lassen. Erstens tritt das Darmrohr mit der Körperoberfläche durch eine grössere Anzahl von Oeffnungen, durch Schlundspalten, durch Mund und After, in Verbindung. Zweitens wächst es ausserordentlich in die Länge und sondert sich hierbei in Speiseröhre, Magen, Dünn- und Dickdarm mit ihren eigenthümlich umgeänderten Aufhängebändern (Mesenterien und Netzen). Drittens nehmen aus und in den Wandungen des Darmrohrs zahlreiche, meist zu dem Verdauungsgeschäft in Beziehung stehende Organe ihren Ursprung.

#### I. Die Bildung der Oeffnungen des Darmcanals.

**1. Die Entwicklung von After und Schwanz.** Am Anfang der Entwicklung besteht als einzige Oeffnung des Darms an der Oberfläche des Keimes der Urmund (Primitivrinne), welcher den Ort bezeichnet, an welchem sich auf dem Stadium der Keimblase das innere und das mittlere Keimblatt eingestülpt haben (Kap. V, Fig. 49, 55, 63, 74, 80 *u*). Bei den Wirbelthieren ist er der Hauptsache nach nur eine vergängliche Bildung. Denn wie schon früher gezeigt wurde (S. 69), beginnen am Urmund gleich nach seiner ersten Entstehung seine Ränder von vorn nach hinten zu verwachsen, und es müsste auf diese Weise bald ein vollständiger Schwund eintreten, wenn er sich nicht nach rückwärts durch Wachsthum in demselben Maasse vergrösserte, als er nach vorn durch den Verschluss verliert. So erklärt es sich, dass man auf den ver-

schiedensten Embryonalstadien, bei Embryonen von 2, 10, 20, 25 Ursegmenten etc. immer an jeweilig hinteren Ende ein Stück Urmund (Primitivrinne) vorfindet, an welchem der Verschluss noch nicht erfolgt ist (Fig. 90 *m*). Aus dem Urmundrest gehen schliesslich auf einem gewissen Stadium zwei verschiedene Bildungen hervor, der oft erwähnte Canalis neurentericus, welcher selbst nur vergänglicher Art ist, und der After, der einzige Theil vom Erwachsenen, welcher vom weit ausgedehnten Urmundgebiet des Embryo seine Herkunft ableitet.

Am besten lässt sich die Entstehung des Afters bei den Amphibien verfolgen, wobei wir von dem Stadium ausgehen, wo der offene Theil des Urmunds am Froschei einen kleinen Ring bildet, aus welchem der Dotterpfropf als helle Masse nach aussen hervorschaut (Fig. 148). Wie sich an ein und demselben Ei bei continuirlicher Beobachtung leicht verfolgen lässt, geht nach kurzer Zeit die ringförmige in eine spaltförmige Oeffnung (Primitivrinne) über, indem



Fig. 148.

Fig. 149.

Fig. 150.

Fig. 151.

Fig. 152.

Fig. 148—152. Oberflächenbilder von *Rana temp.* Nach ZIEGLER. (Aus dem Anatomischen Anzeiger 1892.)

linker und rechter Urmundrand einander entgegenwachsen. In der Mitte der Rinne verdicken sich die beiden Urmundränder, verwachsen mit einander und zerlegen die Rinne dadurch in eine vordere und in eine hintere kleine Oeffnung (Fig. 149 u. 150). Die vordere wird zum Canalis neurentericus, die hintere dagegen zum After. Die sie trennende, durch Verwachsung gebildete Brücke liefert die Anlage des Schwanzes, an dessen Wurzel der After zu liegen kommt; sie kann daher als Schwanzknospe bezeichnet werden. Da das in der Schwanzknospe enthaltene Zellenmaterial seiner Entstehung nach ursprünglich auf zwei durch den Urmund getrennte Hälften vertheilt gewesen ist, erklären sich hieraus interessante Missbildungen von Lachs- und Froschembryonen, bei denen zuweilen eine Verdoppelung des Schwanzes mit einer ausgedehnten Urmundspalte (siehe S. 80) verbunden ist.

Indem im weiteren Verlauf der Entwicklung sich die Medullarwülste weiter nach hinten ausdehnen, kommt die vordere der zwei Oeffnungen bald in ihr Bereich zu liegen und wird, wenn die Wülste zum Nervenrohr verwachsen, in dieses selbst mit eingeschlossen (Fig. 151 u. 152). Es tritt jetzt der von KOWALEVSKY und GÖTTE zuerst beschriebene Zustand ein, wo Nervenrohr und Darmcanal zusammen ein U-förmig beschaffenes Rohr bilden, an dessen Umbiegungsstelle der Canalis neurentericus gelegen ist (Fig. 69). Somit ist jetzt an der Oberfläche des Embryo als letzter auf den Urmund zurückzuführender Rest nur noch der After als ein kleines Grübchen zu sehen (Fig. 152).



Die Schwanzknospe wächst bald nach ihrer ersten Anlage rasch in die Länge und beginnt von oben her die Aftergrube zuzudecken. Ihr Längenwachsthum geschieht in derselben Weise, wie der ganze Körper in die Länge gewachsen ist. Da am Urmundrand äusseres, mittleres und inneres Keimblatt zusammentreffen und die median gelegenen Organe, Nervenrohr, Chorda und Ursegmente erzeugen, werden auch der Schwanzknospe die Anlagen von allen diesen Organen zuertheilt. Von der Wachsthumzone aus, die auf die Schwanzspitze gerückt ist, setzt sich, wie bei der Verlängerung des Rumpfes, Ursegment an Ursegment an. Ferner dringt auch vom inneren Keimblatt ein kleiner Strang in den Schwanz hinein, der, wie die Abbildung von Bombinator nach GÖTTE zeigt (Fig. 60), längere Zeit eine kleine Höhle einschliesst. Er wird in der Literatur meist als Schwanzdarm oder postanaler Darm bezeichnet. Später schwindet der Zellenstrang, nachdem er seine Höhlung verloren hat, und löst sich in anderes Gewebe auf.

In der weiteren Entwicklung des Afters sind mehrere Stadien zu unterscheiden. Zunächst zeigt die Afteröffnung die Beschaffenheit des Urmunds, aus dem sie sich ja herleitet. In ihrer Umgebung stehen daher (Fig. 153 A) eine Zeit lang alle drei Keimblätter in Zusammenhang unter einander. An der Afterlippe schlägt sich das äussere Keimblatt in das parietale Mittelblatt um, und einwärts davon geht wieder an der Darmlippe das viscerale Mittelblatt in das Darmdrüsenblatt über. Es besteht also auf diesem Stadium, genau genommen, noch keine directe Verbindung des äusseren mit dem inneren Keimblatt, sondern nur durch Vermittelung des Mittelblattes.

Dieser Zustand ändert sich auf dem nächsten Stadium dadurch, dass sich in der Aftergegend das mittlere Keimblatt aus dem oben beschriebenen Zusammenhang löst, einmal an der Afterlippe von

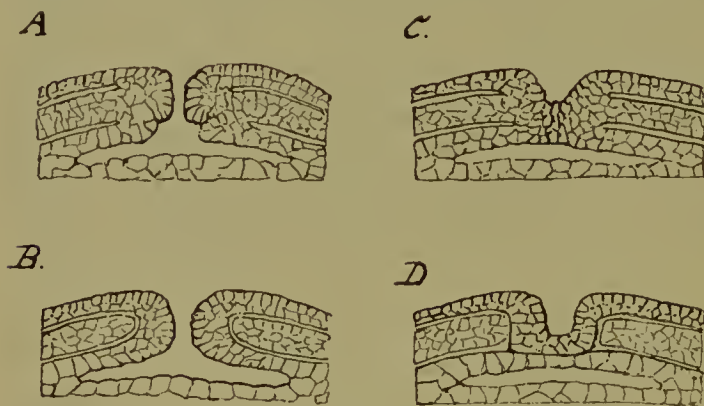


Fig. 153 A—D. Vier Schemata, um die Umwandlung des letzten Theils des Urmunds in den After zu veranschaulichen.

dem äusseren Keimblatt, an der Darmlippe vom Darmdrüsenblatt (Fig. 153 B). Die Leibessäcke haben sich dadurch allseitig abgeschnürt und geschlossen. In Folge dessen gehen erst jetzt äusseres und inneres Keimblatt an der Afteröffnung direct in einander über. Hierbei scheinen bei den Amphibien zwei Modificationen vorzukommen, je nachdem der zum After werdende Urmundrest eine durchgängige Oeffnung besass oder durch Verlöthung seiner Ränder geschlossen war. Im ersten Falle ist auch die Afteröffnung (Fig. 153 B) jeder Zeit durchgängig und stellt ein Epithelrohr dar, welches von aussen direct und unmittelbar, indem es das Mittelblatt durchbohrt, in den Enddarm führt. Im zweiten Falle (Fig. 153 C u. D) grenzen zwar in der Aftergegend äusseres und inneres Keimblatt in Folge der Ab-

dem äusseren Keimblatt, an der Darmlippe vom Darmdrüsenblatt (Fig. 153 B). Die Leibessäcke haben sich dadurch allseitig abgeschnürt und geschlossen. In Folge dessen gehen erst jetzt äusseres und inneres Keimblatt an der Afteröffnung direct in einander über. Hierbei scheinen bei den Amphibien zwei Modificationen vorzukommen,

lösung des Mittelblattes unmittelbar zusammen, bilden aber noch einen epithelialen Verschluss, die Aftermembran, eine meist dünne Epithellamelle, die aus je einer einfachen Lage von Ektodermzellen und von Entodermzellen besteht und sich zwischen Aftergrube und Höhle des Enddarms noch trennend dazwischen schiebt. Hier wird der After erst dadurch durchgängig, dass in der Mitte der epithelialen Verschlussmembran die Zellen auseinanderweichen.

Bei den übrigen Wirbelthieren geht die Entwicklung von After und Schwanz in wesentlich derselben Weise wie bei den Amphibien vor sich, und scheint hierbei überall ein Schwanzdarm oder, besser gesagt, ein caudaler Entodermstrang angelegt zu werden. Früher oder später bildet er sich bei allen Wirbelthieren zurück; er verliert seine Höhlung in den Fällen, wo er überhaupt eine solche besass, geht in einen soliden Epithelstrang über, löst sich darauf vom Afterdarm und vom Nervenrohr ab und schwindet dann vollständig. Damit hat auch der Canalis neurentericus als letzter Rest des Urmunds zu bestehen aufgehört.

Ueber die Afterbildung bei den Säugethieren mögen hier noch einige genauere Angaben Platz finden. Schon bei Embryonen mit wenigen Ursegmenten ist die erste Anlage des Afters

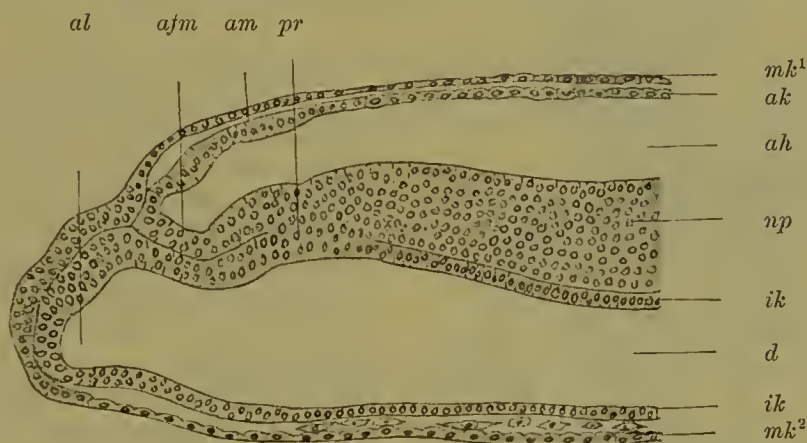


Fig. 154. Medianschnitt durch das hintere Ende eines 16 Tage alten Schafembryo mit 5 Paar Ursegmenten. Nach BONNET.

*al* Allantois, *afm* Aftermembran, *am* Amnion, *ah* Amnionhöhle, *ak* äusseres Keimblatt und *mk¹* mittleres Keimblatt, welches an der Amnionbildung betheiligt ist, *np* Uebergang der Nervenplatte in den Primitivstreifen, *pr* Primitivrinne in der Gegend des Canalis neurentericus, *ik* Darmdrüsenblatt, *mk²* Darmfaserblatt, *d* Darmrohr.

nachzuweisen. Während am vorderen Ende des Primitivstreifens sich der Canalis neurentericus findet, bildet sich an seinem hinteren Ende die Aftermembran aus, indem an einer kleinen Stelle das mittlere Keimblatt schwindet und Darmdrüsenblatt und Epidermis sich dicht an einander legen, doch so, dass sie immer durch einen scharfen Contour gegen einander abgegrenzt bleiben (Fig. 154 *afm*). Die Afteranlage findet sich mithin ursprünglich ganz dorsalwärts am hinteren Ende des Embryo. Der zwischen ihr und dem Canalis neurentericus gelegene Theil des Primitivstreifens bildet sich wie bei den Amphibien zur Schwanzknospe um. Er tritt auf einem etwas späteren Stadium, als in Fig. 154 dargestellt ist, nach aussen als ein kleiner Höcker hervor, welcher sich allmählich zum Säugethier-Schwanz ver-



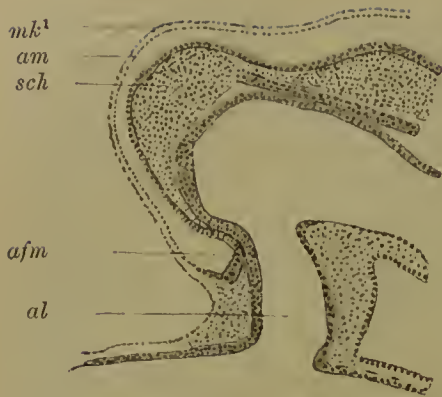


Fig. 155. Medianschnitt durch das Schwanzende eines 18 Tage alten Schafembryo mit 23 Ursegmentpaaren. Nach BONNET.

*sch* Schwanzknospe oder Endwulst, *am* Amnion, *mk*<sup>1</sup> Hautfaserblatt desselben, *afm* Aftermembran ventralwärts und nach vorn vom Endwulst gelagert, *al* Allantois.

längert (Fig. 155 *sch*). Der im Höcker gelegene Canalis neurentericus wird von den Medullarwülsten umwachsen und bei ihrem vollständigen Verschluss in das Nervenrohr mit aufgenommen. Hierbei kommt es auch bei den Säugthieren zur Entwicklung eines kleinen, sich später rückbildenden Entodermstranges. Je mehr die Schwanzknospe nach aussen hervortritt (Fig. 155 *sch*) und sich über die Aftermembran (*afm*) von oben herüberlegt, um so mehr rückt die ursprünglich ganz dorsal entstandene Aftergrube an die ventrale Seite des embryonalen Körpers; in Fig. 155 ist sie zwischen der Schwanzwurzel (*sch*) und der Anlage der Allantois (*al*) aufzufinden. Die Zerreiſung der Aftermembran erfolgt relativ spät, bei Wiederkäuern z. B. erst bei Embryonen, die älter als 24 Tage sind.

**2. Die Entwicklung des Mundes.** Bei allen Wirbelthieren bildet das äussere Keimblatt an der unteren Seite der Kopfanlage, die anfänglich wie ein abgerundeter Höcker aussieht, eine kleine flache Grube

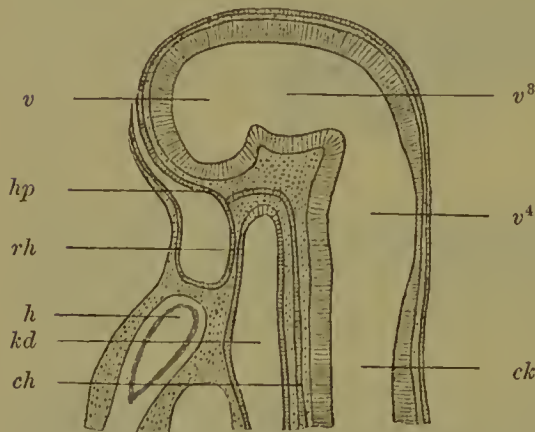


Fig. 156. Medianschnitt durch den Kopf eines 6 mm langen Kaninchen-Embryo. Nach MIHALCOVICS.

*rh* Rachenhaut, *hp* Stelle, von der aus sich die Hypophyse entwickelt, *h* Herz, *kd* Kopfdarmhöhle, *ch* Chorda, *v* Ventrikel des Grosshirns, *v*<sup>3</sup> dritter Ventrikel des Zwischenhirns, *v*<sup>4</sup> vierter Ventrikel des Hinter- und Nachhirns, *ck* Centralcanal des Rückenmarks.

(Fig. 156), die mit dem blinden Ende der Kopfdarmhöhle (*kd*) zusammentritt. Im Bereich der Grube stossen äusseres und inneres Keimblatt zu einer dünnen Membran zusammen, welche seit REMAK als Rachenhaut (Fig. 156 *rh*) beschrieben wird. Durch ihr Einreissen und unter Rückbildung der Fetzen, die unter dem Namen der primitiven Gaumensegel bekannt sind, wird die Communication zwischen Mundbucht und Kopfdarmhöhle hergestellt.

Bei allen amnioten Wirbelthieren zeigt der Eingang zur Mundbucht (Fig. 157 *mb*) eine sehr ähnliche Form und erscheint als ein weites fünfeckiges Loch, das von fünf Wülsten umgeben wird, deren Kenntniss für die Bildungsgeschichte des Gesichts

von grosser Wichtigkeit ist. Von ihnen ist einer unpaar, der Stirnfortsatz, ein breiter Höcker, der die Mundbucht von oben her begrenzt. Seine Entstehung hängt mit der Entwicklung des Centralnervensystems zusammen, das bis an das vorderste Ende der Embryonalanlage reicht und sich hierselbst zu den Hirnblasen ausgebildet hat

(Fig. 156 *v* u. 158 *gh*, *zh*, *mh*). Auf einem Längsdurchschnitt untersucht, schliesst daher der Stirnfortsatz auf diesem Stadium eine weite, zum Nervenrohr gehörige Höhle ein und stellt eine Blase dar, die aus drei Schichten, aus der Epidermis, einer Mesenchymlage und aus der verdickten, epithelialen Wand des Nervenrohrs zusammengesetzt wird. Primäre Mundhöhle und Gehirnanlage (Fig. 156) grenzen am Anfang der Entwicklung dicht an einander, durch eine dünne Gewebsschicht getrennt, in deren Bereich sich später unter Andern auch die Schädelbasis anlegt.

Die vier übrigen Wülste (Fig. 157) sind paarige Bildungen, welche die Mundbucht von der Seite und von unten her umgeben. Sie werden hervorgerufen durch Wucherungen des embryonalen Bindegewebes, in welchem stärkere Blutgefässe ihren Weg nehmen. Nach ihrer Lage werden sie als Oberkieferfortsätze (*ok*) und als Unterkieferfortsätze (*uk*) unterschieden. Die ersteren setzen sich jederseits unmittelbar an den Stirnfortsatz (*sf*) an; sie sind von ihm getrennt durch eine Rinne, durch die in einem späteren Kapitel zu besprechende Augennasenfurche, welche in schräger Richtung nach oben und aussen zu der Gegend des Gesichts zieht, in welcher sich das Auge anlegt. Oberkiefer- und Unterkieferfortsätze grenzen sich von einander durch einen Einschnitt ab, welcher dem Ort der späteren Mundwinkel entspricht. Beide Fortsätze jeder Seite bilden zusammen den häutigen Kieferbogen.

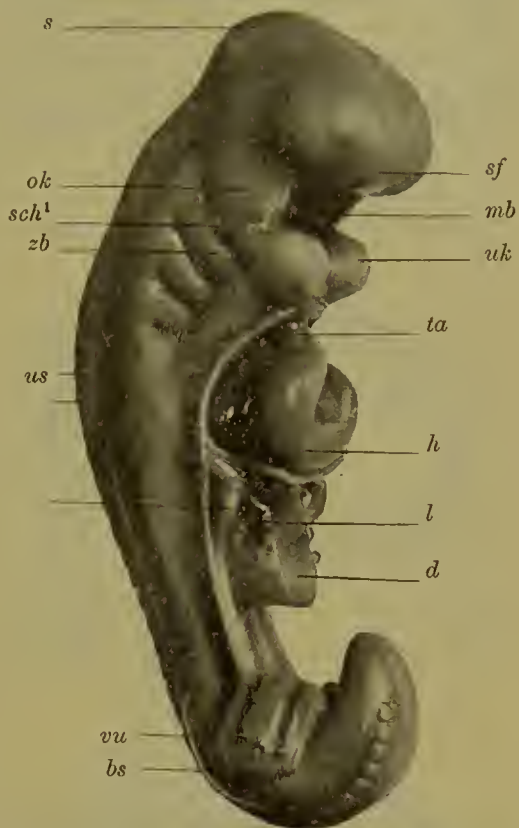


Fig. 157. Menschlicher Embryo der 3. Woche. Nach einem Modell von Hrs. Die vordere Bauchwand und der Dottersack sind entfernt.

*s* Scheitelhöcker, *sf* Stirnfortsatz, *mb* Mundbucht, *ok* Oberkieferfortsatz, *uk* Unterkieferfortsatz, *zb* Zungenbeinbogen, *sch¹* erste Schlundfurche, *us* Ursegmente, *ta* Truncus arteriosus, *h* Herz, *l* Leber, *d* Darm am Uebergang in den Ductus vitello-intestinalis abgeschnitten, *bs* Bauchstiel mit Vasa umbilicalia *vu*.

**3. Die Entwicklung der Schlundspalten.** Während sich in der Umgebung der Mundbucht die beschriebenen Veränderungen vollziehen, treten unmittelbar hinter dem Kieferbogen mehrere Schlundspalten auf jeder Seite des Rumpfes auf. Sie entwickeln sich bei den Selachiern, Teleostiern, Ganoiden und Amphibien, sowie bei allen Amnioten in einer ziemlich übereinstimmenden Weise (Fig. 157, 159). Vom Epithel der Kopfdarmhöhle aus bilden sich tiefe Anssackungen (*sch¹*), die dem Kieferbogen parallel an der seitlichen Schlundwand von oben nach unten verlaufen. Sie drängen die mittleren Keimblätter, die bis



in diese Gegend reichen, zur Seite und wachsen so bis an die Oberfläche hervor, wo sie mit der Epidermis in Verbindung treten. Diese senkt sich nun gleichfalls, der Berührungsstelle entsprechend, zu einer Furche ein (Fig. 157, 159), so dass man innere, tiefere Schlundtaschen und äussere, mehr oberflächliche Schlund- oder Kiemenfurchen unterscheiden kann. Beide werden eine Zeit lang durch eine sehr dünne Verschlussmembran von einander getrennt, die aus zwei Epithelblättern, aus der Epidermis und dem Epithel der Kopfdarmhöhle, zusammengesetzt ist.

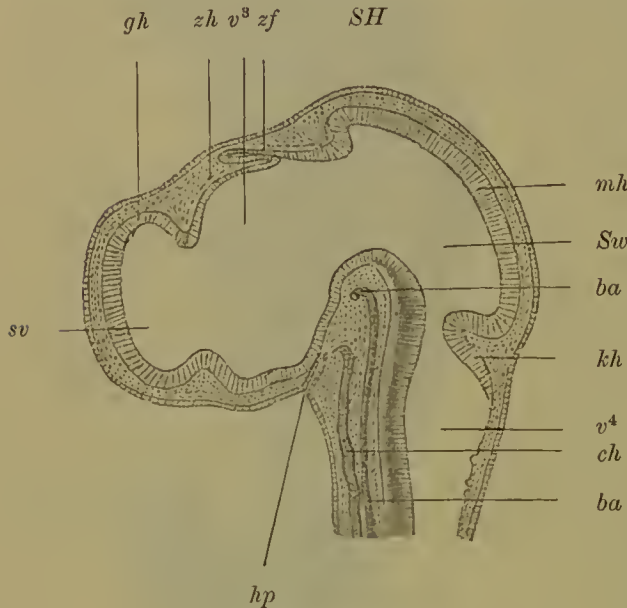


Fig. 158.

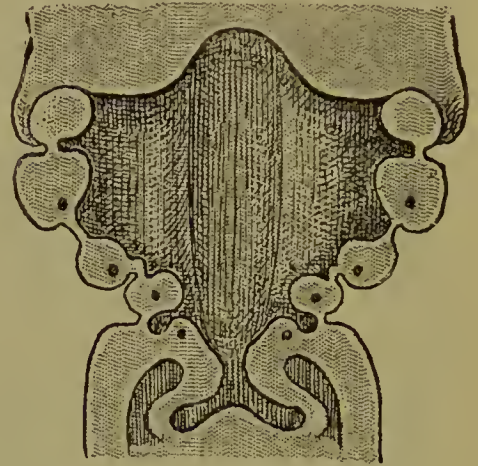


Fig. 159.

Fig. 158. Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines  $4\frac{1}{2}$  Tag bebrüteten Hühnchens. Nach MIHALCOVICS.

SH Scheitelhöcker, sv Seitenventrikel,  $v^3$  dritter Ventrikel,  $v^4$  vierter Ventrikel, Sw Sylvische Wasserleitung, gh Grosshirnbläschen, zh Zwischenhirn, mh Mittelhirn, kh Kleinhirn, zf Zirbelfortsatz, hp Hypophysentasche (RATHKE'sche Tasche), ch Chorda, ba Basilararterie.

Fig. 159. Frontalconstruction des Mundrachenraums eines menschlichen Embryo (Bl, His) von 4,5 m Nackenlänge. Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 30 fach.

Das Bild zeigt 4 äussere und 4 innere Schlundfurchen mit den an ihrem Grunde gelegenen Verschlussplatten. In den durch die Furchen getrennten Schlundbogen sieht man die Querschnitte des 2. bis 5. Schlundbogengefässes. In Folge der stärkeren Entwicklung der vorderen Schlundbogen sind die hinteren schon etwas nach einwärts gedrängt.

Die Substanzstreifen, welche zwischen den einzelnen Schlundtaschen liegen (Fig. 157, 159, 140) sind die häutigen Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen. Sie bestehen aus einer Achse, die dem mittleren Keimblatt und Mesenchym entstammt, und einem epithelialen Ueberzug, der nach der Rachenhöhle zu vom inneren Keimblatt, nach aussen vom äusseren Keimblatt geliefert wird. Ihrer Reihenfolge nach werden sie, da der die Mundhöhle umschliessende Wulst den ersten Schlundbogen bildet, als zweiter, dritter, vierter Schlundbogen etc. unterschieden.

Bei allen wasserbewohnenden, durch Kiemen athmenden Wirbeltieren reisst bald nach der Anlage der Furchen die dünne, epitheliale Verschlussplatte zwischen den Schlundbogen und zwar in der Reihenfolge ein, wie diese entstanden sind. Der Wasserstrom kann daher

jetzt von aussen durch die durchgängig gewordenen Spalten in die Kopfdarmhöhle eindringen und, indem er an den Schleimhautflächen vorbeiströmt, zur Athmung verwandt werden. Es entwickelt sich jetzt zu beiden Seiten der Schlundspalten in der Schleimhaut ein oberflächliches, dichtes, capillares Gefässnetz, dessen Inhalt mit dem vorbeiströmenden Wasser in Gasaustausch tritt. Ausserdem faltet sich die Schleimhaut zur Vergrösserung ihrer respiratorischen Oberfläche in zahlreiche, dicht und parallel zu einander gestellte Kiemenblättchen, die aufs reichste mit Blutgefässnetzen versorgt sind. Hiermit hat sich der vorderste, unmittelbar hinter dem Kopf gelegene Abschnitt des Darmcanals in ein für das Wasserleben berechnetes Athmungsorgan umgewandelt.

Bei den höheren, amnioten Wirbelthieren werden äussere und innere Schlundfurchen nebst den sie trennenden Schlundbogen, wie schon hervorgehoben wurde, zwar ebenfalls angelegt, doch entwickeln sie sich bei ihnen niemals zu einem wirklich functionirenden Athmungsapparat; sie gehören daher in die Kategorie der rudimentären Organe; auf der Schleimhaut entstehen keine Kiemenblättchen mehr, ja es scheint nicht einmal stets und überall zur Bildung durchgängiger Spalten zu kommen, indem sich zwischen den einzelnen Schlundbogen die dünne, epitheliale Verschlussplatte in der Tiefe der äusserlich sichtbaren Furchen erhält. In diesen Verhältnissen, sowie auch in den gleich zu erwähnenden Verschiedenheiten in der Zahl der Schlundbogen sprechen sich die einzelnen Stadien eines Rückbildungsprocesses aus, welchem der ganze Visceralapparat in der Reihe der Wirbelthiere unterworfen ist.

Die Anzahl der zur Anlage kommenden Schlundspalten ist in den einzelnen Classen der Wirbelthiere eine wechselnde. Die höchste Zahl treffen wir bei den Selachiern, bei denen sie sich auf 6, bei wenigen Arten sogar auf 7 und 8 beläuft. Bei Knochenfischen, Amphibien und Reptilien sinkt die Zahl auf 4. Bei den Vögeln, den Säugethieren und beim Menschen (Fig. 157, 159 u. 140) werden nur 4 angelegt. Wir können daher im Allgemeinen sagen, dass von den niederen zu den höheren Wirbelthieren eine Reduction der zur Anlage gelangenden Schlundspalten stattgefunden hat.

Bei menschlichen Embryonen sind die Schlundfurchen am deutlichsten zu sehen, wenn sie eine Länge von 3—4 mm erreicht haben (His). (Fig. 157, 159.)

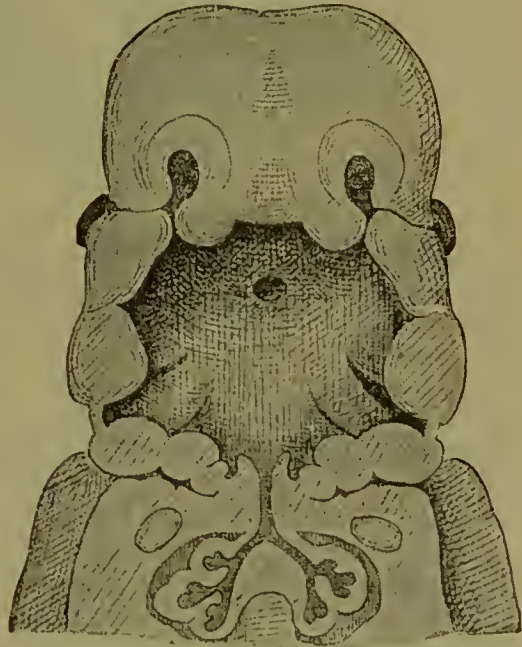


Fig. 160. Frontalconstruction des Mundrachenraums eines menschlichen Embryo (Rg, His) von 11,5 mm Nackenlänge. Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 12fach.

Der Oberkiefer ist perspectivisch, der Unterkiefer im Durchschnitt zu sehen. Die letzten Schlundbogen sind äusserlich nicht mehr zu sehen, da sie in die Tiefe der Halsbucht gerückt sind.



Aenssere und innere Furchen sind hier tief eingegraben und von einander nur durch eine dünne, epitheliale Verschlussplatte getrennt; sie nehmen von vorn nach hinten an Länge ab. Von den sie trennenden Schlundbogen ist der erste der stärkste, der letzte der schwächste; sie bilden, im Frontalschnitt gesehen, zwei nach abwärts convergirende Reihen, so dass der Mundrachenraum sich in das Darmrohr trichterförmig verjüngt.

Von der vierten Entwicklungswoche ab beginnen die Schlundbogen dadurch, dass die beiden ersten stärker wachsen als die folgenden, sich gegen einander zu verschieben (Fig. 160). „Aehnlich den Zügen eines Fernrohrs rücken sie“

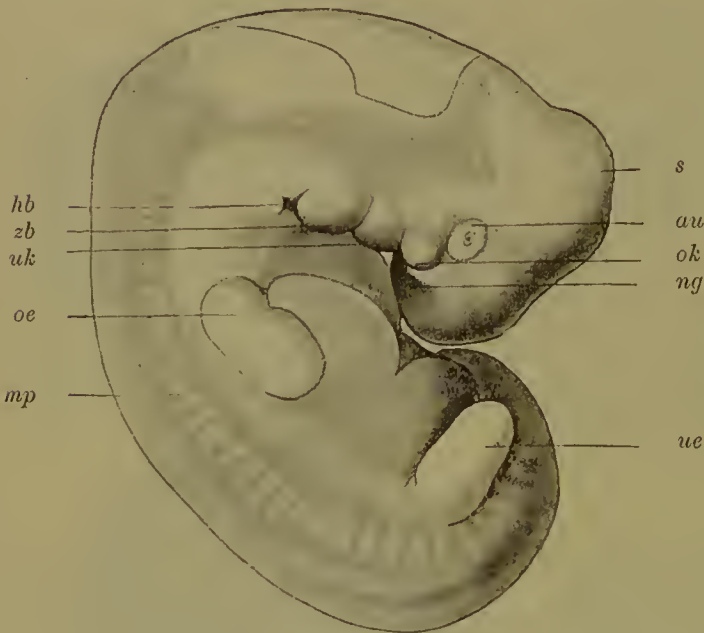


Fig. 161. Menschlicher Embryo aus der Mitte der 5. Woche von 9 mm Nackensteisslänge. Nach RABL.

s Scheitelhöcker, au Auge, ok Oberkiefer, uk Unterkiefer, zb Zungenbeinbogen, hb Halsbucht (Sinus cervicalis), ng Nasengrube, oe obere, ue untere Extremität, mp Muskelplatten (Rumpfssegmente).

bei Vogel- und Säugethier-Embryonen abspielt, bildet sich eine tiefe Grube an der Oberfläche und am hinteren Rande der Kopf-Halsgegend, die Halsbucht [Sinus cervicalis (RABL), Sinus praecervicalis (HIS)]. (Fig. 160 u. 161 hb.)

In der Tiefe und an der vorderen Wand der Halsbucht lagern der dritte und der vierte Schlundbogen, die nun von aussen her nicht mehr zu sehen sind. Den Eingang zu ihr begrenzt von vorn her der zweite Schlund- oder Zungenbeinbogen (zb). Derselbe entwickelt allmählich nach hinten einen kleinen Fortsatz, welcher sich über die Halsbucht von aussen herüberlegt und von RATHKE und RABL mit Recht dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien verglichen worden ist. Der Kiemendeckelfortsatz verschmilzt schliesslich mit der seitlichen Leibeswand. Dadurch wird die Halsbucht, welche dem unter dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien gelegenen und die Kiemenbogen bergen-

„wie HIS bemerkt, „in der Weise über einander, dass, von aussen gesehen, der vierte Bogen zuerst vom dritten und dieser weiterhin vom zweiten umgriffen und zugedeckt wird, wogegen an der inneren, dem Rachen zugewendeten Fläche der vierte Bogen sich über den dritten, der dritte über den zweiten lagert.“ Demgemäss wird die relative Länge des Mundrachenraums bei den älteren Embryonen geringer als bei den jüngeren. In Folge dieses ungleichen Wachsthums, welches sich übrigens in ganz ähnlicher Weise auch

den Raum entspricht, zum Verschluss gebracht. Man vergleiche Fig. 159 mit Fig. 160 und Fig. 141 mit Fig. 161.

Die Entwicklung der Schlundspalten und der Halsbucht hat auch ein praktisches Interesse. Es kommen beim Menschen zuweilen in der Halsgegend Fisteln vor, die von aussen verschieden weit nach innen dringen und sogar in die Rachenhöhle einmünden können. Sie sind von embryonalen Verhältnissen in der Weise abzuleiten, dass die Halsbucht theilweise offen geblieben ist. Von hier kann beim Erwachsenen ein Weg noch in die Rachenhöhle führen, wenn sich abnormer Weise die zweite Schlundspalte nicht geschlossen hat.

## II. Sonderung des Darmrohrs in einzelne Abschnitte und Bildung der Gekröse (Mesenterien).

Anfänglich grenzt das Darmrohr in breiter Ausdehnung (Fig. 116) an die dorsale Rumpfwand, mit der Chorda (*ch*) und den Ursegmenten (*ms*) durch einen breiten Streifen embryonalen Bindegewebes verbunden, in welchem die Anlagen der beiden primitiven Aorten (*ao*) eingeschlossen sind. Linke und rechte Leibeshöhle sind daher nach oben noch durch einen weiten Abstand von einander getrennt. Dieser verringert sich, je älter der Embryo wird, unter Entwicklung eines Gekröses oder Mesenteriums, einer Bildung, welche sich in der ganzen Länge des Darmrohrs mit Ausnahme des vordersten Abschnitts in folgender Weise anlegt: Das Darmrohr entfernt sich weiter von der Chorda; hierbei wird der oben erwähnte, breite Streifen von Bindegewebe von links nach rechts schmaler, dagegen dorso-ventralwärts verlängert; die in ihm eingeschlossenen beiden Aorten rücken näher zusammen und verschmelzen schliesslich zu einem in der Medianebene zwischen Chorda und Darm gelegenen, unpaaren Stamm. Bei weiterem Verlauf des Processes bleiben schliesslich Darmrohr und Chorda nur durch ein feines Band in Zusammenhang, das vom vorderen zum hinteren Ende des Embryo reicht.

Die Sonderung des Darmrohrs in einzelne, hinter einander gelegene, ungleichwerthige Abschnitte beginnt mit der Entwicklung des Magens. In einiger Entfernung hinter dem mit den Schlundspalten versehenen, respiratorischen Abschnitt legt sich der Magen als eine kleine, spindelförmige Erweiterung an, deren Längsachse mit der Längsachse des Körpers zusammenfällt (Fig. 162 und 163 *Mg*). Solche Befunde erhält man bei menschlichen Embryonen der 4. Woche. Das ganze embryonale Eingeweiderohr lässt jetzt 5 hinter einander gelegene Abschnitte unterscheiden, die Mundhöhle, die Schlundhöhle mit den Kiemenspalten, die sich trichterförmig in die Speiseröhre verengt. Auf diese folgt der spindelig erweiterte Magen, auf diesen das übrige Darmrohr, das noch mit dem Dottersack in mehr oder minder weitem Zusammenhang steht (*Ds*). Mit Ausnahme der 3 vordersten Abschnitte findet sich in der ganzen Länge des Darms ein Gekröse (Mesenterium); sein zum Magen gehender Theil wird noch besonders als Mesogastrium unterschieden. Ein solcher Zustand erhält sich bei manchen Fischen und Amphibien dauernd. Auch beim erwachsenen Thier durchsetzt der Darm die Leibeshöhle in schwach gekrümmtem Verlauf. Der Magen erscheint an ihm als eine spindelförmige Erweiterung.



Eine Aenderung wird bei allen höheren Wirbelthieren herbeigeführt durch ein mehr oder minder beträchtliches Längenwachsthum des Darms, hinter welchem die Grössenzunahme des Rumpfes weit zurückbleibt. Die Folge davon ist, dass der Darm, um Platz in der Leibeshöhle zu finden, sich in Windungen legen muss. Hierbei bleiben einzelne Strecken der Wirbelsäule genähert, während andere sich von ihr entfernen. Erstere sind mit einem kurzen Mesenterium befestigt und daher minder beweglich, letztere haben ihr Aufhängeband bei der Lageveränderung zu einer zuweilen ganz ansehnlichen, dünnen Lamelle ausgezogen und in demselben Maasse eine grössere Beweglichkeit gewonnen.



Fig. 162.

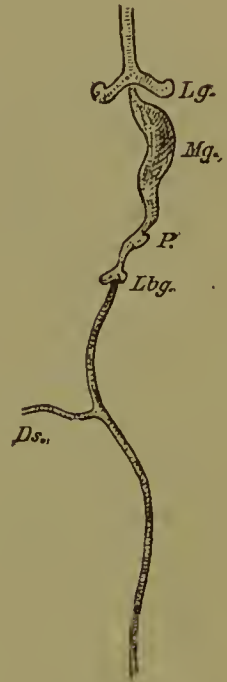


Fig. 163.

Fig. 162. Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo (*R*, *HIS*) von 5 mm Nackenlänge. Aus *HIS*, Menschliche Embryonen. Vergr. 20 fach.

*RT* RATHKE'sche Tasche, *Uk* Unterkiefer, *Sd* Schilddrüse, *Ch* Chorda dorsalis, *Kk* Kehlkopfengang, *Lg* Lunge, *Mg* Magen, *P* Pancreas, *Lbg* Lebergang, *Ds* Dottergang (Darmstiel), *All* Allantoisgang, *W* WOLFF'scher Gang mit hervortretendem Nierengang (Ureter), *B* Bursa pelvis.

Fig. 163. Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo (*Bl*, *HIS*) von 4,25 mm Nackenlänge. Aus *HIS*, Menschliche Embryonen. Vergr. 30 fach.

*Lg* Lunge, *Mg* Magen, *P* Pancreas, *Lbg* Lebergänge, *Ds* Dottergang (Darmstiel).

Da die zum Theil recht complicirten Entwicklungsprocesse durch vortreffliche Arbeiten auch für menschliche Embryonen zur Genüge aufgeklärt worden sind, können diese der Beschreibung zur Grundlage dienen. In der 5. und 6. Woche ist bei ihnen die hintere, der Wirbelsäule zugekehrte Fläche des Magens (Fig. 164 *gc*) stark ausgebuchtet, die vordere Wand (*kc*) dagegen, welche bei Eröffnung der Bauchhöhle durch die schon ansehnliche Leber bedeckt wird, ist etwas eingedrückt. Eine Linie, welche Mageneingang und Ausgang (Cardia

und Pylorus) an der hinteren Fläche verbindet, ist daher viel länger, als die entsprechende Verbindungslinie an der vorderen Fläche. Letztere wird zur kleinen Curvatur (*kc*), die erstere, an welcher sich zugleich das Magengekröse ansetzt, ist die spätere grosse Curvatur (*gc*).

Der auf den Magen folgende Abschnitt hat sich in Folge stärkeren Längenwachsthums in einzelne Windungen gelegt. Von dem Pylorus wendet sich das Darmrohr (*du*) erst eine kleine Strecke nach rückwärts bis nahe an die Wirbelsäule heran, biegt hier scharf um und beschreibt eine grosse Schleife, deren Convexität nach vorn und abwärts nach dem Nabel zu gerichtet ist. Die Schleife besteht aus zwei ziemlich parallel und nahe beisammen verlaufenden Schenkeln (*d*<sup>1</sup> und *d*<sup>2</sup>), zwischen welchen sich das mit in die Länge ausgezogene Mesenterium (*ms*) ausspannt. Der eine Schenkel (*d*<sup>1</sup>) liegt vorn und steigt nach abwärts, der andere (*d*<sup>2</sup>) liegt hinter ihm und wendet sich nach aufwärts, um nahe der Wirbelsäule noch einmal umzubiegen und, durch ein kurzes Mesenterium befestigt, in geradem Verlauf (*r*) nach abwärts zum After zu ziehen. Die Uebergangsstelle des ab- und aufsteigenden Schenkels oder der Scheitel der Schleife ist in den mit einer Aushöhlung versehenen Anfangstheil der Nabelschnur eingebettet, wo er durch den in Rückbildung begriffenen Dottergang (*d*<sup>3</sup>) mit dem Nabelbläschen zusammenhängt. In einiger Entfernung vom Ursprung des Dotterganges bemerkt man am aufsteigenden Schenkel eine kleine Erweiterung und Ausbuchtung (*d*<sup>2</sup>). Sie entwickelt sich weiterhin zum Blinddarm und deutet somit die wichtige Stelle an, an welcher sich Dünn- und Dickdarm gegen einander abgrenzen.

In Folge der ersten Faltungen lassen sich jetzt schon vier, später noch deutlicher gesonderte Dartheile unterscheiden. Das kurze, vom Magen zur Wirbelsäule laufende, zu dieser Zeit noch mit einem kleinen Mesenterium versehene Stück wird zum Zwölffingerdarm (*du*), der vordere, absteigende Schenkel (*d*<sup>1</sup>) nebst dem Scheitel der Schleife liefert den Dünndarm, der hintere aufsteigende Schenkel entwickelt sich zum Dickdarm (*d*<sup>2</sup>) und das zum letzten Mal wieder umbiegende Endstück zum S Romanum und Mastdarm (*r*).

Bei Embryonen des 3. und der folgenden Monate finden wichtige Lageveränderungen am Magen und an der Darmschleife in Zusammenhang mit einem weiter vor sich gehenden Längenwachsthum statt.

Der Magen erfährt eine zweifache Drehung um zwei verschiedene Achsen und nimmt dadurch frühzeitig eine Form und Lage an, welche annähernd dem bleibenden Zustand entspricht (Fig. 165 u. 166).

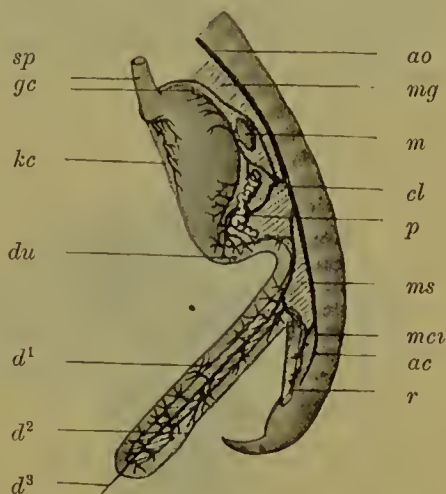


Fig. 164. Schematische Darstellung des Darmcanals eines 6-wöchentlichen Embryo des Menschen. Nach TOLDT.

*sp* Speiseröhre, *kc* kleine Curvatur, *gc* grosse Curvatur, *du* Duodenum, *d*<sup>1</sup> Theil der Schleife, der zum Dünndarm wird, *d*<sup>2</sup> Theil der Schleife, der zum Dickdarm wird und mit dem Coecum beginnt, *d*<sup>3</sup> Abgangsstelle des Dotterganges, *mg* Mesogastrium, *ms* Mesenterium, *m* Milz, *p* Pancreas, *r* Mastdarm, *ao* Aorta, *cl* Coeliaca, *mcr* Mesenterica inferior, *ac* Aorta caudalis.



Einmal geht seine Längsachse, welche den Magenmund (Cardia) mit dem Pfortner (Pylorus) verbindet und anfangs der Wirbelsäule parallel gerichtet ist, in Folge einer Drehung um die Sagittalachse in eine schräge und schliesslich in eine fast quere Stellung über. Dadurch rückt jetzt der Magenmund auf die linke Körperhälfte und nach abwärts, der Pfortner aber mehr auf die rechte Körperhälfte und weiter nach oben. Zweitens erfährt der Magen gleichzeitig noch eine Drehung um seine Längsachse, durch welche die ursprünglich linke Seite zur vorderen und die rechte zur hinteren Seite wird. In Folge dessen kommt die grosse Curvatur nach abwärts, die kleine nach oben zu

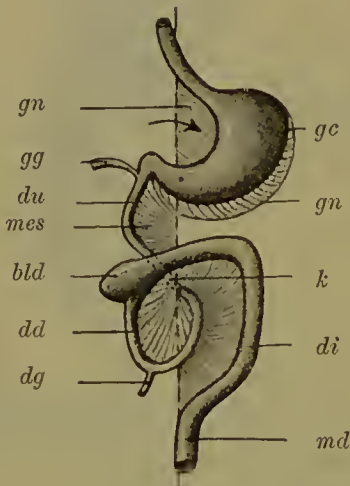


Fig. 165.

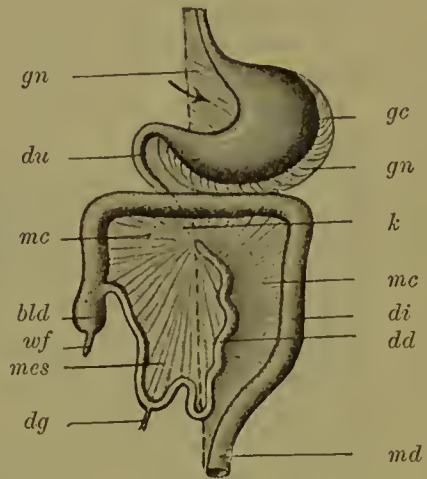


Fig. 166.

Fig. 165 u. 166. Schemata der Entwicklung des menschlichen Darmcanals und seines Gekröses. Fig. 165 früheres, Fig. 166 späteres Stadium.

*gn* grosser Netzbeutel, der sich aus dem Mesogastrium (Fig. 164 *mg*) entwickelt. Der Pfeil bedeutet den Eingang in den Netzbeutel (Bursa omentalis), *gc* grosse Curvatur des Magens, *gg* Gallengang (Ductus choledochus), *du* Duodenum, *mes* Mesenterium, *me* Mesocolon, *dd* Dünndarm, *di* Dickdarm, *md* Mastdarm, *dg* Dottergang, *bld* Blinddarm, *wf* Wurmfortsatz, *k* Kreuzungsstelle der Darmschleife. Der Dickdarm mit seinem Mesocolon kreuzt das Duodenum.

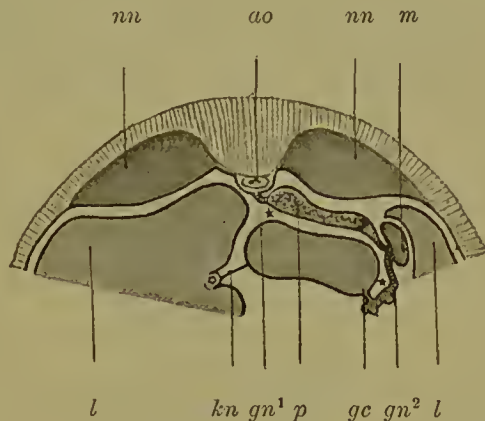
liegen. Von den Lageveränderungen wird auch das Endstück der Speiseröhre mitbetroffen, welches ebenfalls eine spirale Drehung erleidet, so dass die ursprünglich linke zur vorderen Seite wird. Dergleichen erklärt sich hieraus die asymmetrische Lage der beiden Nervi vagi, von welchen der linke an der vorderen, der rechte an der hinteren Seite der Speiseröhre durch das Zwerchfell durchtritt und der erstere sich an der Vorderfläche des Magens, der letztere an der entgegengesetzten Wand ausbreitet.

Einen tiefgreifenden Einfluss übt die Drehung des Magens natürlich auch auf sein Gekröse, das Mesogastrium, aus und gibt den Anstoss zur Entwicklung des grossen Netzbeutels (des Omentum maius). Solange der Magen noch senkrecht steht, bildet sein Gekröse eine senkrechte Lamelle, welche sich von der Wirbelsäule direct zu der jetzt noch nach hinten gerichteten grossen Curvatur ausspannt (Fig. 164). In Folge der Drehung aber ist es stark ausgedehnt und vergrössert, da sein Ansatz am Magen allen Verlagerungen desselben folgen muss. Vom Ursprung an der Wirbelsäule wendet es sich daher jetzt nach links und nach unten, um sich an der grossen Curvatur

anzusetzen; es nimmt eine Form und Lage an, von welcher sich der Leser leicht eine richtige Vorstellung bilden wird, wenn er das Schema 165 mit dem Querschnittsbild Fig. 167 combinirt. Auf diese Weise kommt ein von der übrigen Leibeshöhle abgesonderter Raum, der grosse Netzbeutel (Bursa omentalis, Fig. 167\*\*) zu Stande, der seine Oeffnung nach der rechten Körperseite zugekehrt hat, und dessen vordere Wand vom Magen, dessen hintere und untere Wand vom Magengekröse ( $gn^2$ ,  $gn^1$ ) gebildet wird. In den schematischen Figuren 165 u. 166 wird der Eingang in den Netzbeutel durch die Richtung des Pfeiles angedeutet.

Fig. 167. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf eines menschlichen Embryo in der Gegend des Magens mit seinem Mesogastrium, um die Bildung des Netzbeutels am Anfang des 3. Monats zu zeigen. Nach TOLDT.

$nn$  Nebenniere,  $ao$  Aorta,  $l$  Leber,  $m$  Milz,  $p$  Pancreas,  $gn^1$  Ursprung des grossen Netzes (Mesogastrium) an der Wirbelsäule,  $gn^2$  der an die grosse Magencurvatur ( $gc$ ) sich ansetzende Theil des grossen Netzes,  $kn$  kleines Netz,  $gc$  grosse Curvatur des Magens, \* Vorraum und Höhle des grossen Netzbeutels.



Eine nicht minder eingreifende Drehung wie der Magen hat die Darmschleife mit ihrem Mesenterium um ihre Anheftungsstelle an der Lendenwirbelsäule durchzumachen. Der absteigende und der aufsteigende Schenkel kommen zuerst neben einander zu liegen. Dann schlägt sich der letztere, welcher zum Dickdarm wird (Fig. 165), über den ersteren in schräger Richtung herüber und kreuzt den Anfangstheil des Dünndarms ( $k$ ) in quererer Richtung. Beide Theile, namentlich aber der Dünndarm, fahren am Ende des 2. Monats fort, stark in die Länge zu wachsen und sich in Windungen zu legen. Hierbei geräth der Anfangstheil des Dickdarms oder das Coecum, das im 3. Monat bereits einen sichelförmig gebogenen Wurmfortsatz erkennen lässt (Fig. 165 *bld*), ganz auf die rechte Seite des Körpers nach oben unter die Leber; von hier läuft sein Anfangsstück in quererer Richtung über das Duodenum unter dem Magen zur Milzgegend herüber, biegt dann scharf um (Flexura coli lienalis) und steigt nach der linken Beckengegend herab, um in das S Romanum und Rectum überzugehen. Somit sind schon im 3. Monat am Dickdarm das Coecum, das Colon transversum und C. descendens unterscheidbar. Ein Colon ascendens fehlt noch. Dasselbe bildet sich erst in den folgenden Monaten (Fig. 166) dadurch aus, dass der anfangs unter der Leber befindliche Blinddarm allmählich eine tiefere Lage einnimmt, sich im 7. Monat unterhalb der rechten Niere findet und vom 8. Monat an über den Darmbeinkamm herabsteigt.

In dieser Zeit hat der Blinddarm (Coecum) an Länge zugenommen und stellt gegen Ende der Schwangerschaft einen ziemlich beträchtlichen Anhang an der Uebergangsstelle des Dünn- und Dickdarms dar. Frühzeitig zeigt er eine ungleichmässige Entwicklung (Fig. 166 *bld*). Das oft mehr als die Hälfte der Länge umfassende Endstück bleibt im Wachsthum hinter dem sich stärker ausweitenden



Anfangsstück zurück; ersteres wird als Wurmfortsatz (*wf*), letzteres als Coecum unterschieden. Beim Neugeborenen ist der Wurmfortsatz vom Coecum noch weniger scharf abgesetzt, als einige Jahre später, wo er sich zu einem nur gänsekielstarken, 6—8 cm langen Anhang umgestaltet hat.

Innerhalb des von den Dickdarmwindungen umgrenzten Bezirks breitet sich der Dünndarm aus, der vom absteigenden Schenkel der Schleife abstammt, und legt sich in Folge seines beträchtlichen Längenwachsthums in immer zahlreichere Schlingen (Fig. 166).

Ursprünglich sind alle Darmabschnitte vom Magen an durch ein gemeinsames Gekröse (Mesenterium commune) mit der Lendenwirbelsäule frei beweglich verbunden (Fig. 165 u. 166). Das Gekröse ist natürlicher Weise durch das Längenwachstum der Darmschleife auch beeinflusst worden, indem seine Ansatzlinie am Darm die Ursprungslinie an der Wirbelsäule (Radix mesenterii) um ein Vielfaches an Länge übertrifft und sich dabei nach Art einer Hemdkrause in Falten legt. Eine derartige Anordnung der Gekröse findet sich als bleibende Bildung bei vielen Säugethieren, wie bei Hund, Katze etc. Beim Menschen aber wird vom 4. Monat an die Anordnung des Gekröses eine viel complicirtere, dadurch dass Verklebungs- und Verwachsungsprocesse einzelner Abschnitte der Gekröslamelle mit angrenzenden Partieen des Bauchfells, sei es von der hinteren Bauchwand, sei es von benachbarten Organen, stattfinden. Sie betreffen das Aufhängeband des Duodenum und des Dickdarms, welches in der ersten Hälfte der Embryonalentwicklung stets vorhanden ist.

Das Duodenum legt sich, die bekannte hufeisenförmige Krümmung beschreibend, mit seinem Gekröse, in welches der Anfang der Bauchspeicheldrüse eingeschlossen ist, breit an die hintere Rumpfwand an und verschmilzt mit ihrem Bauchfell in ganzer Ausdehnung; aus einem beweglichen ist es zu einem unbeweglichen Darmtheil geworden (Fig. 168 *du*).

Der Dickdarm (Fig. 166, 168 u. 169 *ct*) besitzt noch im 3. Monat ein sehr langes, von der Wirbelsäule ausgehendes Aufhängeband, welches nichts Anderes als ein Theil des gemeinsamen Darmgekröses ist, aber als Mesocolon (*msc*) besonders unterschieden wird. In Folge der oben beschriebenen Drehung der primitiven Darmschleife ist nun nicht allein das Colon transversum, sondern auch das zu ihm gehörige, ansehnliche Mesocolon quer über das Ende des Duodenum herübergezogen worden; es verschmilzt hier eine Strecke weit mit letzterem und der hinteren Rumpfwand, gewinnt dadurch eine neue, von links nach rechts verlaufende, secundäre Ansatzlinie (Fig. 169 *msc*) und erscheint so als ein vom gemeinsamen Darmgekröse abgelöster Theil. Das Colon transversum (*ct*) mit seinem Mesocolon (*msc*) trennt jetzt die Leibeshöhle in einen oberen Theil, welcher Magen, Leber, Duodenum und Pancreas einschliesst, und in einen unteren, die Dünndärme bergenden Abschnitt. So erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte der auffällige Befund, dass sich das Duodenum, um aus dem oberen in den unteren Raum zu gelangen und sich in das Jejunum fortzusetzen, unter dem quer ausgespannten Mesocolon hindurchtritt (Fig. 166 u. 168 *du*).

Auch am Aufhängeband vom Coecum und vom auf- und absteigenden Schenkel des Dickdarms tritt eine Verwachsung mit dem

Bauchfell der Rumpfwand bald in mehr, bald in minder ausgedehnter Weise ein. Es sitzen daher die genannten Darmtheile beim Erwachsenen bald mit ihrer hinteren Wand breit der Rumpfwand an, bald sind sie durch ein mehr oder minder kurzes Mesenterium befestigt.

Es bleibt jetzt noch übrig, auf die wichtigen Veränderungen des grossen Netzbeutels einzugehen, mit dessen Entwicklung während der ersten Embryonalmonate wir auf Seite 178 bekannt geworden sind. Der Netzbeutel zeichnet sich einmal durch ein sehr beträchtliches Wachstum und zweitens dadurch aus, dass er an verschiedenen Stellen mit Nachbarorganen verschmilzt. Anfangs reicht er nur bis zur grossen Magencurvatur (Fig. 166 u. 167), an welche er sich ansetzt; aber schon vom 3. Monat an vergrössert er sich und legt sich

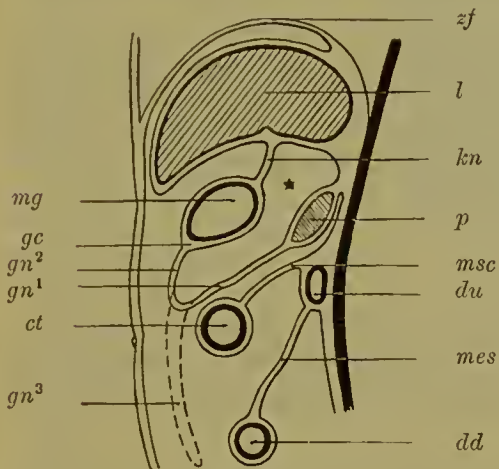


Fig. 168.

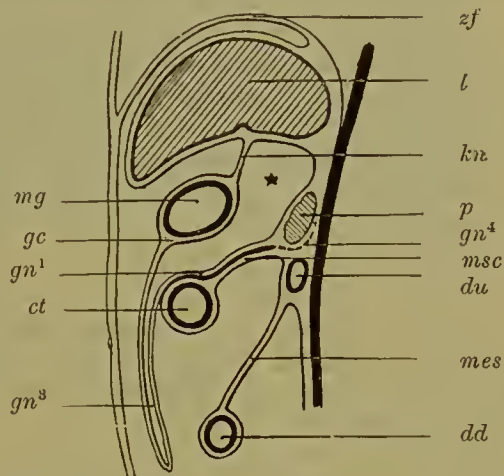


Fig. 169.

Fig. 168 u. 169. Zwei Schemata zur Entwicklung des grossen Netzbeutels. Fig. 168 früheres, Fig. 169 späteres Stadium.

zf Zwerchfell, l Leber, p Pankreas, mg Magen, gc grosse Curvatur desselben, du Duodenum, dd Dünndarm, ct Colon transversum, \* Netzbeutel, kn kleines Netz, gn¹ hintere, an der Wirbelsäule entspringende Lamelle des grossen Netzes, gn² vordere, an der grossen Magencurvatur (gc) befestigte Lamelle des grossen Netzbeutels, gn³ der über den Dünndarm gewucherte Theil des Netzes, gn⁴ der das Pankreas einschliessende Theil des Netzes, mes Mesenterium des Dünndarms, msc Mesocolon des Colon transversum.

über die unterhalb des Magens befindlichen Eingeweide herüber, zuerst über das Colon transversum (Fig. 168 *gn*<sup>1</sup>, *gn*<sup>2</sup>), dann über die gesammten Dünndärme (Fig. 169 *gn*<sup>3</sup>). Der Beutel besteht, soweit er sich nach abwärts ausgedehnt hat, aus zwei dicht über einander befindlichen, durch einen sehr geringen Zwischenraum getrennten Lamellen, die an seinem unteren Rand in einander umbiegen. Von diesen ist die oberflächliche, der vorderen Bauchwand zugekehrte Lamelle an der Magencurvatur (*gc*) befestigt, die hintere, den Därmen aufliegende Lamelle findet an der Wirbelsäule ihren ursprünglichen Ansatz und schliesst hier den Haupttheil des Pankreas ein (Fig. 168 *p*, u. Fig. 167). In diesem Zustand erhält sich der grosse Netzbeutel bei manchen Säugethieren (Hund). Beim Menschen beginnt er schon vom 4. Embryonalmonat an Verwachsungen einzugehen (Fig. 169). Die hintere Netzlamelle legt sich in grosser Ausdehnung auf der linken



Körperseite der hinteren Bauchwand an und verschmilzt mit ihr ( $gn^4$ ), so dass ihre Anheftungslinie an der Wirbelsäule seitlich auf den Ursprung des Zwerchfells rückt (Lig. plurenico-lienale). Nach abwärts gleitet sie über die obere Fläche des Mesocolon ( $msc$ ) und über das Colon transversum ( $ct$ ) herüber und geht mit beiden Verlöthungen ein, mit dem ersteren schon im 4. Embryonalmonat. Zur Zeit der Geburt sind die beiden Platten des über die Därme herübergewucherten Abschnittes des grossen Netzbeutels, wie bei vielen Säugethieren, durch einen engen Spaltraum getrennt (Fig. 169  $gn^3$ ); im 1. und 2. Lebensjahr verschmelzen sie gewöhnlich zu einer einfachen Platte, in welcher sich Fetträubchen ablagern.

### III. Entwicklung der einzelnen Organe des Eingeweiderohrs.

Das einfache Längenwachsthum, auf welches die eben besprochenen Schlingenbildungen zurückzuführen sind, ist nur ein und zwar keineswegs das hauptsächlichste Mittel, durch welches die Oberfläche des Darms vergrössert wird. Einen viel beträchtlicheren Zuwachs erfährt seine Oberfläche dadurch, dass die ursprünglich glatte Epithelschicht Ausstülpungen und Einstülpungen bildet, nach dem Hohlraum des Darms zu zahlreiche Falten, kleine Papillen und Zotten, in der entgegengesetzten Richtung aber verschiedene Arten von kleineren oder grösseren Drüsen.

Die zahlreichen Organe, die durch den Faltungsmechanismus gebildet werden, bespreche ich nach den Abschnitten, in welche das Eingeweiderohr eingetheilt wird, und beginne mit den Organen der Mundhöhle.

#### A. Die Organe der Mundhöhle: Zähne, Zunge, Tonsille und Speicheldrüsen.

1) Die **Zähne** sind in morphologischer Hinsicht jedenfalls die interessantesten Bildungen der Mundhöhle. Ihre Entwicklung, welche sich beim Menschen und bei den Säugethieren in einer keineswegs einfachen Weise vollzieht, wird verständlicher, wenn wir von den niederen Wirbelthieren ausgehen. Denn bei ihnen kommen die Zähne, welche sich bei den Säugethieren nur auf den Kieferrändern finden, noch an manchen anderen Stellen der Körperoberfläche vor; sie bedecken bei vielen Arten nicht allein das Dach und den Boden der Mundhöhle und die Innenfläche der Kiemenbogen in grosser Anzahl als Gaumen-, Zungen- und Schlundzähne, sondern verbreiten sich auch noch, dicht an einander gereiht, über die ganze Haut und verwandeln sie dadurch, wie bei den Selachiern, in einen kräftigen und zugleich biegsamen Panzer.

Die Zähne sind, wie ihre Entwicklung bei niederen Wirbelthieren in überzeugender Weise lehrt, ursprünglich nichts Anderes als verknöcherte Papillen der Haut und der Schleimhaut, auf deren Oberfläche sie gebildet werden. So entstehen z. B. bei jungen Selachier-Embryonen zuerst auf der sonst glatten Oberfläche der Lederhaut, die vom embryonalen Mesenchym abstammt, kleine, zellenreiche Papillen und dringen in die dicke Epidermis hinein (Fig. 170  $zp$ ), welche hierauf ebenfalls eine auf die Zahnbildung hinzielende Veränderung erfährt; denn ihre die

Papille unmittelbar überziehenden Zellen wachsen zu sehr langen Cylindern aus und stellen ein Organ dar, welchem die Abscheidung des Schmelzes obliegt, die sogenannte Schmelzmembran (Fig. 170 *sm*). Durch weiteres Wachstum nimmt hierauf die ganze Anlage eine Form an, welche dem späteren Hartgebilde entspricht (Fig. 117).

Nun beginnt der Verknöcherungsprocess. Von den am oberflächlichsten gelegenen Zellen der Papille, der

Odontoblastenschicht (*o*) (Membrana eboris), wird eine dünne Lage von Zahnbein (*zb*), das wie eine Kappe der Papille aufsitzt, ausgeschieden. Gleichzeitig beginnt auch die Schmelzmembran (*sm*) ihre abscheidende Thätigkeit

und überzieht die Aussenfläche der Zahnbeinkappe (*zb*) mit einer festen, dünnen Schicht von Schmelz (*s*). Auf die zuerst entstandenen Schichten werden weiterhin immer neue aufgelagert, über die Zahnbeinkappe von innen her durch die Thätigkeit der Odontoblasten neues Zahnbein, auf den Schmelzüberzug von aussen her durch die Schmelz-

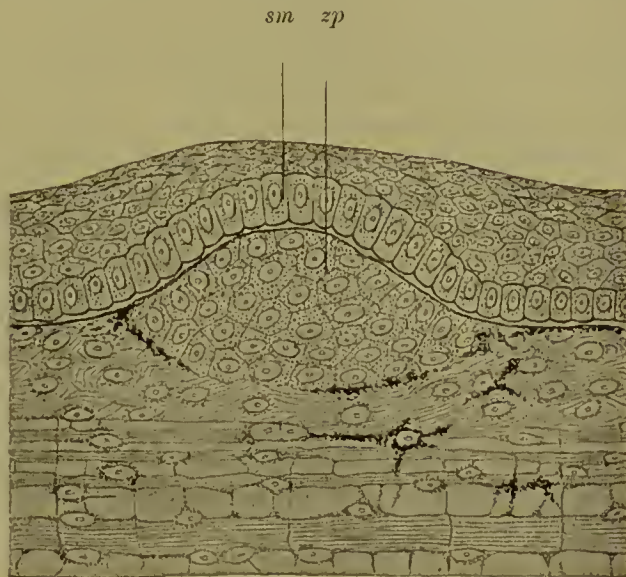


Fig. 170. Jüngste Anlage eines Hautzahns (einer Placoidschuppe) eines Selachier-Embryo.  
*zp* Zahnpapille, *sm* Schmelzmembran.

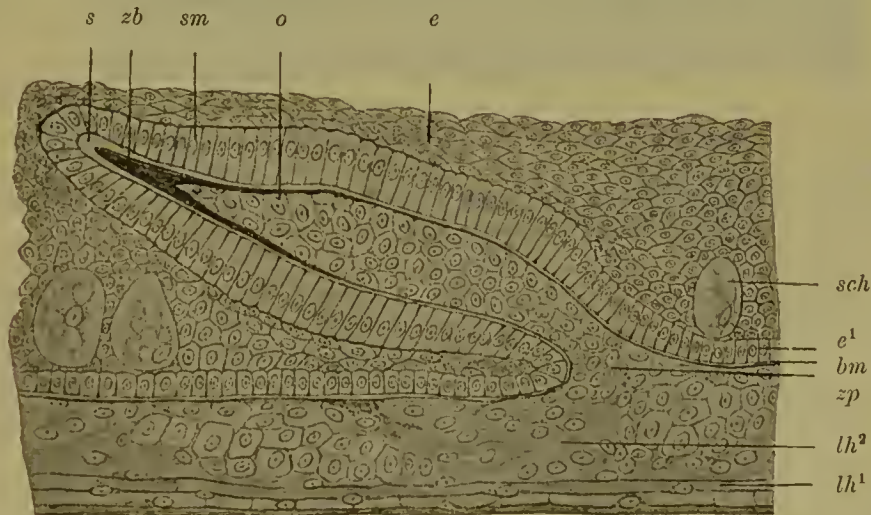


Fig. 171. Längsdurchschnitt durch eine ältere Anlage eines Hautzahns eines Selachier-Embryo.

*e* Epidermis, *e*<sup>1</sup> unterste Schicht cubischer Epidermiszellen, *sch* Schleimzellen, *lh*<sup>1</sup> aus Bindegewebslamellen zusammengesetzter Theil der Lederhaut, *lh*<sup>2</sup> oberflächliche Schicht der Lederhaut, *zp* Zahnpapille, *o* Odontoblasten, *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran, *bm* Basalmembran.



membran neuer Schmelz. So entwickelt sich ein immer fester und stärker werdender Zahnkörper, der sich mehr und mehr über die Oberfläche der Haut erhebt und mit seiner Spitze schliesslich den Epidermisüberzug durchbricht. Der Zahn gewinnt zuletzt noch eine bessere Befestigung in der Lederhaut dadurch, dass sich Kalksalze an der Fläche, wo das Zahnbein nach unten aufhört, in den oberflächlichen Bindegewebsschichten (*lh*<sup>2</sup>) ablagern und eine Art von Bindegewebsknochen, das Zahncement, hervorrufen.

Somit baut sich der fertige Zahn aus drei verkalkten Geweben auf, die aus drei besonderen Anlagen hervorgehen. Das Zahnbein nimmt aus der Odontoblastenschicht der Zahnpapille (Mesenchym), der Schmelz nimmt aus der epithelialen Schmelzmembran (äusseres Keimblatt) und das Cement nimmt aus dem Bindegewebe der Umgebung durch directe Verknöcherung seinen Ursprung. Ausserdem enthält der fertige Zahn in seinem Innern eine Höhle, die von einem blutgefässreichen Bindegewebe (Pulpa), dem Rest der Papille, ausgefüllt wird. Die Schmelzmembran geht, wenn sie ihre Aufgabe erfüllt hat, zu Grunde, indem bei der Abscheidung ihre Cylinderzellen immer niedriger und schliesslich zu platten Schüppchen werden, die später abgestossen werden.

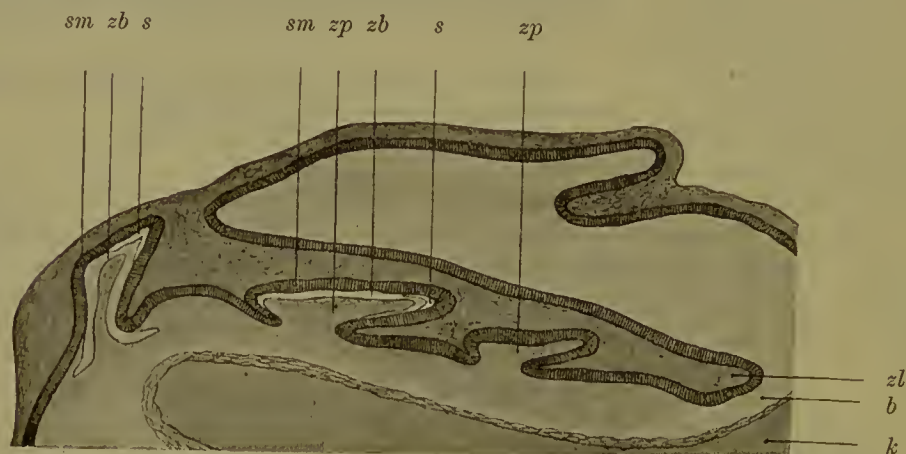


Fig. 172. Querschnitt durch den Unterkiefer eines Selachier-Embryo mit Zahnanlagen.

*k* Unterkieferknorpel, *zl* Zahnleiste, *zp* Zahnpapille, *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran, *b* bindegewebiger Theil der Schleimhaut.

Von dem eben beschriebenen, einfachen Bildungsmodus weichen bei den Selachiern die Zähne, welche, an den Kiefernändern gelegen, zur Nahrungszerkleinerung dienen, in einem wichtigen Punkte ab; sie nehmen anstatt auf der freien Fläche der Schleimhaut mehr in der Tiefe ihren Ursprung (Fig. 172). Die zahnbildende Strecke des Epithels der Mundschleimhaut hat sich als eine Leiste an der Innenfläche der Kieferbogen in das unterliegende Bindegewebe weit hineingesenkt (*zl*) und stellt jetzt ein besonderes, von seiner Umgebung unterscheidbares Organ, die Zahnleiste, vor. Der wichtige Unterschied wird dadurch bedingt, dass bei der Entwicklung der Kieferzähne lebhaftere Wucherungsprocesse stattfinden, einmal weil die Kieferzähne viel grösser als die Hautzähne sind, dann weil sie rascher abgenutzt werden und daher auch durch Ersatzzähne rascher ergänzt werden

müssen. Wie wir nun beim Studium der thierischen Formbildung schon oft zu beobachten Gelegenheit hatten, treten Theile von Epithelmembranen, wenn sie lebhafter wuchern, aus ihrer Umgebung heraus und falten sich entweder nach aussen oder nach innen ein.

An der Zahnleiste selbst ist der Bildungsprocess der Zähne derselbe, wie auf der freien Hautoberfläche. An ihrer dem Kieferknorpel (*k*) zugewandten, äusseren Seite entwickeln sich zahlreiche, neben und hinter einander gelegene Papillen (*zp*), die wie die Hautpapillen in die Epidermis, so in das eingestülpte Epithel hineinwachsen. Dadurch entstehen in der Tiefe der Schleimhaut mehrere Zahnreihen; von ihnen eilen die vordersten in der Entwicklung den tiefer gelegenen voraus und brechen zuerst aus der Schleimhaut hervor, um in Function zu treten; nach erfolgter Abnutzung werden sie abgestossen und durch die hinter ihnen gelegenen, etwas später entwickelten und daher jüngeren Ersatzzähne verdrängt. Ein Zahnwechsel findet bei den Selachiern, sowie überhaupt bei den niederen Wirbelthieren während ihrer ganzen Lebensdauer statt; er ist ein unbeschränkter, indem in der Tiefe der Zahnleiste sich immer wieder neue Papillen anlegen (polyphyodont). Im Gegensatz hierzu ist der Zahnwechsel bei den höheren Wirbelthieren ein beschränkter und findet bei den meisten Säugethieren überhaupt nur einmal statt. Es werden an der Leiste hinter einander zwei Anlagen gebildet (diphyodont), eine für die Milchzähne und eine für die bleibenden Zähne.

Beim Menschen beginnt die Zahnentwicklung schon im zweiten Monat des Embryonallebens. Vom Epithel der Mundhöhle senkt sich am Ober- und Unterkieferbogen, wie auch bei anderen Säugethier-Embryonen (Fig. 173), eine Leiste (*zl*) (der Schmelzkeim älterer Autoren) in das zellenreiche, embryonale Bindegewebe hinein. Der Ort, von dem aus sie in die Tiefe geht (Fig. 173 u. 174), wird äusserlich durch eine Rinne, welche dem Kieferbogen parallel verläuft, durch die Zahnfurche (*zf*), gekennzeichnet.

Anfangs ist die Zahnleiste überall gleichmässig dünn und mit glatter Oberfläche gegen ihre Umgebung abgesetzt. Von einzelnen Zahnanlagen ist auf Durchschnitten noch nichts zu sehen. Dann beginnen an der nach aussen gewandten Seite der Leiste an einzelnen Stellen die Epithelzellen zu wuchern und in regelmässigen Abständen von einander so viele Verdickungen zu erzeugen, als Zähne entstehen sollen (Fig. 173). Beim Menschen, dem 20 Milchzähne zukommen, beträgt ihre Anzahl je 10 im Ober- und Unterkiefer. Die Verdickungen nehmen nun Kolbenform an (Fig. 174) und lösen sich (beim Menschen von der 14. Woche an) nach und nach von der Aussenfläche der Epithelleiste (*zl*) ab, mit Ausnahme des Kolbenhalses, welcher mit ihr in einiger Entfernung von ihrer Kante in Zusammenhang bleibt. Da die Epithelwucherungen mit der Abscheidung des Schmelzes in Beziehung stehen, haben sie den Namen der Schmelzorgane erhalten.

Inzwischen sind auch von Seiten des Bindegewebes die ersten zur Zahnbildung hinführenden Schritte geschehen (Fig. 173, 174). An der Basis jedes Schmelzorgans gerathen die Bindegewebszellen in lebhaftes Wuchern und erzeugen eine dem späteren Zahn entsprechend geformte Papille (*zp*). Diese wächst, wie die Papillen der Hautzähne in die Epidermis, in das Schmelzorgan hinein, welches dadurch die



Form einer Kappe annimmt. Darauf differenzieren sich in beiden Anlagen, soweit sie an einander grenzen, die besonderen Schichten, von welchen die Bildung des Zahnbeins und des Schmelzes ausgeht: auf der Oberfläche der Papille (Fig. 174 *zp*) nehmen die Zellen Spindel-form an und legen sich zu einer Art Epithelschicht, der Schicht der Zahnbildungszellen (Membrana eboris oder Elfenbeinhaut), zusammen. Von Seiten des kappenartigen Schmelzorgans wandelt sich die unterste Lage der Zellen, welche an die Papille unmittelbar angrenzt, zu sehr langen Cylindern um und wird zur Schmelzmembran (*sm*) (Membrana adamantina). Letztere wird an der Basis der Papille allmählich niedriger und geht hierauf in eine Lage mehr cubischer Elemente (*se*)

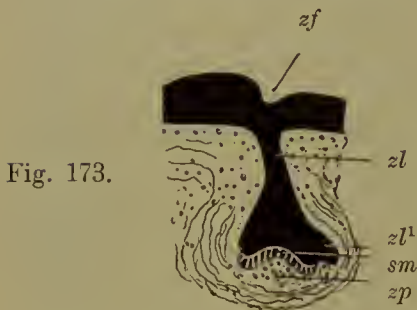


Fig. 173.

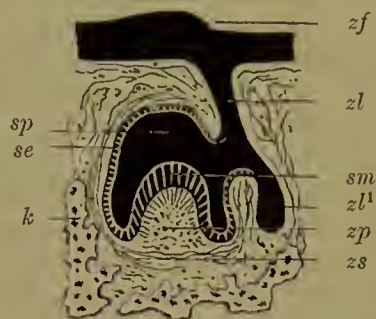


Fig. 174.

Fig. 173 u. 174. Zwei Stadien in der Entwicklung der Zähne der Säugethiere. Schematische Durchschnitte.

*zf* Zahnfurche, *zl* Zahnleiste, *zl¹* unterster Theil der Zahnleiste, an welchem sich die Anlagen der Ersatzzähne bilden, *zp* Zahnpapille, *sm* Schmelzmembran, *sp* Schmelzpulpa, *se* äusseres Epithel des Schmelzorgans, *zs* Zahnsäckchen, *k* knöcherne Zahnleiste.

über, welche die Oberfläche der Kappe gegen das Bindegewebe der Umgebung abgrenzt. Zwischen beiden Zellenlagen (dem äusseren und dem inneren Epithel KÖLLIKER's) gehen die übrigen Epithelzellen eine eigenthümliche Metamorphose ein und liefern eine Art Gallertgewebe, die Schmelzpulpa (*sp*); sie scheiden nämlich eine schleim- und eiweissreiche Flüssigkeit zwischen sich aus und werden selbst zu sternförmigen Zellen, die durch Ausläufer zu einem feinen Netz unter einander verbunden sind. Die Schmelzpulpa ist im 5. bis 6. Monat am reichlichsten entwickelt und nimmt dann bis zur Geburt in demselben Maasse wieder ab, als sich die Zähne vergrössern.

Das die ganze Anlage umhüllende Bindegewebe enthält reichliche Blutgefässe, von denen auch Sprosse in die Papille hineindringen; es grenzt sich von der Umgebung etwas ab und wird als Zahnsäckchen unterschieden (Fig. 174 *zs*).

Die weichen Zahnanlagen vergrössern sich bis zum 5. Monat der Embryonalentwicklung und nehmen hierbei die besondere Form der Zähne an, die aus ihnen hervorgehen sollen, der Schneide-, der Eck-, der Backzähne. Dann erst beginnt die Verknöcherung in derselben Weise, wie bei den Hautzähnen (Fig. 175). Es wird von den Odontoblasten (*o*) oder Elfenbeinzellen ein Zahnbeinkäppchen (*zb*) ausgeschieden, welches gleichzeitig von Seiten der Schmelzmembran (*sm*) einen dünnen Ueberzug von Schmelz (*s*) erhält; hierauf lagern sich auf die ersten Schichten immer neue ab, bis die Zahnkrone fertig ist. Unter dem Druck der letzteren atrophirt die Schmelzpulpa (*sp*), die beim Neugeborenen nur noch einen dünnen Ueberzug bildet. Die

Papille (*zp*) wandelt sich in ein gallertiges, Blutgefässe (*g*) und Nerven enthaltendes Bindegewebe um und füllt als sogenannte Pulpa die Zahnhöhle aus. Je grösser die ganze Anlage wird, um so mehr hebt sie das die Kiefernänder überziehende Zahnfleisch in die Höhe und verdünnt es allmählich. Schliesslich bricht der junge Zahn beim Neugeborenen durch und streift dabei den atrophisch gewordenen Rest des Schmelzorgans von seiner Oberfläche ab.

Jetzt ist auch die Zeit gekommen, in welcher die dritte feste Zahnsubstanz, das die Wurzel einhüllende Cement, entsteht. Soweit nämlich das Elfenbein keinen Ueberzug von Schmelz empfangen hat, beginnt das angrenzende Bindegewebe des Zahnsäckchens (*zs*), nachdem der Durchbruch der Zähne erfolgt ist, zu verknöchern und ein echtes, an SHARPEY'schen Fasern reiches Knochengewebe zu liefern, welches zur festeren Verbindung der Zahnwurzel mit ihrer bindegewebigen Umgebung beiträgt.

Der Durchbruch der Zähne erfolgt gewöhnlich in der zweiten Hälfte des 1. Lebensjahres mit einer gewissen Regelmässigkeit. Zuerst brechen die inneren Schneidezähne des Unterkiefers im 6. bis 8. Monat durch; hierauf folgen nach einigen Wochen diejenigen des Oberkiefers nach. Die äusseren Schneidezähne erscheinen im 7. bis 9. Monat, und zwar im Unterkiefer auch wieder etwas früher als im Oberkiefer. Meist zu

Anfang des 2. Lebensjahres kommen die vorderen Backzähne hervor, zuerst die des Unterkiefers; hierauf werden die Lücken in den beiden Zahnreihen ausgefüllt, indem in der Mitte des 2. Jahres die Eck- oder Hundszähne das Zahnfleisch durchbrechen. Zuletzt erfolgt der Durchbruch der hinteren Backzähne, der sich bis ins 3. Lebensjahr verzögern kann.

Ausserordentlich frühzeitig, von der 17. Woche an, nehmen die Anlagen der Ersatzzähne neben denen der Milchzähne gleichfalls von der Epithelleiste ihren Ursprung. Letztere nämlich ist von der Stelle an, wo sich die Schmelzorgane der Milchzähne von ihr abgelöst haben und nur durch einen Epithelstrang, den Hals, in Verbindung geblieben sind, noch weiter in die Tiefe gewachsen (Fig. 173

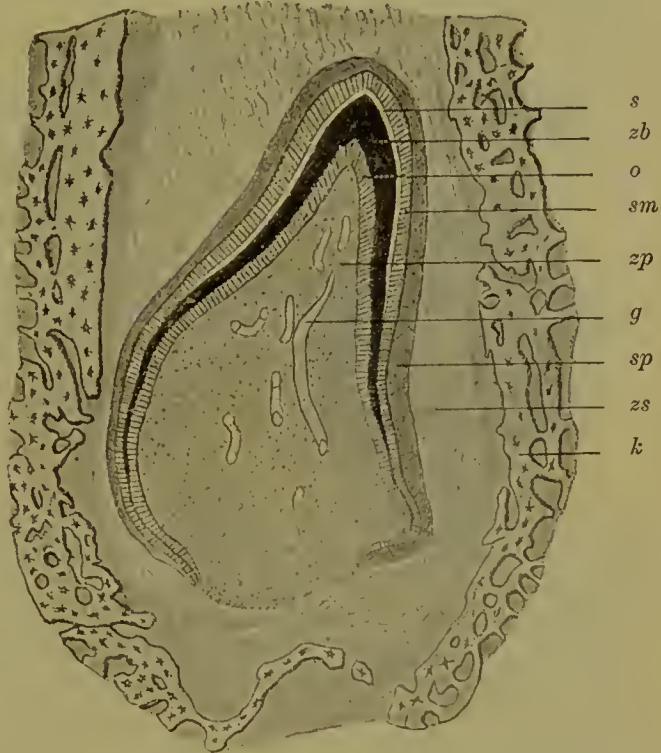


Fig. 175. Durchschnitt durch die Zahnanlage eines jungen Hundes.

*k* knöcherne Zahnalveole, *zp* Zahnpapille, *g* Blutgefäss, *o* Odontoblastenschicht (Elfenbeinmembran), *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran, *zs* Zahnsäckchen, *sp* Schmelzpulpa.



u. 174  $z^1$ ). Hier treten alsbald nahe der Kante der Leiste (Fig. 176  $sm^2$ ,  $zp^2$ ) abermals kolbenförmige Epithelwucherungen und Zahnpapillen auf, die nach innen von den Säckchen der Milchzähne gelegen sind. Ausserdem entwickeln sich die Schmelzorgane der hinteren Backzähne (der Molarzähne), welche keinem Wechsel unterworfen sind, sondern überhaupt nur einmal angelegt werden, am rechten und linken Ende der beiden Epithelleisten, die sich seitlich immer weiter ausdehnen. In der 17. Woche legt sich der erste Molarzahn, im 6. Monat nach der Geburt der zweite an. Der Weisheitszahn endlich entsteht durch Einstülpung einer Papille in das verdickte Leistenende durchschnittlich erst im 5. Lebensjahre (RÖSE).

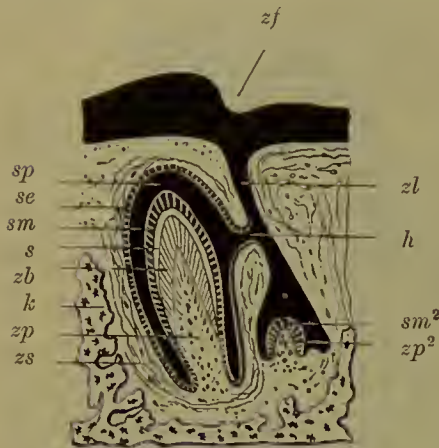


Fig. 176. Schematischer Durchschnitt zur Entwicklung der Milchzähne und der bleibenden Zähne der Säugethiere. Drittes an Fig. 173 u. 174 sich anschliessendes Stadium.

$zf$  Zahnfurche,  $zl$  Zahnleiste,  $k$  knöcherner Zahnalveole,  $h$  Hals, durch welchen das Schmelzorgan des Milchzahns mit der Zahnleiste  $zl$  zusammenhängt,  $zp$  Zahnpapille,  $zp^2$  Zahnpapille des bleibenden Zahns,  $zb$  Zahnbein,  $s$  Schmelz,  $sm$  Schmelzmembran,  $sm^2$  Schmelzmembran des bleibenden Zahns,  $sp$  Schmelzpulpa,  $se$  äusseres Epithel des Schmelzorgans,  $zs$  Zahnsäckchen.

Die Epithelleiste, an welcher somit alle Milch- und bleibenden Zähne nach einander ihren Ursprung genommen haben, wird von der 17. Woche an durch Wucherungen des Bindegewebes, zunächst im Bereich der Schneidezähne, hie und da durchbrochen und allmählich in eine siebartig durchlöchernte Platte umgewandelt (RÖSE).

Die Verknöcherung der zweiten Zahngeneration nimmt etwas vor der Geburt ihren Anfang. Es verknöchern die ersten grossen Backzähne, worauf im 1. und 2. Lebensjahre die Schneidezähne, Eckzähne etc. nachfolgen. Im 6. Lebensjahre sind daher gleichzeitig 48 verknöcherte Zähne, und zwar 20 Milchzähne und 28 bleibende Zahnkronen, sowie 4 noch zellige Anlagen der Weisheitszähne im Ober- und Unterkiefer enthalten.

Im 7. Lebensjahre beginnt gewöhnlich der Zahnwechsel. Er wird dadurch eingeleitet, dass unter dem Druck der heranwachsenden, neuen Generation die Wurzeln der Milchzähne einer Zerstörung und Aufsaugung anheim fallen. Man erhält hier genau dieselben Bilder, wie beim Schwund des Knochengewebes, worüber die eingehenden Untersuchungen KÖLLIKER's vorliegen. Es entstehen an den Zahnwurzeln die bekannten HOWSHIP'schen Grübchen, in welche grosse, vielkernige Zellen, die Ostoklasten oder Knochenzerstörer, eingebettet sind. Die Zahnkronen werden gelockert, indem sie den Zusammenhang mit den tieferen Bindegewebsschichten verlieren. Schliesslich werden sie dadurch, dass die bleibenden Zähne unter Ausbildung ihrer Wurzeln aus den Kieferhöhlen hervorbrechen, in die Höhe gehoben und zum Ausfall gebracht.

Die bleibenden Zähne treten gewöhnlich in folgender Ordnung auf. Zuerst erscheinen im 7. Jahre die ersten Molares,

ein Jahr später die unteren mittleren Schneidezähne, welchen die oberen ein wenig später nachfolgen; im 9. Jahre brechen die seitlichen Schneidezähne durch, im 10. Jahre die ersten Prämolares, im 11. die zweiten Prämolares. Dann erst kommen im 12. und 13. Jahre die Eckzähne und die zweiten Molares zum Vorschein. Der Durchbruch der dritten Molares oder der Weisheitszähne unterliegt vielen Schwankungen; er kann im 17. Lebensjahre erfolgen, sich aber auch bis zum 30. verzögern. Zuweilen erhalten die Weisheitszähne überhaupt keine vollständige Ausbildung, so dass auch das Hervorbrechen ganz unterbleibt.

2) Die **Zunge** entsteht nach den Untersuchungen von HIS bei menschlichen Embryonen aus einer vorderen und einer hinteren Anlage (Fig. 177). Die vordere Anlage erscheint sehr frühzeitig als ein kleiner unpaarer Höcker (Tuberculum impar, HIS) an dem Boden der Mundhöhle in dem von den Unterkieferwülsten umfassten Raum. Sie wird zum Körper und zur Spitze der Zunge, indem sie bald beträchtlich in die Breite wächst und sich mit ihrem vorderen Rand frei über den Unterkiefer hervorschiebt. Auf ihr erheben sich am Anfang des 3. Monats (HIS, KÖLLIKER, HINTZE) bereits schon einzelne Papillen. Die hintere Anlage geht in die von Papillen freie, dagegen mit Balgdrüsen reichlich versehene Zungenwurzel über. Sie entwickelt sich aus zwei Wülsten in der Gegend, wo der 2. und 3. Schlundbogen in der Medianebene zusammentreffen. Vordere und hintere Anlage vereinigen sich in einer nach vorn offenen, V-förmigen Furche, die sich lange Zeit erhält. An derselben entlang legen sich die umwallten Papillen auf dem Körper der Zunge an. Wo die beiden Schenkel des V zusammenstossen, findet sich eine tiefe Grube, das Foramen coecum, welches von HIS mit der Entstehung der gleich zu besprechenden Schilddrüse in Beziehung gesetzt wird.



Fig. 177. Zunge eines menschlichen Embryo von ca. 20 mm Nackenlänge. Nach HIS, Menschliche Embryonen.

Die **Balgdrüsen der Zunge** entwickeln sich bei menschlichen Embryonen des 8. Monats. In der Umgebung der Ausführungsgänge einzelner Schleimdrüsen wandern aus den Venen Leukocyten in allmählich steigender Menge in das fibrilläre Bindegewebe ein und verwandeln es in reticuläre Binde substanz (STÖHR).

3) Die Anlage der **Tonsille** lässt sich schon bei sehr jungen menschlichen Embryonen in einer kleinen Vertiefung erkennen, die, zwischen 2. und 3. Schlundbogen gelegen und von einer Fortsetzung der Mundhöhlenschleimhaut ausgekleidet, der zweiten inneren Schlundtasche entspricht. Vom 4. Monat an treibt das Epithel zuerst hohle, später auch solide Sprossen, die sich erst nachträglich aushöhlen, in das unterliegende fibrilläre Bindegewebe hinein. Gleichzeitig dringen in dieses Leukocyten aus den Blutgefäßen und beginnen es in der Umgebung der epithelialen Hohlräume diffus zu infiltrieren. Erst nach der Geburt, im Verlauf des 1. Lebensjahres, kommt es dann zu ein-



zelen dichteren Ansammlungen von Leukocyten und zur Sonderung wahrer Follikel (STÖHR).

4) Die **Speicheldrüsen** sind bereits schon im 2. Monat nachweisbar. Zuerst erscheint die Anlage der Submaxillaris bei 6 Wochen alten menschlichen Embryonen (CHIEVITZ), später die Parotis in der 8. Woche und zuletzt die Sublingualis.

B. Die aus dem Schlunddarm entstehenden Organe:  
Thymus, Schilddrüse, Kehlkopf und Lunge.

Während bei den kiemenathmenden Wirbelthieren die Schlundspalten zeitlebens sich erhalten und zur Athmung dienen, schliessen sie sich bei allen Amnioten, sowie theilweise auch bei den Amphibien vollständig. Eine Ausnahme macht nur die erste, zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen gelegene Spalte, die, zur Paukenhöhle und Ohrtrompete umgebildet, in den Dienst des Gehörorgans tritt, wo sie uns später noch beschäftigen wird. Ganz spurlos verschwinden indessen auch die übrigen Schlundspalten nicht. Aus Epithelstrecken derselben entstehen zwei drüsige, in ihrer Function noch räthselhafte Organe der Halsgegend, die Thymus und die Schilddrüse.



Fig. 178. **Thymus** eines Kaninchen-Embryo von 16 Tagen. Vergrössert. Nach KÖLLIKER.  
*a* Thymuscanal, *o* oberes, *c* unteres Ende des Organs.

1) Die **Thymus** leitet sich beim Menschen und bei den Säugethieren vom Epithel der 3. Schlundspalte her. Beim Verschluss derselben bildet sich ein länglicher Epithelstreifen mit einem sehr engen Hohlraum und einer ziemlich dicken, aus vielen länglichen Epithelzellen zusammengesetzten Wandung (Fig. 178). Er wächst alsdann nach abwärts dem Herzbeutel entgegen und beginnt an diesem Ende nach Art einer traubenförmigen Drüse zahlreiche rundliche Seitenäste zu treiben (*c*). (KÖLLIKER.) Diese sind von Anfang ihrer Entstehung an solid, während der am Hals gelegene, schlauchartige Theil (*a*) immer noch einen engen Hohlraum erkennen lässt. Die Sprossung dauert noch längere Zeit fort und greift dabei auf das entgegengesetzte Ende des ursprünglich einfachen Drüsenschlauchs über, bis das ganze Organ den ihm eigenthümlichen, lappigen Bau angenommen hat. Gleichzeitig geht auch eine histologische Metamorphose vor sich: lymphoides Bindegewebe und Blutgefässe wachsen in die dicken Epithelwandungen hinein und vernichten allmählich das einer acinösen Drüse gleichende Aussehen. Mehr und mehr gewinnen die lymphoiden, aus der Umgebung abstammenden Elemente beim Grösserwerden des Organs die Oberhand; die Epithelreste sind schliesslich nur noch in den HASSALL'schen, concentrischen Körpern aufzufinden. Die ursprünglich vorhandene, von der Einstülpung herrührende Höhlung geht verloren, und dafür erscheinen später neue, wohl durch Erweichung des Gewebes entstehende, unregelmässige Hohlraumbildungen.

Das weitere Schicksal der Thymus beim Menschen lässt zwei Perioden, eine der fortschreitenden und eine der rückschreitenden Entwicklung, erkennen. Die erste Periode reicht etwa bis in das 2. Lebensjahr hinein. Die Thymus der linken und rechten Seite rücken bei ihrer Vergrößerung in der Medianebene dicht zusammen und verschmelzen hier zu einem unpaaren, lappigen Organ, dessen doppelter Ursprung sich nur noch dadurch kundgibt, dass es gewöhnlich aus zwei, durch Bindegewebe getrennten Seitenhälften zusammengesetzt ist. Es liegt vor dem Herzbeutel und vor den grossen Gefässen hinter dem Brustbein und verlängert sich oft nach oben in zwei Hörner, die bis zur Schilddrüse reichen. Die zweite Periode zeigt uns das Organ in rückschreitender Metamorphose, die meist zu einem vollständigen Schwund führt, worüber das Nähere in den Lehrbüchern der Gewebelehre nachzulesen ist.

2) Die **Schilddrüse** findet sich an der vorderen Fläche des Halses und scheint sich in fast allen Classen der Wirbelthiere in einer ziemlich übereinstimmenden, typischen Weise aus einer unpaaren und einer paarigen Ausstülpung des Epithels der Rachenhöhle zu entwickeln.

Die unpaare Anlage ist die am längsten bekannte. Sie entwickelt sich als eine kleine Rinne im Epithel der vorderen Schlundwand in der Medianebene und in der Gegend des 2. Schlundbogens, in welcher Gegend auch die oben erwähnte (S. 189) hintere Anlage der Zunge gebildet wird. Sie löst sich darauf vollständig von ihrer Ursprungsstätte ab und verwandelt sich bei dem Menschen und den Säugethieren in ein mit enger Höhle versehenes Bläschen, das später seinen Hohlraum einbüsst.

An der Abschnürungsstelle in der Gegend des späteren Zungengrundes bleibt eine kleine Grube, das Foramen coecum, bestehen. Zuweilen setzt sich sogar dasselbe noch beim Erwachsenen in ein bis  $2\frac{1}{2}$  cm langes, nach der Schilddrüse hinführendes Epithelrohr fort, den Ductus lingualis. (His.)

Die paarigen Schilddrüsenanlagen dagegen stammen von dem Epithel der vierten Schlundspalte ab, von dem sich jederseits ein kleines Säckchen abschnürt. Alle drei Anlagen rücken bald ventral und medianwärts zusammen und bilden einen hufeisenförmigen, den Kehlkopf umgreifenden Körper.

In der weiteren Entwicklung der Schilddrüse sind zwei Stadien zu unterscheiden. Auf dem ersten Stadium wächst die Gesamtanlage in zahlreiche cylindrische Stränge aus, die wieder seitliche Knospen



Fig. 179. Rechte Hälfte der Schilddrüse eines Schweine-Embryo von 22,5 mm Scheitel-Steisslänge. Nach BORN. Vergr. 80 fach.

Die laterale (LS) und mediane (MS) Schilddrüse sind in Verschmelzung begriffen. *g* Blutgefässe, *tr* Trachea.



treiben (Fig. 179). Indem sich diese unter einander verbinden, entsteht ein Netzwerk, in dessen Lücken sich Gefässsprossen mit embryonalem Bindegewebe ausbreiten. Beim Hühnchen findet man



Fig. 180. Schnitt durch die Schilddrüse eines Schaf-Embryo von 6 cm. Nach W. MÜLLER.

*sch* schlauchförmige Drüsenanlagen, *f* in Bildung begriffene Drüsenfollikel, *b* interstitielles Bindegewebe mit Blutgefässen (*g*).

die Schilddrüse auf diesem Stadium am 9. Tage der Bebrütung, bei Kaninchen-Embryonen, wenn sie etwa 16 Tage alt sind, beim Menschen im 2. Monat. Auf dem zweiten Stadium zerfällt das Netzwerk der Epithelbalken in die für die Schilddrüse charakteristischen Follikel. Es erhalten die Balken ein enges Lumen, um welches die cylindrischen Epithelzellen regelmässig angeordnet sind. Dann bilden sich an ihnen in kleinen Abständen von einander Erweiterungen aus, die durch leichte Einschnürungen getrennt sind (Fig. 180). Indem letztere tiefer werden, zerfällt schliesslich

das gesammte Netzwerk der Stränge in zahlreiche kleine, hohle Epithelbläschen oder Follikel, die durch ein gefässreiches, embryonales Bindegewebe von einander getrennt sind. Später vergrössern sich die Follikel, namentlich beim Menschen dadurch, dass von den Epithelzellen colloide Substanz in beträchtlicher Menge in den Hohlraum ausgeschieden wird.

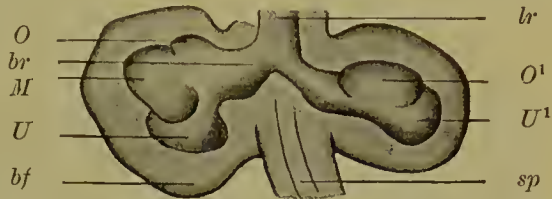
3) Die **Lunge** mit ihren Ausführwegen (Kehlkopf und Luftröhre) entwickelt sich aus dem Schlunddarm, einer gelappten Drüse vergleichbar, in einer, wie es scheint, für alle amnioten Wirbelthiere ziemlich übereinstimmenden Weise. Unmittelbar hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage (Fig. 162 *St*) entsteht an der ventralen Seite des Schlunddarms als Anlage der Luftröhre eine Rinne (*Kk*), welche an ihrem proximalen Ende ein wenig ausgeweitet ist. Beim Hühnchen wird sie schon am Anfang des 3. Tages, beim Kaninchen am 10. Tage nach der Befruchtung und beim menschlichen Embryo von 3,2 mm Länge bemerkbar. Hierauf wachsen aus ihrem erweiterten, hinteren Ende (Fig. 162 u. 163) zwei kleine Schläuche (*Lg*), die Anlagen der beiden Lungenflügel, nach beiden Seiten hervor (beim Hühnchen in der Mitte des 3. Tages); zugleich schnürt sich die ventrale Rinne vom oberen Theil des Schlunddarms, welcher zum Anfang der Speiseröhre wird, von hinten nach vorn mehr und mehr ab, bis auf eine kleine Stelle, welche zum Eingang des Kehlkopfes wird. Letzterer lässt sich beim Menschen am Ende der 5. Woche als eine Anschwellung am Anfang der Luftröhrenanlage unterscheiden; seine Knorpel erhält er schon in der 8. bis 9. Woche.

In der Umwandlung der primitiven Lungenschläuche, die, in eine dicke Schicht embryonalen Bindegewebes eingehüllt, in die vordere spaltförmige Verlängerung der Leibeshöhle hineinreichen, sind zwei Stadien beim Menschen und bei den Säugethieren zu unterscheiden. Das erste Stadium beginnt damit, dass sich der Schlauch verlängert und am Ursprung aus der Luftröhre verdünnt, am anderen Ende dagegen erweitert. Dabei treibt er nach Art einer alveolären Drüse

[beim Menschen vom Ende des 1. Monats an (His)] hohle Ausstülpungen, welche in die dicke Bindegewebshülle hineinwachsen und sich an ihrem blinden Ende wieder zu Bläschen erweitern. Die erste Sprossenbildung ist auf beiden Seiten eine unsymmetrische (Fig. 181), indem der linke Lungenschlauch zwei, der rechte drei knospenartige Auftreibungen liefert. Hiermit ist von Anfang an ein wichtiges Verhältniss in der Architektur der Lunge festgestellt, nämlich die Sonderung des rechten Flügels in drei, des linken in zwei Hauptlappen.

Fig. 181. Constructionsbild der Lungenanlage von einem menschlichen Embryo (*Pr* His) von 10 mm Nackenlänge. Nach His.

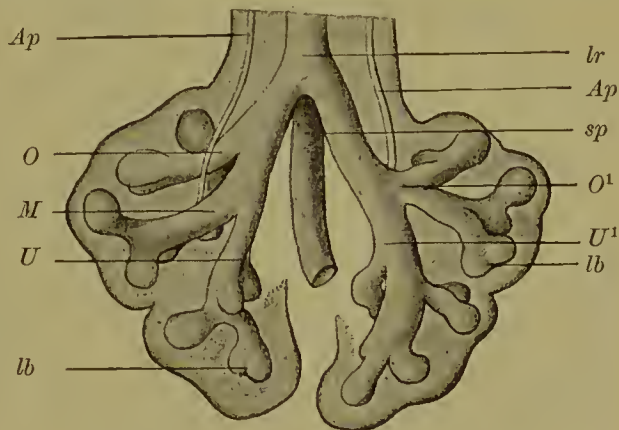
*lr* Luftröhre, *br* rechter Bronchus, *sp* Speiseröhre, *bf* bindegewebige Hülle und Serosa (Brustfell), in welche die epitheliale Lungenanlage hineinwächst, *O*, *M*, *U* Anlage des rechten oberen, des mittleren, des unteren Lungenlappens, *O*<sup>1</sup>, *U*<sup>1</sup> Anlage des oberen und des unteren Lappens von der linken Lunge.



Die weitere Sprossung ist eine ausgeprägt dichotome (Fig. 160 u. 182). Sie geschieht in der Weise, dass jedes Endbläschen (primitives Lungenbläschen), welches anfangs kuglig ist, sich an seiner der Anheftung gegenüber liegenden Wand abplattet und einschnürt (*lb*). So spaltet es sich gleichsam in zwei neue Lungenbläschen, die sich dann weiter in einen längeren Stiel (Seitenbronchus) und eine kuglige Erweiterung sondern. Indem sich ein derartiger Sprossungsprozess

Fig. 182. Constructionsbild der Lungenanlage von einem älteren menschlichen Embryo (*N* His). Nach His. Vergr. 50 fach.

*Ap* Arteria pulmonalis, *lr* Luftröhre, *sp* Speiseröhre, *lb* Lungenbläschen in Theilung, *O* rechter oberer Lungenlappen mit zuführendem, eparteriellem Bronchus, *M*, *U* rechter mittlerer und unterer Lungenlappen, *O*<sup>1</sup> linker oberer Lungenlappen mit zuführendem, hyperarteriellem Bronchus, *U*<sup>1</sup> linker unterer Lungenlappen.



noch längere Zeit, beim Menschen bis in den 6. Monat, fortsetzt, entsteht ein complicirtes Canalsystem, der Bronchialbaum, der links und rechts mit einem Hauptbronchus in die Luftröhre einmündet und an seinen immer feiner werdenden Endzweigen mit kolbenförmigen Erweiterungen, den primitiven Lungenbläschen, besetzt ist. Letztere sind zuerst nur an der Oberfläche des Lungenflügels gelegen, während das Canalwerk die Mitte einnimmt. Während der Sprossung rücken die an Volum sich vergrößernden Lungen weiter nach abwärts in die Brusthöhlen hinein, treiben die seröse Auskleidung derselben vor sich her (Fig. 181 *bf*) und erhalten auf diese Weise ihren Brustfellüberzug (die Pleura pulmonalis oder das viscerele Blatt der Pleura);



sie kommen dabei mehr und mehr links und rechts vom Herzen zu liegen.

Auf dem zweiten Stadium nimmt das bis jetzt nach dem Typus einer traubenförmigen Drüse gebaute Organ die charakteristische Lungenstructur an, beim Menschen vom 6. Monat an. Es entstehen an den feinen Endröhrchen des Bronchialbaumes, den Alveolargängen, sowie an ihren endständigen, blasenartigen Erweiterungen dicht bei einander sehr zahlreiche kleine Aussackungen, welche sich im Unterschied zu früher von der Ursprungsstelle nicht abschnüren; sie stellen die Luftzellen oder Lungenalveolen dar, deren Grösse beim Embryo eine drei- bis viermal geringere als beim Erwachsenen ist.

Die epitheliale Auskleidung der Lunge bildet sich in den einzelnen Abschnitten während der Entwicklung in verschiedener Weise um. Im gesammten Bronchialbaum nehmen die Epithelzellen an Höhe zu, gewinnen theils eine cylindrische, theils eine cubische Form und bedecken sich vom 4. Monat an (KÖLLIKER) auf ihrer freien Oberfläche mit Flimmern. In den Luftbläschen dagegen platten sich die nur in einer Schicht angeordneten Zellen mehr und mehr ab und werden beim Erwachsenen so dünn, das man früher das Vorhandensein eines Epithelüberzugs ganz in Abrede stellte. Sie nehmen dann eine ähnliche Beschaffenheit wie Endothelzellen an; wie bei diesen sind ihre gegenseitigen Grenzen nur nach Behandlung mit dünnen Silberlösungen nachzuweisen.

C. Die aus der Wand von Magen und Darm entstehenden Organe. Leber und Pankreas. Kleinere Drüsen. Follikel und Zotten.

1) **Die Leber.** In dem Abschnitt, der über die Leber handelt, ist nicht nur auf die Entwicklung des Drüsenparenchyms, sondern auch der verschiedenen Leberbänder einzugehen; mit diesen ist sogar zu beginnen, da sie sich von einem Gebilde herleiten, welches entwicklungsgeschichtlich älter als die Leber ist, nämlich von einem ventralen Mesenterium oder Darmgekröse. Ein solches sollte man im Hinblick auf die paarige Entstehung der Leibeshöhle in der ganzen Länge des Darmcanals an seiner ventralen Seite in derselben Weise, wie an seiner Rückenseite, entwickelt finden. Anstatt dessen trifft man es nur an einer Strecke, welche vom Schlund bis zum Ende des Zwölffingerdarms reicht, und gewinnt es hier eine besondere Bedeutung noch dadurch, dass in sein Gewebe mehrere ansehnliche Organe eingebettet werden: nach vorn das Herz mit den das Blut zu ihm zurückführenden Gefässen, mit dem Endstück der Venae omphalomesentericae und der Vena umbilicalis, unmittelbar dahinter die Leber mit ihrem Ausführgang und ihren Gefässen.

Der Theil, welcher auf einem frühen Entwicklungsstadium das Herz einschliesst, heisst Mesocardium anterius und posterius oder Herzgekröse (siehe Herzentwicklung); der nach hinten sich anschliessende Abschnitt (Fig. 183) mag, da er von der kleinen Curvatur des Magens und von dem Duodenum (*du*) zur vorderen Rumpfwand ausgeht, als vorderes Magen- und Duodenalgekröse (*lhd + ls*) besonders unterschieden werden. Zu ihm verlaufen in der vorderen Bauchwand und von der Seite her die weiten Venae omphalomesentericae, um in den Venensinus des Herzens einzumünden. Sie er-

zeugen dabei eine in die Leibeshöhle weit vorspringende Falte, die senkrecht zum ventralen Darmgekröse steht, das wichtige Septum transversum, mit welchem wir uns im XII. Kapitel bei der Entwicklung des Zwerchfells noch eingehender beschäftigen werden. Auf diese Weise kommt eine zellenreiche Gewebsmasse zu Stande, welche sich zwischen Bauchwand und die genannten Darmabschnitte hineinschiebt und die Leibeshöhle in dieser Gegend auch später als eine paarige Bildung erscheinen lässt.

Im vorderen Darmgekröse beginnt sich die Leber schon sehr frühzeitig nach einem Schema zu entwickeln, welches in der Reihe der Wirbelthiere nur einige unwesentliche Modificationen zeigt. Ueberall bildet sich zuerst an der ventralen Wand des Duodenum eine longitudinale, rinnenförmige Ausbuchtung, welche in das ventrale Mesenterium eindringt und nach vorn fast bis an den Sinus venosus des Herzens heranreicht (Fig. 69). In dieser einfachsten Form erhält sich die Leber dauernd beim *Amphioxus lanceolatus*, bei welchem sie unmittelbar hinter der Kiemenregion als Anhang des Darmcanals aufzufinden ist.

An der primitiven Leberanlage kann man bald, wie die schönen Untersuchungen von BRACHET ergeben haben, einen vorderen und einen hinteren Abschnitt als Pars hepatica und Pars cystica von einander unterscheiden. Der erstere liefert durch Wucherungen seiner Wand das Parenchym der Leberzellen, der letztere dagegen wird zu der Gallenblase und ihrem Ausführungsgang. Beide beginnen sich von einander dadurch deutlicher zu sondern, dass sie als Schläuche aus der rinnenförmigen Ausbuchtung hervorwachsen.

Im weiteren Fortgang der Entwicklung schnürt sich die als primitive Leberanlage oben beschriebene Rinne von vorn und hinten von der Darmwand ab und wandelt sich in einen breiten, kurzen Stiel, den Ductus choledochus, um. Mit ihm bleibt die vordere Anlage, welche zur eigentlichen Leber wird (der craniale Lebergang), durch den Ductus hepaticus, die hintere Anlage, welche die Gallenblase liefert, durch den Ductus cysticus in Verbindung. Indem der Ductus choledochus später stark in die Länge wächst, entfernt sich die Leber weiter von ihrer Ursprungsstätte. — Das Leberparenchym entwickelt sich allein aus dem cranialen Lebergang nach Art einer verzweigten, tubulösen Drüse, welche dadurch, dass die Drüsenschläuche sich frühzeitig zu einem engen Netz verbinden, einen besonderen Character aufgeprägt erhält. Aus der Wand des Lebergangs treiben zahlreiche Knospen hervor, die bei einigen Wirbelthieren (Amphibien, Selachiern) gleich von Anfang an hohl, bei anderen (Vögel, Säugethiere, Mensch) solid sind. Eingebettet in die embryonale Bindesubstanz des vorderen Darmgekröses, wachsen sie hier zu hohlen Röhren, dort zu soliden Cylindern aus. Dieselben bedecken sich auch ihrerseits alsbald mit entsprechenden seitlichen Fortsätzen und so fort.

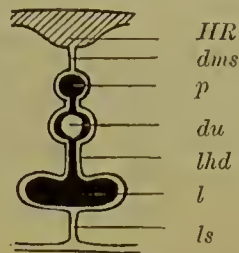


Fig. 183. Schema (Querschnittsbild) zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse des Duodenum, des Pankreas und der Leber und des zu ihnen gehörigen Bandapparates.

*HR* hintere Rumpfwand, *du* Duodenum, *p* Pankreas, *l* Leber, *dms* dorsales Mesenterium, *lhd* Ligamentum hepato-duodenale, *ls* Ligamentum suspensorium hepatis.



Indem diese einander entgegenwachsen und, wo sie sich treffen (Fig. 184 *lc*), verschmelzen, entsteht ein dichtes Netzwerk hohler Drüsenkanälchen oder solider Lebercylinder in der gemeinsamen bindegewebigen Grundlage.

Gleichzeitig mit dem epithelialen Netzwerk bildet sich in seinen Lücken ein Netzwerk von Blutgefäßen (*g*). Aus der Vena omphalomesenterica, die, wie schon bemerkt wurde, dem Leberschlauch anliegt, wachsen zahlreiche Sprossen hervor und verbinden sich unter einander, indem sie Seitenäste treiben, in entsprechender Weise wie die Lebercylinder. In diesem Zustand findet man die Leber beim Hühnchen am 6. Tage. Sie ist jetzt schon zu einem ziemlich voluminösen

Organ geworden, welches ebenso, wie bei den Säugethieren und dem Menschen, am ventralen Mesenterium einen in die linke und einen in die rechte Leibeshöhle vorspringenden Wulst erzeugt (Fig. 183).

Eine weitere Massenzunahme der Leber erfolgt in der Weise, dass von den netzförmig verbundenen Lebercylindern neue Seitenäste hervorsprossen und Anastomosen eingehen, wodurch fortwährend neue Maschen gebildet werden. Hiermit sind die wesentlichen Theile der Leber in der Anlage vorhanden: 1) die secretorischen Leberzellen und die Gallengänge, 2) der Bauchfellüberzug und der Bandapparat, welche beide

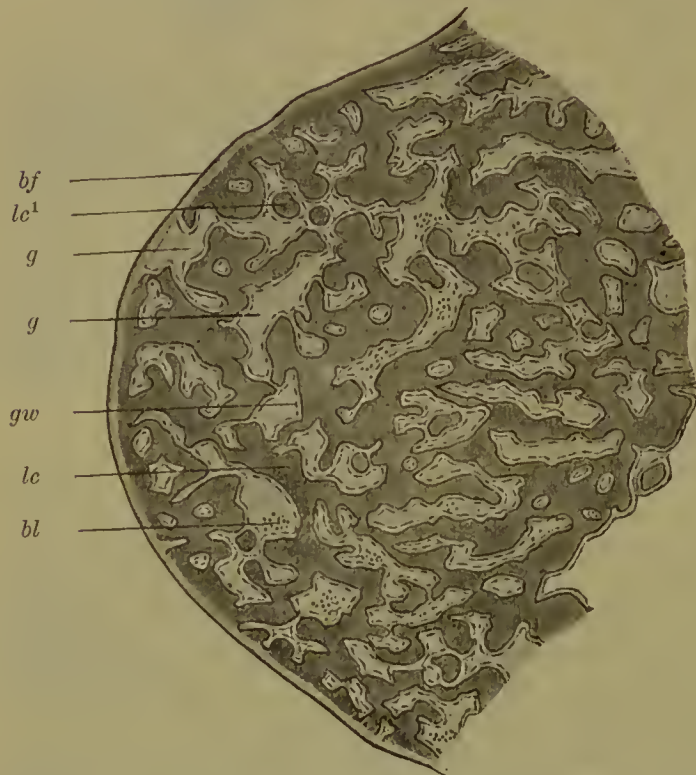


Fig. 184. Durchschnitt durch die Leberanlage eines Hühnchens am 6. Tage der Bebrütung. Schwach vergrössert.  
*lc* Netzwerk der Lebercylinder, *lc¹* Lebercylinder querschnitt, *g* Blutgefäße, *gw* Gefässwand (Endothel), *bl* Blutkörperchen, *bf* Bauchfellüberzug der Leber.

vom ventralen Darmgekröse herrühren. Die zum definitiven Zustand führenden Veränderungen dieser Theile sind jetzt noch in das Auge zu fassen.

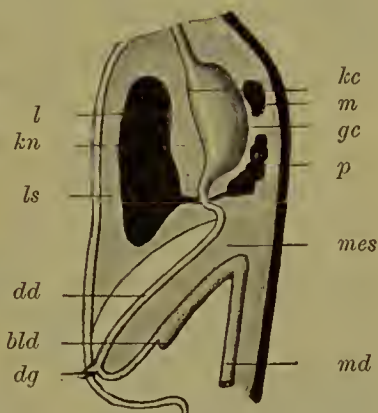
Das Netzwerk der bald hohlen, bald soliden Lebercylinder wandelt sich in einer doppelten Weise um. Ein Theil wird zu den Ausführungsgängen (den Ductus biliferi). In den Fällen, in denen anfangs die Lebercylinder solid erscheinen, beginnen sie sich auszuhöhlen und ihre Zellen sich zu einem cubischen oder cylindrischen Epithel um das Lumen herum anzuordnen. Hierbei müssen einzelne Zweige des Netzwerks sich zurückbilden. Denn während ursprünglich alle Lebercylinder unter einander durch Anastomosen zusammenhängen, ist dies bei den Gallengängen des Erwachsenen, wie KÖLLIKER bemerkt.

nicht mehr der Fall, mit Ausnahme der Leberpforte, wo sich die bekannten Gallengangsgeflechte finden. — Der übrige Theil des Netzwerks liefert das secretorische Parenchym der Leberzellen. Der während der Entwicklung so deutlich hervortretende Character einer netzförmigen, tubulösen Drüse ist auch am ausgebildeten Organ bei niederen Wirbelthieren, wie bei Amphibien und Reptilien, noch zu erkennen. Die Drüsenröhrchen, die gleich bei ihrer Entstehung hohl angelegt werden, zeigen auch später ein ausserordentlich enges, nur durch künstliche Injection nachweisbares Lumen, welches auf Querschnitten von etwa 3—5 Leberzellen umgeben wird. Durch ihre vielfältigen Anastomosen erzeugen sie ein ausserordentlich dichtes Netzwerk, dessen enge Zwischenräume von einem Netzwerk von Blutgefässcapillaren mit sehr geringfügigen Mengen von Binde substanz ausgefüllt werden. Bei den höheren Wirbelthieren (Vögel, Säugthiere, Mensch) tritt später der tubulöse Drüsenbau sehr in den Hintergrund; es gewinnt die Leber eine complicirte Structur, über welche in Lehrbüchern der Histologie das Nähere nachzulesen ist.

Was endlich noch den Bandapparat und die Form- und Grössenverhältnisse der Leber bis zur Geburt anbetrifft, so ist der Bandapparat, wie schon im Eingang bemerkt wurde, in dem ventralen Darmgekröse vorgebildet. Dadurch dass in letzteres der craniale Leberschlauch vom Duodenum aus hineinwächst und durch fortgesetzte Sprossung den rechten und den linken Leberlappen erzeugt (Fig. 183 u. 185), wird es in drei Abschnitte zerlegt, 1) in einen mittleren Theil, der für beide Leberlappen den Bauchfellüberzug liefert, 2) in ein Band,

Fig. 185. Schema zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse von Leber, Magen, Duodenum, Pankreas und Milz und von dem dazu gehörigen Bandapparat. Die Organe sind auf einem Längsdurchschnitt zu sehen.

*l* Leber, *m* Milz, *p* Pankreas, *dd* Dünndarm, *dg* Dottergang, *bld* Blinddarm, *md* Mastdarm, *kc* kleine Curvatur, *gc* grosse Curvatur des Magens, *mes* Mesenterium, *kn* kleines Netz (Lig. hepato-gastricum und hepato-duodenale), *ls* Ligamentum suspensorium hepatis.



das von der vorderen convexen Leberfläche in sagittalèr Richtung zur Bauchwand bis zum Nabel geht und in seinem freien Rand die später obliterirende Nabelvene einschliesst (Ligamentum suspensorium und L. teres hepatis), (Fig. 183 u. 185 *ls*), 3) in ein Band, das von der entgegengesetzten concaven Leberfläche, von der Pforte, sich zum Duodenum und der kleinen Magencurvatur begibt und den Ductus choledochus und die zur Leber führenden Gefässe enthält (Omentum minus, das in das Ligamentum hepato-gastricum und hepato-duodenale zerfällt). (Fig. 183 *lhd* u. Fig. 185 *kn*.)

Das kleine Netz oder Omentum minus verliert bald seine ursprünglich sagittale Stellung und dehnt sich zu einer dünnen, von links nach rechts ausgespannten Membran (Fig. 167 *kn*) dadurch aus, dass der Magen die früher beschriebene Drehung erleidet und in die



linke Bauchhälfte rückt, während sich die Leber mehr in die rechte Bauchhöhle hinein entwickelt. In Folge der Bildung der Leber und des kleinen Netzes erfährt der durch die Drehung des Magens entstandene, grosse Netzbeutel noch einen Zuwachs, der als sein Vorraum (Atrium bursae omentalis) bezeichnet wird. Denn es gesellt sich zu ihm noch der Theil der Leibeshöhle, welcher hinter Leber und kleinem Netz gelegen ist und bekanntlich beim Erwachsenen nur noch einen engen, unter dem Ligamentum hepato-duodenale gelegenen Zugang (das WINSLOW'sche Loch) besitzt. (Ueber die Entwicklung des Kreuzbandes der Leber siehe einen späteren Abschnitt, der vom Zwerchfell Kapitel XII handelt.)

Was die Form- und Grössenverhältnisse, welche die Leber bis zur Geburt darbietet, betrifft, so sind hier zwei Punkte beachtenswerth. Erstens gewinnt frühzeitig die Leber eine ganz ausserordentliche Grösse; zweitens entwickelt sie sich mit ihren beiden Lappen anfangs ganz symmetrisch. Im 3. Monat nimmt sie fast die ganze Leibeshöhle ein, reicht mit ihrem freien, scharfen Rande, an welchem sich zwischen beiden Lappen ein tiefer Einschnitt bemerkbar macht, bis nahe zur Leistengegend herab und lässt hier nur eine kleine Strecke frei, in welcher bei Eröffnung der Leibeshöhle Dünndarmschlingen zu sehen sind. Sie ist ein sehr blutgefässreiches Organ, da ein grosser Theil des vom Mutterkuchen zum Herzen zurückströmenden Blutes durch sie hindurchgeht. Zu dieser Zeit beginnt, wenn auch in einem geringen Grade, die Abscheidung von Galle, welche in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft zunimmt. In Folge dessen füllt sich der Darm nach und nach mit einer bräunlich-schwarzen Masse, dem Kindspech oder Meconium, an, einem Gemisch von Galle mit Schleim und abgelösten Epithelzellen des Darms, zu denen sich noch verschlucktes Amnionwasser mit Epidermisschüppchen und Hauthaaren hinzugesellt.

In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft wird das Wachsthum der beiden Leberlappen ein ungleichmässiges, und bleibt der linke an Grösse hinter dem rechten mehr und mehr zurück. Vor der Geburt ragt die Leber mit ihrem unteren Rande noch eine Strecke weit über die Rippenknorpel fast bis zum Nabel nach abwärts. Nach der Geburt verliert sie rasch an Grösse und Gewicht in Folge des durch den Athmungsprocess veränderten Blutkreislaufs. Denn es fällt jetzt der Blutstrom weg, der sich während des embryonalen Lebens von der Nabelvene in die Leber abgezweigt hat. Zur Zeit des postembryonalen Wachsthums vergrössert sich auch die Leber noch weiter, aber weniger als der Körper im Ganzen genommen, so dass ihr relatives Gewicht eine stetige Abnahme erfährt.

2) Die **Bauchspeicheldrüse (Pankreas)** ist in der letzten Zeit der Gegenstand sehr zahlreicher entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gewesen, welche für alle Wirbelthierclassen ein im Ganzen übereinstimmendes Ergebniss geliefert haben. Sie entsteht mit ihren Ausführgängen aus drei Ausstülpungen des Darmdrüsenblattes, von denen eine aus der dorsalen Wand, die zwei anderen aus der ventralen Wand des Duodenum hervowachsen. Die drei Schläuche dringen in das dorsale Mesenterium hinein, wo sie hohle, sich verästelnde Seiten-sprosse abgeben (Fig. 183, 185 p).

Im Einzelnen ist noch Folgendes für die Säugethiere zu bemerken: Die Ausstülpung aus der dorsalen Wand des primitiven Duodenum entsteht bei 4 mm langen Schafs-Embryonen; sie bleibt mit ihrem

Ursprungsort beim weiteren Wachsthum in Verbindung durch einen Ausführungsgang, der dem Ductus Santorini entspricht. Etwas später (bei 4,5 mm langen Embryonen) treten auch noch an der ventralen Seite des Duodenum nahe der primitiven Leberanlage und links und rechts von ihr zwei Ausstülpungen auf, die ventralen Pankreasanlagen. Sie lösen sich vom Darm ab bis auf einen Gang, der zum Ductus Wirsungianus wird. Durch eine Drehung des Duodenum um seine Längsachse kommen ventrale und dorsale Pankreasanlagen näher an einander zu liegen und verschmelzen zu einem einzigen Drüsenkörper. Dabei kommen auch Verbindungen zwischen ihrem ventralen und dorsalen Ausführungsgang, dem Ductus Wirsungianus und Ductus Santorini, zu Stande. Aus diesem primitiven Zustande erklären sich drei verschiedene Combinationen in der definitiven Anordnung der Ausführungsgänge des Pankreas.

1) Es erhalten sich die doppelten Ausführungsgänge der dorsalen und der ventralen Anlage (Pferd und Hund). 2) Der dorsale Ausführungsgang bildet sich zurück, und das Secret des dorsal entstandenen Drüsen-gewebes wird durch die oben erwähnten Anastomosen in den ventralen Gang geführt. Dieser Zustand findet sich beim Schaf und gewöhnlich auch beim Menschen. Nur ausnahmsweise erhält sich bei diesem neben dem Ductus Wirsungianus noch ein Nebenausführungsgang, der Ductus Santorini. 3) Der ventrale Ausführungsgang ist zurückgebildet (Rind und Schwein). Das Pankreas mündet getrennt und entfernt vom Ductus choledochus in das Duodenum ein.

Aus den mitgetheilten, entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen wird es auch verständlich, dass das Pankreas, obwohl es zum grössten Theil aus der dorsalen Wand des Duodenum entstanden ist, trotzdem ventralwärts und gemeinsam mit dem Ductus choledochus vermittelt des Ductus Wirsungianus auf der VATER'schen Papille ausmündet.

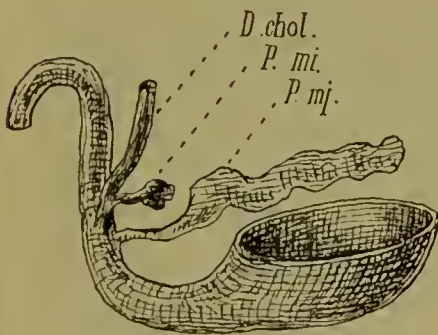


Fig. 186.

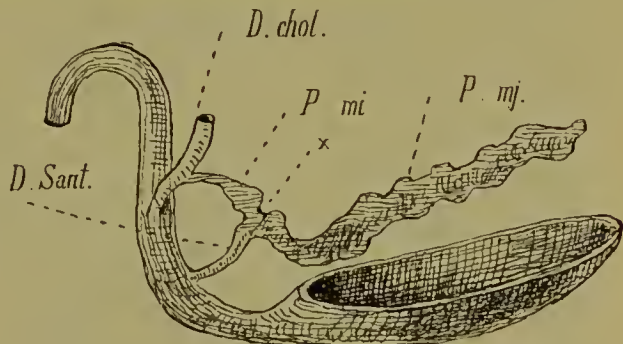


Fig. 187.

Fig. 186 u. 187. Zwei Reconstructions des Duodenum mit Pankreasanlagen. Nach HAMBURGER.

Fig. 186 eines 5-wöchentlichen, Fig. 187 eines 6-wöchentlichen Embryo.

*D.chol.* Ductus choledochus, *P.mi.* kleine Pankreasanlage, *P.mj.* grosse Pankreasanlage, *D.Sant.* Ductus Santorini, *x* Verschmelzung beider Pankreasanlagen.

Mit diesen Angaben stimmen auch die Untersuchungsergebnisse bei menschlichen Embryonen überein. Bei einem 5-wöchentlichen Embryo findet sich ausser einer grossen, dorsalen Pankreasanlage noch ein kleines, ventrales Pankreas, das mit dem Ductus choledochus zusammen in den Zwölffingerdarm einmündet (Fig. 186). Bei einem



Embryo von 6 Wochen haben sich beide Anlagen mit einander vereinigt (Fig. 187). (Siehe auch Fig. 162 u. 163.) Es wird dadurch ein kleiner, länglicher Drüsenkörper gebildet (Fig. 187 u. 164 *p*), welcher mit seinem dem Ursprung abgewandten Ende nach oben in das Mesogastrium hineingedrungen und so mitten zwischen der grossen Magen-curvatur und der Wirbelsäule frei beweglich gelagert ist. In Folge dessen muss das Pankreas die Lageveränderungen mit durchmachen, welche der Magen mit seinem Gekröse erfährt. Bei 6-wöchentlichen Embryonen fällt seine Längsachse noch nahezu mit der Längsachse des Körpers zusammen. Dann erfährt es allmählich eine Drehung (Fig. 167 *p*), durch welche sein Endtheil in die linke Körperhälfte rückt, bis schliesslich die Längsachse des Organs in die Querachse des Körpers wie beim Erwachsenen zu liegen kommt. Hier bettet sich der Kopf in die hufeisenförmige Windung des Duodenum ein, während das Schwanzende bis zur Milz und linken Niere reicht.

Da die Bauchspeicheldrüse sich in das Mesogastrium hinein entwickelt hat (Fig. 164, 167, 185), besitzt sie in der ersten Hälfte des Embryonallebens ein Gekröse, an welchem sie die oben beschriebene Drehung durchmacht. Das Gekröse geht aber schon vom 5. Monat an verloren. (Vgl. Schema 168 u. 169 *p*.) Denn sowie die Drüse ihre Querstellung eingenommen hat, legt sie sich der hinteren Rumpfwand fest an und verliert alsbald ihre freie Beweglichkeit, indem ihr Bauchfellüberzug und ihr Gekröse mit dem anliegenden Theil des Bauchfells fest verlöthen. (Fig. 169 *gn* 4.) Auf diese Weise ist beim Menschen das Pankreas, welches sich als ein intraperitoneales Organ, gleich der Leber, entwickelt hat, durch einen Verschmelzungsprocess der sich berührenden, serösen Flächen zu einem sogenannten extraperitoneal gelegenen Organ geworden. Auch ist hierdurch der Ansatz des Mesogastrium von der Wirbelsäule weiter nach links verlegt worden.

3) Die **Magensaftdrüsen** beginnen bei menschlichen Embryonen in der 10. Woche aufzutreten. Durch charakteristische Anordnung der Zellen bilden sich innerhalb des Epithels kleine Grübchen aus, von welchen etwas später mehrere kleine Schläuche (Tubuli) in das darunter liegende Bindegewebe hineinwachsen. Erstere stellen den Ausführgang, der von hohen Cylinderzellen ausgekleidet ist, letztere die eigentlichen secernirenden, mit cubischen Zellen versehenen Drüsen-schläuche dar. Belegzellen werden im Drüsenepithel erst gegen das Ende des 4. Monats unterscheidbar. Die Zahl der Drüsen-schläuche, die in einem Magengrübchen einmünden, ist im embryonalen Leben eine grössere als nach der Geburt. Im 7. fötalen Monat beläuft sie sich auf etwa 7, nach der Geburt nimmt sie allmählich bis zur Zeit der Pubertät ab, bis beim Erwachsenen schliesslich nur 3 Tubuli in ein Grübchen einmünden.

4) **LIEBERKÜHN'sche Drüsen und Zotten** beginnen sich bei menschlichen Embryonen nach den Angaben von SEDGWICK MINOT gegen Ende des 2. Monats zu entwickeln. Die Zöttchen werden schon im 3. Monat von einem hohen Cylinderepithel überzogen. Die jetzt auch in der Umgebung ihrer Basis auftretenden Drüsen sind kurze, hohle Ausstülpungen des Darmdrüsenblattes, „deren Länge im Vergleich zu der der Zotten lange Zeit unbedeutend ist“. In ihnen, und zwar in späteren Zeiten der Entwicklung nur am Drüsengrund, trifft

man ausschliesslich Kerntheilungsfiguren an, so dass in ihnen die hauptsächlichsten Wachsthumscentren für das Drüsen- und überhaupt für das Darmepithel gegeben sind. (FLEMMING, BIZZOZERO.) Während des embryonalen Lebens werden auch auf der Dickdarmschleimhaut einzelne Zöttchen entwickelt, beginnen sich aber vor der Geburt wieder zurückzubilden.

5) Die **Darmfollikel** lassen sich bei menschlichen Embryonen aus dem 5. Monat schon sehr deutlich erkennen. Nach den Untersuchungen von STÖHR bilden sich im bindegewebigen Theil der Schleimhaut scharfer abgegrenzte Ansammlungen von Leukocyten zwischen den bindegewebigen Elementen aus. Mit ihrer Kuppe berühren sie das Epithel der Darmoberfläche, ohne dass jedoch hierbei engere Beziehungen zwischen Knötchen und Darmdrüsen zu Stande kommen.

Betreffs der Entwicklung der Milz wird auf Kapitel XII verwiesen.

### Repetitorium zu Kapitel IX.

#### A. Oeffnungen des Darmcanals.

1) Die ursprünglich vom Einstülpungsprocess des inneren Keimblattes herrührende Oeffnung des Darmcanals, der Urmund, schliesst sich vollständig bis auf zwei Stellen, den Canalis neurentericus und den After.

2) Der Canalis neurentericus stellt am hinteren Ende des Embryo eine Zeit lang eine Verbindung zwischen Nervenrohr und Urdarm her; er schwindet später gleichfalls durch Verwachsung seiner Wandungen.

3) Der After ist ein Rest des Urmunds. Er leitet sich her aus einer kleinen Strecke desselben, die noch etwas weiter nach hinten vom Canalis neurentericus gelegen ist. (Aftergrube, Aftermembran.)

4) Das Darmrohr erhält neue Oeffnungen nach aussen (Schlundspalten) dadurch, dass seine Wandungen an einzelnen Stellen mit der Rumpfwand verschmelzen, dass darauf die Verschmelzungsstellen sich verdünnen und einreissen.

5) Die Schlundspalten entstehen zu beiden Seiten der späteren Halsgegend des Rumpfes, meist 5 bis 6 Paar bei niederen Wirbelthieren, 4 Paar bei Vögeln, Säugethieren und beim Menschen. (Bildung äusserer und innerer Schlundfurchen; Einreissen der Verschlussplatte.)

6) Bei wasserbewohnenden Wirbelthieren dienen die Schlundspalten zur Kiemenathmung (Entwicklung von Kiemenblättchen durch Faltenbildung des Schleimhautüberzugs); bei Reptilien, Vögeln, Säugethieren schliessen sie sich wieder und verschwinden mit Ausnahme des oberen Theils der ersten Spalte, welche bei der Entwicklung des Gehörorgans eine Verwendung findet (äusseres Ohr, Paukenhöhle, Eustachische Röhre).

7) Der Mund entwickelt sich am embryonalen Kopfe aus einer unpaaren Einstülpung der Epidermis, welche der blind geschlossenen Kopfdarmhöhle als Mundbucht entgegenwächst, und durch Einreissen der beide Höhlen trennenden, primitiven Rachenhaut. (Primitives Gammensegel.)

8) Der sich vom After bis zum hinteren Körperende (Schwanztheil des Rumpfes) fortsetzende, postanale Darm oder der Schwanzdarm



verkümmert später und verschwindet vollständig, so dass dann der After das Ende, wie der Mund den Anfang des Darms bezeichnet.

### B. Sonderung des Darmrohrs und seines Gekröses in einzelne Abschnitte.

1) Der Darm ist ursprünglich ein vom Mund zum After gerade verlaufendes Rohr, an welchem etwa in seiner Mitte der Dottersack (Nabelbläschen) durch den Dottergang (Darmstiel) befestigt ist.

2) Der Darm ist erstens durch ein dünnes, dorsales Gekröse (Mesenterium) mit der Wirbelsäule seiner ganzen Länge nach verbunden und hängt zweitens auch noch mit der vorderen Rumpfwand bis zur Nabelgegend durch ein vorderes Darmgekröse zusammen (Mesocardium anterius und posterius, vorderes Magen- und Duodenalgekröse, Vorleber).

3) In einiger Entfernung hinter den Schlundspalten entsteht durch eine spindelförmige Erweiterung des Darmrohrs der Magen, dessen dorsales Gekröse als Mesogastrium bezeichnet wird.

4) Der auf den Magen folgende Abschnitt wächst stärker als der Rumpf in die Länge und bildet daher in der Leibeshöhle eine Schleife mit einem oberen absteigenden, engeren Schenkel, der zum Dünndarm wird, und einem unteren aufsteigenden, weiteren Schenkel, der den Dickdarm liefert.

5) Der Magen nimmt Sackform an und dreht sich so, dass seine Längsachse mit der Querachse des Rumpfes zusammenfällt, und dass die ursprünglich nach hinten gelegene Ansatzlinie des Mesogastrium oder seine grosse Curvatur nach unten oder caudalwärts zu liegen kommt.

6) Die Darmschleife erfährt eine Drehung in der Weise, dass sich ihr untererer, aufsteigender Schenkel (Dickdarmtheil) über den oberen, absteigenden Schenkel (Dünndarmtheil) quer herüberlegt und ihn nahe an seinem Ursprung aus dem Magen kreuzt.

7) Aus der Drehung der Darmschleife erklärt sich, warum beim Erwachsenen das Duodenum beim Uebergang in das Jejunum unter dem Colon transversum und seinem Mesocolon hindurchtritt. (Kreuzender und gekreuzter Darmtheil.)

8) Der untere Schenkel der Schleife nimmt während und nach der Drehung und Kreuzung mit dem oberen Schenkel die Form eines Hufeisens an und lässt dann Blinddarm, Colon ascendens, C. transversum und C. descendens unterscheiden.

9) In dem vom Hufeisen begrenzten Raum faltet sich der obere Schleifenschenkel zu den Dünndarmschlingen ein.

10) Das ursprünglich dem ganzen Darmrohr gemeinsame und gleichartige Gekröse sondert sich in verschiedene Abschnitte, indem es sich den Faltenbildungen und Verlagerungen des Darmrohrs anpasst, in die Länge ausgezogen wird, hie und da mit dem Bauchfell der Leibeshöhle Verwachsungen eingeht, durch welche es theils neue Ursprungspunkte gewinnt, theils streckenweise vollständig schwindet, wodurch einzelne Darmstücke ihres Gekröses beraubt werden.

11) Mit der Bauchwand verwächst das Gekröse vom Duodenum, zum Theil auch vom Colon ascendens und descendens (extraperitoneal gelegene Darmtheile).

12) Eine neue, von links nach rechts verlaufende Ursprungslinie gewinnt das Gekröse des Colon transversum und sondert sich als Mesocolon von dem gemeinsamen Darmgekröse ab.

13) Das Mesogastrium des Magens folgt den Drehungen desselben und wird zum grossen Netzbeutel umgestaltet, der von der grossen Magencurvatur über alle Eingeweide herüberwächst.

14) Am Netzbeutel finden Verwachsungen mit angrenzenden serösen Membranen statt: 1) an der hinteren Rumpfwand, in Folge dessen die Ursprungslinie von der Wirbelsäule auf die linke Körperhälfte verlegt wird, 2) mit dem Mesocolon und Colon transversum, 3) an dem über die Gedärme gewucherten Theil des Beutels, dessen vordere und hintere Wand sich fest zusammenlegen und zu einer Netzplatte verschmelzen.

### C. Entwicklung besonderer Organe aus den Wandungen des Darmrohrs.

1) Die Oberfläche des Darmrohrs vergrössert sich durch Falten und Zotten nach innen und durch drüsige Ausstülpungen nach aussen.

2) Als Organe der Mundhöhle entwickeln sich die Zunge, die Speicheldrüsen und die Zähne.

3) Die Zähne, welche bei den höheren Wirbelthieren nur den Eingang in die Mundöffnung begrenzen, finden sich bei niederen Wirbelthieren (Selachiern etc.) über die ganze Mund- und Schlundhöhle und sogar als Hautzähne über die gesammte Oberfläche des Körpers verbreitet.

4) Die Hautzähne sind in eigenartiger Weise verknöcherte Hautpapillen, an deren Entwicklung sich sowohl die oberflächlichste Schicht der Lederhaut, als auch die sie überziehende, tiefste Zellenlage der Oberhaut theilnimmt.

a) Die Lederhaut liefert die zellenreiche Zahnpapille, welche auf ihrer Oberfläche, an der sich eine Lage von Odontoblasten bildet, das Zahnbein abscheidet.

b) Die Oberhaut liefert eine Schicht hoher Cylinderzellen, die Schmelzmembran, welche die Zahnbeinkappe mit einer dünnen Schmelzlage überzieht.

c) Die Basis der Zahnbeinkappe erhält eine bessere Befestigung in der Lederhaut, indem diese in der Umgebung verknöchert und das Cement liefert.

5) An den Kiefernändern senkt sich die zahnbildende Schleimhautstrecke in die Tiefe; es entwickelt sich zuerst durch Wucherung des Epithels eine Zahnleiste, an der die Kieferzähne in derselben Weise entstehen, wie die Hautzähne an der Oberfläche des Körpers.

6) Die Entwicklung eines Zahnes erfolgt an der Leiste in der Weise, dass das Epithel an einer Stelle stärker wuchert, und dass in den gewucherten Theil oder in das Schmelzorgan eine Papille vom bindegewebigen Theil der Schleimhaut hineinwächst. Die Zahnpapille scheidet das Zahnbein, das Schmelzorgan aber scheidet unter Entwicklung einer Schmelzmembran den Schmelz ab; zuletzt verknöchert das bindegewebige Zahnsäckchen und liefert das Cement.

7) Hinter den Milchzähnen bilden sich bei den Säugethieren und beim Menschen frühzeitig die Anlagen von Ersatzzähnen am Grunde der Zahnleiste aus.



8) Aus dem Epithel des Schlunddarms entwickeln sich Thymus, Schilddrüse, Nebenschilddrüsen und Lunge.

9) Die Thymus entsteht durch Verdickung und eigenthümliche Umbildung des Epithels von mehreren Paaren (Selachier, Teleostier, Amphibien, Reptilien) oder nur von einem Paar Schlundspalten.

a) Bei Selachiern und Teleostiern wuchert das Epithel an den dorsalen Enden aller Schlundspalten und wird von Bindegewebe mit Gefässen durchwachsen.

b) Bei den Säugethieren und beim Menschen bildet sich aus dem dritten Schlundspaltenpaar ein Paar epithelialer Thymusschläuche, welche seitliche Knospen treiben und sich in eigenthümlicher Weise histologisch umwandeln.

c) Beim Menschen verbinden sich die beiden Thymusschläuche in der Medianebene zu einem unpaaren Körper, der in den ersten Jahren nach der Geburt sich zurückzubilden beginnt.

10) Die Schilddrüse ist ein unpaares Organ, entstanden in der Gegend des Zungenbeinkörpers durch eine entweder hohle oder solide Ausstülpung des Epithels am Boden der Rachenhöhle.

a) Der Epithelzapfen löst sich von seinem Mutterboden ab und treibt seitliche Zapfen.

b) Die Epithelstränge werden auf einem späteren Stadium in kleine Epithelkugeln oder Follikel zerlegt, die in ihrem Innern Colloidmasse ausscheiden und zu allseitig geschlossenen, von blutgefässreichen Bindegewebskapseln eingehüllten Drüsenbläschen werden.

11) Die Nebenschilddrüsen sind paarig und stammen von Ausstülpungen des Epithels der letzten Schlundspalte ab, welche ähnliche Umwandlungen wie die unpaare Schilddrüse eingehen.

12) Die Nebenschilddrüsen erhalten sich bei den meisten Wirbelthieren, von der unpaaren Schilddrüse durch einen grösseren (Reptilien) oder kleineren Zwischenraum (Vögel) getrennt, während sie bei den Säugethieren mit ihr verschmelzen und einen Körper bilden.

13) Die Lunge entwickelt sich hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage aus dem Boden des Schlunddarms.

a) Eine rinnenförmige Ausbuchtung, die sich bis auf ihr vorderes Ende, den Kehlkopfeingang, vom Schlunddarm abschnürt, wird zu Kehlkopf und Luftröhre.

b) Vom hinteren Ende der Rinne wachsen zwei Schläuche hervor, die sich an ihrem Ende blasenförmig ausweiten und die Anlagen des linken und des rechten Bronchus mit dem linken und dem rechten Lungenflügel sind.

c) Frühzeitig bildet sich zwischen rechter und linker Lunge die Asymmetrie ihrer Lappen aus, indem der rechte Schlauch sich mit drei bläschenartigen Seitenknospen, den Anlagen der drei Lappen, bedeckt, während der linke Schlauch nur zwei Knospen treibt.

d) Die weitere Entwicklung der Lungen lässt zwei Stadien unterscheiden, von denen das erste eine grosse Uebereinstimmung mit der Entwicklung einer acinösen Drüse zeigt. Im ersten Stadium vermehren sich die primitiven Lungenbläschen durch Einschnürung und sondern sich dabei in einen engeren, zuführenden Theil, die Bronchialröhre, und in einen weiteren,

blasenartigen Endabschnitt. Im zweiten Stadium bilden sich die Luftzellen oder Lungenalveolen.

14) Am eigentlichen Darmcanal, und zwar am Duodenum, legen sich nur zwei grössere Drüsen, Leber und Pankreas, an.

15) Die Leber entwickelt sich als eine netzförmig verzweigte, tubulöse Drüse.

a) Aus der ventralen Wand des Duodenum stülpt sich in das ventrale Darmgekröse (Vorleber) eine Längsrinne hinein; sie ist die primitive Leberanlage, an welcher der vordere Abschnitt als Pars hepatica, ein kleiner hinterer Theil als Pars cystica zu unterscheiden ist.

b) Pars hepatica und Pars cystica wachsen zu hohlen Schläuchen aus, während später die Längsrinne sich vom Darmrohr von vorn und hinten theilweise abschnürt und zum Ductus choledochus wird.

c) Der vordere Schlauch (cranialer Lebergang) liefert das Drüsenparenchym. Seine Wand treibt hohle oder solide Seitenäste, die Lebercylinder, die sich zu einem Netzwerk verbinden und theils zu Gallengängen, theils zu dem secretorischen Leberparenchym mit den Gallencapillaren werden.

d) Der hintere oder caudale Schlauch (Pars cystica) wird zur Gallenblase.

16) Von dem ventralen Darmgekröse, in welches die Leberschläuche hineinwachsen, leitet sich der seröse Ueberzug und ein Theil des Bandapparates der Leber her, nämlich das kleine Netz (Ligamentum hepato-gastricum und hepato-duodenale) und das Ligamentum suspensorium hepatis.

17) Die Bauchspeicheldrüse wächst vom Duodenum in das dorsale Darmgekröse und in das Mesogastrium hinein.

18) Das Mesenterium, welches ursprünglich die Bauchspeicheldrüse besitzt, geht später verloren, indem es mit der hinteren Rumpfwand verschmilzt, wobei in Folge der Drehung des Magens die Längsachse der Drüse in die Querachse des Körpers zu liegen kommt.



## ZEHNTES KAPITEL.

## Die Organe des mittleren Keimblattes.

## Musculatur, Harn- und Geschlechtsorgane.

Aus dem mittleren Keimblatt, oder anders ausgedrückt: aus der epithelialen Wand der embryonalen Leibessäcke, entwickeln sich, abgesehen vom Mesenchym, über dessen Herkunft bereits im sechsten Kapitel ausführlich berichtet wurde, drei sehr verschiedenartige Producte: erstens die willkürliche Musculatur, zweitens die Harn- und Geschlechtsorgane, drittens die Epithelüberzüge der serösen Höhlen des Körpers.

## I. Die Entwicklung der willkürlichen Musculatur.

Wer die Histogenese des Muskelgewebes verstehen will, muss sich mit einigen Thatsachen bekannt machen, zu welchen die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere geführt hat.

In dem Stamm der Coelenteraten, welcher für die Entstehung der Gewebsformen so ausserordentlich lehrreich ist, sind die Muskel-elemente nicht allein während ihrer Entwicklung, sondern auch beim ausgebildeten Thiere fast durchgängig Bestandtheile des Epithels.



Fig. 188.

Fig. 188. Epithelmuskelzelle aus der entodermalen Auskleidung der Tentakeln einer Actinie (*Sagartia parasitica*). Nach O. und R. HERTWIG.

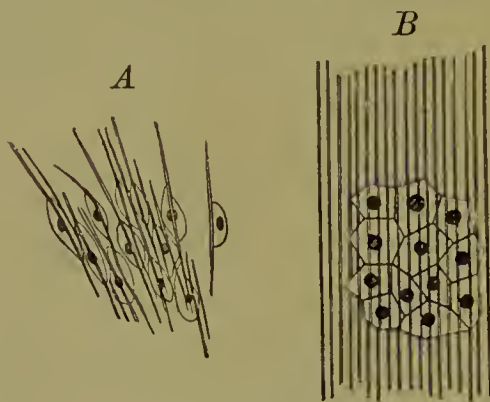


Fig. 189.

Fig. 189. A Muskelepithel aus dem Entoderm einer Actinie, die Zellen durch Maceration isolirt. Jede Zelle mit einer Fibrille versehen. B Muskelepithel einer Moduse. Die Fibrillen sind gemeinsames Product der Epithelzellen. Schematisch. Nach O. und R. HERTWIG.

Sie werden daher auch in zutreffender Weise „Epithelmuskelzellen“ genannt. Das Characteristische an ihnen besteht eben darin, dass sie einfache, bald cubische, bald cylindrische, bald fadenförmige Epithelzellen (Fig. 188) sind, welche mit ihrem einen Ende gewöhnlich

die Oberfläche des Epithels erreichen und hier häufig mit Flimmerhaaren versehen sind, während sie mit ihrem anderen, basalen Ende der Stützlamelle des Körpers aufliegen und an ihm eine oder mehrere, entweder glatte oder quergestreifte Muskelfibrillen ausgeschieden haben. Unter dem Epithel liegen in der Regel alle Muskelfibrillen parallel und dicht neben einander (Fig. 189) und verbinden sich so zu einer Muskellamelle, durch deren Thätigkeit die Verkürzung oder Verlängerung des Körpers in einer Richtung hervorgerufen wird.

Von der Muskellamelle leiten sich, wie das Studium der Coelenteraten und die Entstehungsgeschichte der Thiere lehrt, drei weitere Formen ab: 1) das Muskelblatt, 2) das Muskelkästchen und 3) das Muskelprimitivbündel. Bei ihrer Entstehung spielt wieder der Process der Faltenbildung eine Rolle, welche wir schon bei den verschiedensten Gelegenheiten als die Ursache für die Bildung der meisten Organe kennen gelernt haben.



Fig. 190.

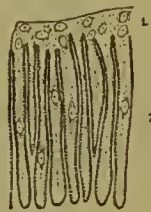


Fig. 191.



Fig. 192.

Fig. 190. **Faltung des Muskelepithels vom Entoderm einer Actinie.** Nach HERTWIG aus HATSCHKE.

Fig. 191. **Muskelepithel einer Meduse im Querschnitt** mit 1. Deckschicht und 2. gefalteter Muskelschicht.

Fig. 192. **Querschnitt durch die Längsmusculatur von Sagitta.** Nach HERTWIG aus HATSCHKE. 1. Deckschicht, Epithel der Leibeshöhle, 2. in Blätter gefaltete Muskellamelle, unterhalb derselben die Epidermis.

Wenn einzelne Strecken einer Muskellamelle eine erhöhte Arbeitsleistung ausführen sollen, so kann dies nur durch Vermehrung der parallel neben einander gelagerten Fibrillen geschehen. Eine grössere Fibrillenzahl kann aber in einem umgrenzten Bezirk in einer zweifachen Weise untergebracht werden, entweder so, dass sie in mehreren Schichten über einander zu liegen kommen, oder so, dass, wenn die einfachere Lagerung neben einander beibehalten wird, die Muskellamelle sich bald in mehr unregelmässiger, bald in sehr regelmässiger Weise einfaltet. Im ersteren Falle entstehen niedere und höhere Falten, welche ihrerseits wieder mit kleineren Nebenfalten bedeckt sein können, so dass man auf dem Querschnitt das Bild eines sich verzweigenden Baumes erhält (Fig. 190). Jede Falte besitzt in ihrer Mitte eine geringe Menge Stützsubstanz, auf deren Oberfläche die parallel angeordneten Muskelfibrillen aufliegen. Die Thäler zwischen den Falten füllt das Epithel aus, welches die Unregelmässigkeiten ausgleicht und nach aussen mit einer glatten Oberfläche abschliesst. Im zweiten Falle (Fig. 191 u. 192) entstehen regelmässige und zuweilen ziemlich hohe Falten, die sich von der Grundlamelle, von der sie durch Abfaltung ihren Ursprung genommen haben, senkrecht erheben und den Blättern eines Buches vergleichbar dicht zusammengedrückt sind. Die engen Zwischenräume zwischen ihnen werden von den zugehörigen Zellen mit ihren Kernen, den Muskelkörperchen, eingenommen. Ueber



den freien Rand der Blätter breitet sich noch eine Schicht von Deckepithel aus.

In den bisher beschriebenen Fällen bewahrt die willkürliche Musculatur ihren Zusammenhang mit der Epithelschicht, von welcher sie abgeschieden worden ist, was sich bei den Coelenteraten als der gewöhnliche Befund darbietet. Bei anderen Wirbellosen löst sich dieser Zusammenhang, indem die nach der freien Epitheloberfläche zugekehrten Ränder der Falten unter einander verwachsen. Dadurch kommen zwei verschiedene Formen des Muskelgewebes zu Stande: das Muskelkästchen und das Muskelprimitivbündel. Muskelkästchen oder Bänder entstehen, wenn zwei neben einander gelagerte hohe Muskelblätter mit ihren freien Rändern verwachsen, wie der folgende Querschnitt (Fig. 193) durch die Längsmusculatur eines Regenwurms zeigt. Muskelprimitivbündel oder quergestreifte Muskelfasern dagegen werden gebildet, wenn die

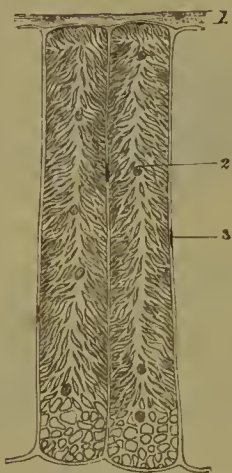


Fig. 193.

*B* Faltentheile haben sich zu Strängen oder Bündeln von Muskelfibrillen abgesehnürt und in die Stützsubstanz allseitig eingelagert.



Fig. 194.

Fig. 193. Längsmuskelschicht eines Regenwurms im Querschnitt.

1. Deckschicht (Peritonealepithel), 2. Muskelkästchen mit rundlichen Zellkernen (Muskelkörperchen) zwischen den Muskelfibrillen. 3. Bindegewebshülle der Muskelkästchen mit platten Zellkernen.

Fig. 194. Durchschnitt durch das Muskelepithel vom Entoderm einer Actinie.

*A* Gering und unregelmässig ausgebildete Faltung.

Faltungen der Lamelle mehr unregelmässig und niedrig bleiben (Fig. 194 *A*), die Faltenheile sich frühzeitig abschnüren und ihr aus Muskelkörperchen und Fibrillen bestehender Inhalt sich in die unter dem Epithel befindliche Stützsubstanz als ein runder Strang oder als Bündel einlagert (Fig. 194 *B*). Durch Wiederholung desselben Vorgangs, durch mehrfach sich erneuernde Faltenbildung und Abschnürung kann von einer Muskel erzeugenden Epithelstrecke aus ein immer dicker werdendes Lager über einander geschichteter Muskelprimitivbündel zu Stande kommen. Auch können die Muskelkästchen und Primitivbündel noch dadurch an Zahl vermehrt werden, dass sie durch Zunahme der Fibrillenmasse wachsen und sich dann der Länge nach durch Einschnürung in zwei Theile und so fort trennen.

Nach diesen die Histogenese des Muskelgewebes betreffenden Bemerkungen wird uns die Entwicklung der willkürlichen Musculatur bei den Wirbelthieren in mehreren Punkten verständlicher werden.

Bei den Wirbelthieren stammt die gesammte, quergestreifte, willkürliche Musculatur, abgesehen von einem Theil der Muskeln des Kopfes, von einem kleinen Bezirk des mittleren Keimblattes ab, von den Ursegmenten. Diese sondern sich, wie schon früher erwähnt

wurde (S. 107), in zwei functionell verschiedenwerthige Abschnitte, in einen Theil, der das Mesenchym des Achsenskelets liefert (Sklerotom), und in einen zweiten Theil, der sich in Muskelgewebe umwandelt (Myotom). Bei manchen Wirbelthieren zeigt das Myotom, bei anderen das Sklerotom eine frühzeitigere und stärkere Entfaltung. So gehen bei Amphioxus und den Cyclostomen die Ursegmente der Hauptsache nach in der Muskelbildung auf. Auch sind dies die einzigen Wirbelthiere, bei denen, anstatt Muskelprimitivbündel, Muskelkästchen angetroffen werden.

Beim Amphioxus sind die Ursegmente (Fig. 107 u. 108 *ush*) mit einem grösseren Hohraum versehene Säckchen, deren Wand aus einer einfachen Lage von Epithelzellen besteht, während sie bei Cyclostomen der Höhlung entbehren. Hier wie dort entwickeln sich die Zellen des Ursegments in einer doppelten Weise weiter. Nur die an Chorda (*ch*) und Nervenrohr (*n*) angrenzenden Zellen (Fig. 53 u. 195) sind bestimmt, Muskelfasern zu bilden; sie vergrössern sich bedeutend und nehmen die Form von Platten an, die parallel neben einander liegen und mit einer Kante, die ich als ihre Basis bezeichnen will, senkrecht auf die Oberfläche der Chorda und parallel zur Längsachse des Körpers gestellt sind. Sehr frühzeitig (beim Amphioxus auf dem Stadium mit 10 Ursegmenten) beginnen die Zellplatten an ihrer Basis feine, quergestreifte Muskelfibrillen auszuschleiden, mit welchen die Embryonen schon schwache Zuckungen ausführen können. Indem nun immer neue Fibrillen zu den an der Chordaoberfläche gebildeten hinzugefügt werden, und indem die Abscheidung jetzt auch an beiden Flächen der sich berührenden Zellplatten geschieht, entstehen charakteristische, quergestreifte Muskelblätter. Diese sind wie die Blätter eines Buches links und rechts an der Chorda angeheftet. Je mehr Fibrillen ausgeschieden werden, um so mehr nimmt zwischen ihnen das Protoplasma der Bildungszellen an Menge ab; es wird der Kern mit einem Rest von Protoplasma nach dem der Ursegmenthöhle zugekehrten Zellenende hingedrängt. Die übrigen Zellen der Ursegmente werden zu einem flachen Plattenepithel (Fig. 195 *ae*) umgewandelt, welches jetzt und auch später an der Muskelbildung nicht Theil nimmt. (Cutisblatt von HATSCHKE.) Es geht dorsal- und ventralwärts durch Uebergangszellen (Fig. 195 *WZ*) in die Lage, welche Muskelblätter bildet, über, in ähnlicher Weise wie im Linsensäckchen das Linsenepithel in die Linsenfasern.

Bei älteren Larven dehnen sich die Ursegmente nach oben und nach unten aus, wobei fortwährend eine Neubildung von Muskelblättern von den oben erwähnten Zellen (*WZ*) aus stattfindet. Die oberen und unteren Ränder der Ursegmente bilden demnach eine Wucherungszone, durch deren Vermittlung die Rumpfmusculatur immer weiter dorsal- und ventralwärts wächst. Auch wandeln sich jetzt bei 6 Wochen alten Larven von Petromyzon (Fig. 196) die Muskelblätter in Muskelkästchen (*k*) um, wie SCHNEIDER die eigenthümlichen, definitiven Structurelemente des Amphioxus und der Cyclostomen benannt hat. Die einander zugekehrten Fibrillenlagen zweier Blätter, welche von einer Zellplatte an ihren zwei Seiten ausgeschieden worden sind, verbinden sich mit ihren Rändern, so dass jetzt jede Bildungszelle von den ihr zugehörigen Fibrillen wie von einem Mantel rings umschlossen wird. Es ist so ein ähnliches Form-



element entstanden, wie es die Längsmusculatur des Regenwurms (Fig. 193) zeigt.

Schliesslich greifen noch drei Veränderungen an den Muskelkästchen der Cyclostomen Platz. Die homogene Stützsubstanz, welche auf dem ersten Stadium nur als feine Linie zwischen den zwei Fibrillenschichten eines Muskelblattes angedeutet war, nimmt zu und liefert die Scheidewände, durch welche die einzelnen Muskelkästchen von einander getrennt werden, und in welchen später auch einzelne Bindesubstanzzellen und Blutgefässe anzutreffen sind. Zweitens wird die protoplasmatische Grundsubstanz der Bildungszellen fast vollständig aufgebraucht durch fortgesetzte Abscheidung zahlreicher, feiner Fibrillen, welche schliesslich das ganze Innere des Kästchens ausfüllen. Unter den Fibrillen kann man jetzt zwei verschiedene Arten unterscheiden, central gelegene und solche, welche den Scheidewänden fest anhaften.

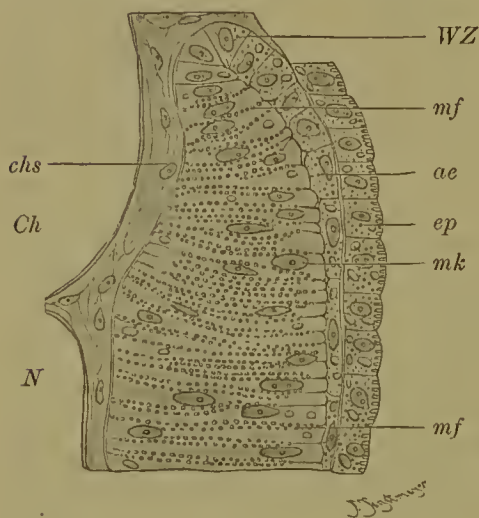


Fig. 195.



Fig. 196.

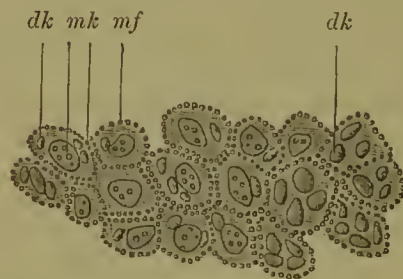


Fig. 197.

Fig. 195 u. 196. Zwei Querschnitte durch die Rumpfmusculatur einer 14 Tage alten Larve (Fig. 195) und einer 6 Wochen alten Larve (Fig. 196) von *Petromyzon planeri*. 500 mal vergrössert.

*N* und *Ch* der an das Rückenmark und die Chorda angrenzende Theil des Querschnitts, *chs* skeletbildende Chordascheide, *ep* Epidermis, *ae* äussere Epithelschicht des Ursegments, *mk* Muskelzellenkerne, *mf* Muskelfibrillen im Querschnitt, *WZ* Wachstumszone, Uebergang der äusseren Zellschicht in die muskelbildende Schicht des Ursegments, *k* Muskelkästchen.

Fig. 197. Querschnitt durch die Rumpfmusculatur einer 5 Tage alten Larve von *Triton taeniatus*. 500 mal vergrössert.

*mk* Muskelkerne, *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen, *dk* Dotterkörner.

Drittens sind zwischen den Fibrillen zerstreute, zahlreiche, kleine Kerne aufzufinden, welche von dem ursprünglich einfachen Kern der Bildungszelle durch häufig wiederholte Theilung abstammen.

In einer etwas anderen Weise als bei dem Amphioxus und den Cyclostomen erfolgt bei den übrigen Wirbelthieren die Entwicklung der Muskelsegmente, zu deren Studium wohl die geschwänzten Amphibien die lehrreichsten Objecte liefern. Bei *Triton* (Fig. 68 u. 109 *usk*) enthalten die Ursegmente einen ansehnlichen Hohlraum, der ringsum von grossen, cylindrischen Epithelzellen umgrenzt wird. An etwas älteren Embryonen gehen in dem Theil des Epithels, welcher dem

Nervenrohr und der Chorda anliegt und somit der oben besprochenen, muskelbildenden Schicht des Amphioxus und der Cyclostomen entspricht, lebhafte Zellvermehrungen vor sich, durch welche der Hohlraum eines Ursegments ganz ausgefüllt wird. Hierbei verlieren die Zellen ihre ursprüngliche Anordnung und Form; sie verwandeln sich in longitudinal verlaufende Cylinder, welche die Länge eines Ursegmentes einnehmen und zu beiden Seiten des Rückenmarks und der Chorda und parallel zu ihnen neben und über einander gelagert sind (Fig. 197). Jeder Cylinder, der anfangs nur einen einzigen Kern (*mk*) aufweist, umgibt sich mit einem Mantel feinsten, quergestreifter Fibrillen (*mf*); er ist jetzt einem Muskelkästchen der Cyclostomen (Fig. 196) zu vergleichen. Auch spielt sich hier wie dort eine Reihe ähnlicher Veränderungen weiter ab. An älteren Larven werden immer mehr Fibrillen ausgeschieden, welche allmählich den Binnenraum des Cylinders anfüllen. Nur in seiner Achse bleiben Stellen frei, in welche die kleinen Kerne zu liegen kommen, die, durch Theilung des einfachen Mutterkerns entstanden, an Zahl bedeutend zunehmen. Ferner dringt jetzt zwischen die Muskelfasern oder die Primitivbündel, wie später die fertigen Elemente heissen, Bindesubstanz mit Blutgefässen hinein.

Während bei Amphioxus, den Cyclostomen und Amphibien die Ursegmente als ihre wichtigste Leistung die Anlage der quergestreiften und willkürlichen Körpermusculatur erkennen lassen, sondern sie sich bei den Selachiern und den drei höheren Wirbelthierclassen von vornherein in zwei gleich auffällige und ansehnliche Anlagen, in Sklerotom und Muskelplatte (Myotom).

Bei den Selachiern wächst die skeletbildende Schicht, deren Ursprung schon früher (S. 107) beschrieben wurde, zur Seite der Chorda in die Höhe (Fig. 112 *sk* u. Fig. 202 *W*). Nach aussen von ihr findet man den zur Muskelbildung dienenden Theil des Ursegments. Dieser besteht aus einer inneren (*mp'*) und einer äusseren Schicht (*mp*), welche durch den Rest der Ursegmenthöhle (Fig. 112 *h*) von einander getrennt sind. Die innere Schicht (Fig. 201 *mp'*) grenzt an das skeletbildende Gewebe (*vr*) an und setzt sich aus mehrfach über einander liegenden, spindeligen, längsgerichteten Zellen zusammen, die quergestreifte Muskelfibrillen abschneiden; sie entspricht der bei Amphioxuslarven (Fig. 53) und Cyclostomenlarven (Fig. 195 *mf*) noch direct an die Chorda anstossenden, inneren Wand des Ursegments. Die äussere Schicht liegt der Epidermis an und behält noch längere Zeit ihre Zusammensetzung aus cubischen Epithelzellen bei. Dorsal und ventral biegt sie in die innere, muskelbildende Schicht um und trägt hier wie beim Amphioxus und bei den Cyclostomen zur Vergrösserung der letzteren bei, indem ihre Zellen länger werden und sich in Muskelfasern umwandeln. Die Muskelplatte breitet sich dann nach oben und unten in der Rumpfwand weiter aus (Fig. 113). Die Höhle in ihr (Myocöl) schwindet dabei allmählich. Die muskelbildende Schicht nimmt an Dicke immer mehr zu, indem die Zahl der Muskelfasern eine grössere wird; die äussere Schicht verliert, allerdings erst ziemlich spät, auch ihren epithelialen Charakter und theilhaftig sich an der Entwicklung der Lederhaut (Fig. 113 *ep*).

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren ist die Wucherung der Ursegmente, welche das skeletbildende Gewebe liefert, noch mächtiger als bei den Selachiern. Der grössere, median und ventral gelegene Theil löst sich allmählich in Gallertgewebe auf, welches nur



Chorda und Nervenrohr herumwächst; der kleinere, dorsal und lateral davon befindliche Abschnitt, welcher von der Chorda durch die skeletbildende Schicht des Ursegments weit abgedrängt ist, wird zur Muskelplatte (Fig. 116 *ms*). Ueber die entsprechenden Verhältnisse bei menschlichen Embryonen geben die Figuren 198 und 199 Aufschluss. Auf dem Querschnitt sieht man das Nervenrohr mit den ihm anliegenden Spinalknoten und die unter ihm befindliche Chorda durch skeletogenes Bindegewebe, welches vom Sklerotom des Ursegments abstammt, ringsum eingehüllt und links und rechts von ihm je ein ziemlich scharf abgegrenztes Myotom. Auf dem in frontaler Richtung geführten Längsdurchschnitt durch die hintere Rumpfhälfte desselben



Fig. 198.

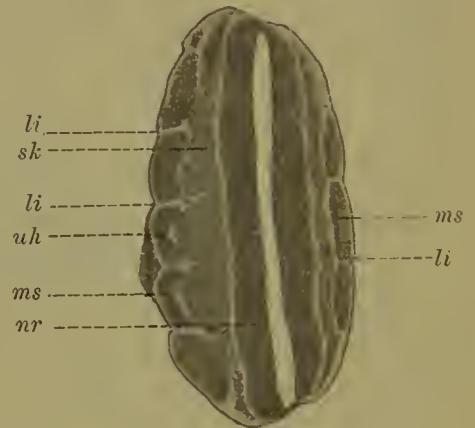


Fig. 199.

Fig. 198 u. 199. Querschnitt (Fig. 198) durch den Rumpf in der Gegend der vorderen Extremitätenanlage, Frontalschnitt (Fig. 199) durch die hintere Rumpfhälfte des in Fig. 141 abgebildeten menschlichen Embryo.

In Fig. 198 sieht man Nervenrohr *nr*, Aorta *ao*, Muskelsegmente *ms*, die Anlage der Vorderextremität *ve*, die Anlage der Urniere *un*, Darmrohr mit dorsalem und ventralem Mesenterium *vm*, Ansatzstelle des Nabelstrangs *nst*. Ferner *spg* Spinalganglion, *li* Ligamentum intermusculare, *sk* skeletogenes Gewebe, *uh* Ursegmenthöhle.

Embryo tritt die durch die Myotome (*ms*) hervorgernfene Segmentirung des Körpers deutlich hervor, indem man linker Hand 5, rechter Hand 4 vom Schnitt getroffene Muskelsegmente zählt. In einzelnen von ihnen ist noch ein feiner Längsspalt sichtbar, der letzte Rest der auf früheren Stadien etwas grösseren Ursegmenthöhle (*uh*). Dagegen lässt die von den Sklerotomen abstammende Bindegewebshülle um Chorda und Nervenrohr keine Spur einer Segmentirung mehr erkennen. Auch für die höheren Wirbelthiere lässt bei genauerer Untersuchung sich der Nachweis führen, dass die Muskelfasern aus der epithelialen Anlage durch eine Art Faltungsprocess entstehen, in ähnlicher Weise, wie es in der Einleitung für die wirbellosen Thiere geschildert wurde. So zeigt der Querschnitt durch das Myotom eines Kaninchens, wie das muskelbildende Epithel (*m*) deutlich durch Faltung in kleine Bezirke zerlegt wird, zwischen welche sich feine Scheidewände vom angrenzenden Bindegewebe (*sc*) hineinschieben. Durch weitere Abschnürung werden Muskelprimitivbündel gebildet.

Für die Entstehung der Rumpfmusculatur der Wirbelthiere erhält man somit folgende zwei Sätze: 1) Die Muskelelemente entwickeln sich aus Epithelzellen, die von einem begrenzten, zu den Ursegmenten sich abschnürenden Be-

zirk des Epithels der Leibeshöhle abstammen. 2) Die epithelialen Producte werden in ähnlicher Weise, wie die aus dem Epithel hervorsprossenden Drüsengänge und Drüsenbläschen, von Bindegewebe umwachsen und allseitig eingehüllt.

Betrachten wir jetzt noch etwas genauer die ursprüngliche Anordnung der von den Ursegmenten gelieferten Muskelmassen. In allen Wirbelthierclassen bieten sich uns hierin ganz gleichartige Verhältnisse dar. Ueberall erscheint als Grundlage ein sehr einfaches System längsverlaufender, contractiler Fasern, die zuerst neben Chorda und Nervenrohr auftreten und sich von hier dorsalwärts nach dem Rücken zu und ventralwärts in die Bauchdecken hinein ausbreiten. Die Muskelmasse wird überall (Fig. 201) durch schräg zur Wirbelsäule verlaufende, bindegewebige Scheidewände (Ligamenta intermuscularia) in einzelne Segmente oder Myomeren abgetheilt. Bei niederen Wirbelthieren erhält sich dieser Zustand, bei höheren macht er einer complicirteren Anordnung Platz.

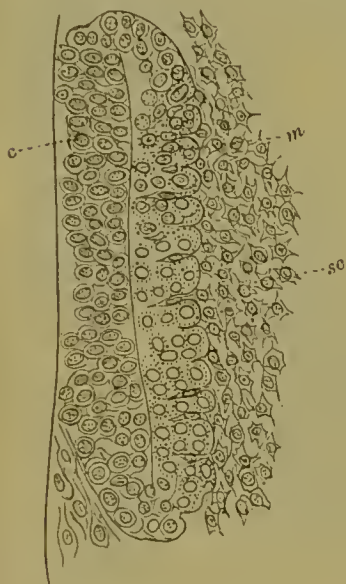


Fig. 200.

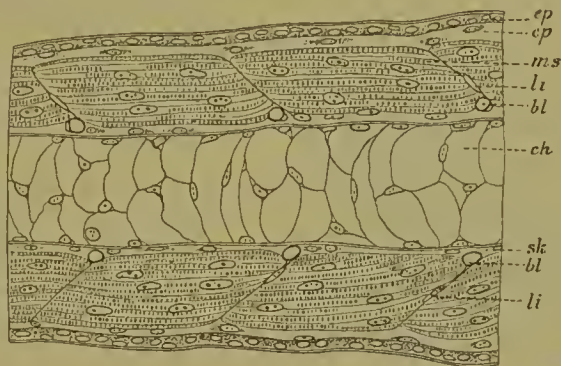


Fig. 201.

Fig. 200. Querschnitt durch das 7. Ursegment eines Kaninchen-Embryo von 5,6 mm Nackensteiss-Länge. Bezirke des Muskelblattes, durch Bindegewebe gesondert. Nach MAURER.

*c* Cutisblatt, *m* Muskelblatt des Ursegments, *sc* Sklerotom.

Fig. 201. Frontalschnitt durch die Mitte des Rumpfes einer schon längere Zeit ausgeschlüpften Tritonlarve, um die Anordnung der Muskelsegmente *ms* zu zeigen.

*ch* Chorda, *ep* Epidermis, *cp* Cutisplatte, embryonales Gallertgewebe, *ms* Muskelsegmente, *li* Ligamenta intermuscularia, *bl* Blutgefäße, *sk* skeletogene Chordascheide.

In welcher Weise aus dem ursprünglichen System sich die nach Lage und Form so verschiedenartigen Muskelgruppen der höheren Thiere ableiten, kann im Einzelnen nicht näher untersucht werden, zumal auch dieses Gebiet der Entwicklungsgeschichte noch wenig bearbeitet worden ist; nur auf zwei Punkte, welche bei der Differenzierung der Muskelgruppen in Frage kommen, sei hier aufmerksam gemacht. Erstens ist ein sehr wichtiger Factor in der Ausbildung des Skelets gegeben, das mit seinen Fortsätzen Ansatzpunkte für Muskelfasern bietet. Diese finden hierdurch Gelegenheit, sich von der übrigen Masse abzusondern. Zweitens wirkt auf eine grössere Differenzierung der Musculatur die Entwicklung der Gliedmaassen hin, die als Höcker zur Seite des Rumpfes entstehen (Fig. 162 u. 198). Ihre



Musculatur, welche bei höheren Wirbelthieren sehr complicirt angeordnet ist, erhalten die Gliedmaassen gleichfalls von den Ursegmenten. Bei den Selachiern, bei welchen die Vorgänge am klarsten zu überschauen sind, sprossen je zwei Knospen, eine vordere und eine hintere, aus einer grösseren Anzahl von Ursegmenten hervor und wachsen in die Anlagen der paarigen Flossen hinein, in welchen sie sich in Muskelfasern umbilden. Sie lösen sich bald ganz von den Ursegmenten ab und stellen kleine Säckchen dar, die von einem einschichtigen, niedrigen Cylinderepithel ausgekleidet werden und eine kleine Höhle einschliessen. Im weiteren Verlauf theilen sie sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, aus denen sich die Muskeln für die entgegengesetzten Flossen-seiten herleiten. Auf dem Querschnitt durch einen menschlichen Embryo (Fig. 198) sieht man ebenfalls das untere Ende der Muskelplatte (*ms*) an das kleinzellige Gewebe der flossenartigen Anlage der Vorderextremität (*ve*) dicht herantreten, wodurch ihr muskelbildendes Zellmaterial zugeführt wird.

## II. Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane, der Nebenniere.

Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane kann nicht getrennt in zwei Kapiteln besprochen werden, da beide Organsysteme anatomisch und genetisch auf das innigste mit einander zusammenhängen.

Einmal nehmen beide ihren Ursprung an einer und derselben Stelle der epithelialen Auskleidung der Leibeshöhle; zweitens treten Theile des Harnsystems späterhin in den Dienst des Geschlechtsapparates; denn sie liefern die Wege oder Canäle, die mit der Ausführung der Eier und des Samens betraut werden. Mit Recht fasst man daher auch in der Anatomie die beiden genetisch verbundenen Organsysteme unter dem gemeinsamen Namen des Urogenitalsystems oder des Harn-Geschlechtsapparates zusammen.

Wir wenden uns hiermit wieder zu einem der interessantesten Abschnitte in der Entwicklungsgeschichte. Interesse beansprucht gerade in morphologischer Hinsicht das Urogenitalsystem, weil sich an ihm eine grosse Anzahl von wichtigen Umwandlungen während des embryonalen Lebens vollzieht. Bei den höheren Wirbelthieren werden zuerst die Vorniere und die Urnieren angelegt, Organe, die von vergänglichlicher Natur sind, die zum Theil wieder verschwinden und durch die bleibende Niere ersetzt werden, zum Theil sich nur in ihren Ausführungswegen erhalten. Die vergänglichlichen Bildungen aber entsprechen Organen, die bei niederen Wirbelthieren dauernd in Function sind.

### a) Die Vorniere und der Vornierengang.

Das Erste, wodurch sich die Entstehung des Harn-Geschlechtsapparates bemerkbar macht, ist die Anlage der Vorniere. Es ist dies eine Bildung, welche jetzt bei den Embryonen aller Wirbelthiere nachgewiesen ist, aber bei einigen eine grössere, bei anderen eine geringere Rolle spielt. Bei einigen (*Myxine*, *Bdellostoma*, Knochenfischen) bleibt sie dauernd erhalten; bei anderen, wie den Amphibien, wächst sie während des Larvenlebens zu einem ansehnlichen Organ heran, das

nach der Metamorphose wieder verkümmert; bei den Selachiern und Amnioten endlich bleibt ihre Anlage von vornherein sehr rudimentär.

Für die Entwicklung der Vorniere mögen die Selachier, Amphibien und Vögel als Beispiele dienen.

Bei Selachiern von etwa 27 Segmenten legt sich die Vorniere, in der Gegend des 3. oder 4. Rumpfssegments beginnend, nach rückwärts an. Dort, wo der segmentirte in den unsegmentirten Theil des mittleren Keimblattes übergeht, wachsen aus seinem parietalen Blatt eine Anzahl segmental hinter einander angeordneter Zellstränge hervor (Fig. 202 *vn*), die nach rückwärts umbiegen und sich zu einem Längsstrang verbinden. Bald darauf erhalten die Anlagen durch Auseinanderweichen der Zellen kleine Höhlungen in ihrem Innern. Auf diese Weise ist jetzt zwischen Epidermis und parietalem Mittelblatt ein Längscanal, der Vornierengang (Fig. 203 *vg*), entstanden, der sich über mehrere Rumpfssegmente erstreckt und durch mehrere hinter einander gelegene Oeffnungen, die Vornierentrichter, mit der Leibeshöhle verbunden ist (Fig. 206 *vn*).

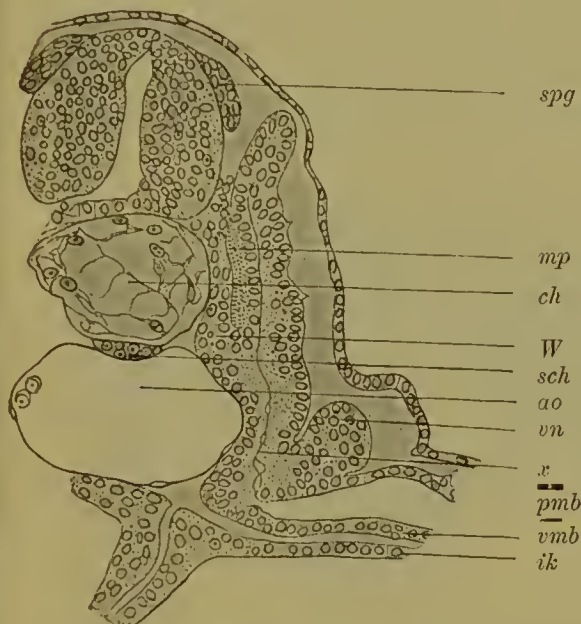


Fig. 202.

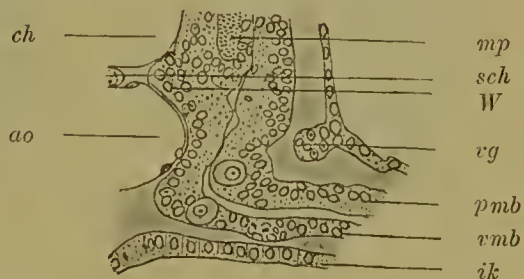


Fig. 203.

Fig. 202 u. 203. Zwei Querschnitte durch einen Embryo von *Pristiurus*. Nach RABL. Querschnitt Fig. 203 liegt ein wenig weiter nach hinten als Querschnitt Fig. 202. *ch* Chorda, *spg* Spinalknoten, *mp* Muskelplatte des Ursegments, *W* skeletogenes Gewebe, das aus der medialen Wand des Ursegments hervorgewuchert ist, *sch* subchordaler Strang, *ao* Aorta, *ik* inneres Keimblatt, *pmb*, *vmb* parietales, viscerales Mittelblatt, *vn* Vorniere, *vg* Vornierengang, *x* Spalte im Ursegment, welches noch mit der Leibeshöhle in Zusammenhang steht.

Kurze Zeit nach ihrer Entstehung erleidet die Anlage in ihrer vorderen Hälfte eine vollständige Rückbildung; die hintere Hälfte dagegen entwickelt sich weiter, weitet sich aus, bleibt aber mit der Leibeshöhle nur durch einen einzigen Nierentrichter in Zusammenhang (Fig. 206 *vn*), sei es nun, dass, wie WJHE angibt, die mehrfachen Trichter zu einem einzigen verschmolzen sind, sei es, dass nach der Darstellung von RÜCKERT alle Trichter bis auf einen einzigen sich schliessen und zurückbilden.

Auch bei den Amphibien legt sich die Vorniere an der Stelle, wo Ursegmente und Seitenplatte an einander grenzen, dadurch an, dass an dem parietalen Blatt der letzteren einzelne solide, segmental angeordnete Wucherungen entstehen, sich aushöhlen (Fig. 204 *u*) und an ihren dem äusseren Keimblatt zugewandten Enden zu einem Längs-



canal verbinden. Der so entstandene Vornierengang (Fig. 204 *u*) hängt bei *Rana* und *Bombinator* durch drei Nierentrichter, bei Triton und Salamander durch zwei mit der Leibeshöhle zusammen, die hier etwas erweitert ist und als „Vornierenkammer“ bezeichnet wird. Die ganze Anlage gewinnt bald darauf während des Larvenlebens eine stattliche Ausbildung dadurch, dass die Nierentrichter zu langen, sich vielfach schlängelnden Röhren (Vornierenkanälen) auswachsen.

In ähnlicher Weise legt sich auch bei den Vögeln, an welche sich die Verhältnisse bei den Reptilien und Säugethieren (RABL) wieder anschliessen lassen, ein Vornieren canal in verkümmelter Form an (Fig. 110 *Wd*) und bleibt durch einzelne Trichter mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen. Er macht sich zuerst bemerkbar bei Hühner-Embryonen von 8 Ursegmenten in der Gegend des 5. bis 7. Segments und entwickelt sich von hier bei älteren Embryonen nach rückwärts bis in die Gegend des 15. Segments (FELIX).

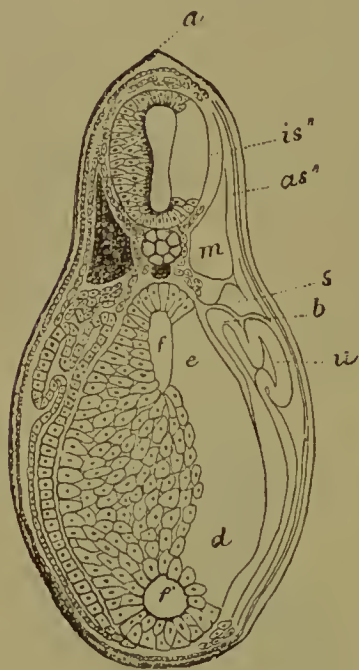


Fig. 204.

Fig. 204. Querschnitt durch eine sehr junge Kaulquappe von *Bombinator* in der Gegend des vorderen Endes des Dottersacks. Nach GÖTTE.

*a* Falte des äusseren Keimblattes, die sich in die Rückenflosse fortsetzt, *is''* Rückenmark, *m* Seitenmuskel, *as''* äussere Zellschicht der Muskelplatte, *s* Mesenchymzellen, *b* Uebergang des parietalen in das viscerale Mittelblatt, *u* Vorniere, *f* Darmhöhle, *e* Darmblatt, in die Dotterzellenmasse *d* übergehend, *f'* ventraler Blindsack des Darms, der zur Leber wird.



Fig. 205.

Fig. 205. Querschnitt durch die Vorniere von *Triton taeniatus* (6 mm). Nach SEMON.

*p* Peritonealtrichter, *gl* Glomerulus, *l* Leibeshöhle.

Eine eigenartige Beschaffenheit gewinnt endlich die Vorniere, wie es scheint, bei allen Wirbelthieren noch dadurch, dass sich in der Nähe ihrer Trichter einzelne pilzförmige Wucherungen aus der Wand der Leibeshöhle und zwar links und rechts von der Ansatzstelle des Darmgekröses entwickeln. In jede Wucherung dringt von der Aorta ein Blutgefäss und löst sich hier ähnlich wie in den MALPIGHI'schen Körperchen der Niere in ein Büschel von Capillaren auf, die sich gleich darauf wieder zu einem abführenden Gefäss vereinigen. Später geht meist aus den segmental angelegten Wucherungen des Bauchfells mit ihrer charakteristischen Gefässanordnung ein grösseres, einheitliches Gebilde hervor, der Vornierenknäuel (Vornierenglomerulus).

Der schematisch gehaltene Querschnitt (Fig. 205) durch die Vorniere einer 6 mm langen Tritonlarve gibt eine klare Vorstellung über die Lagebeziehungen des Glomerulus (*gl*) zum Darmgekröse und zu den Nierentrichtern (*p*).

Nur bei denjenigen Wirbelthieren, bei denen die Vorniere vorübergehend wirklich in Function tritt, wie bei den Larven der Amphibien, bei Cyclostomen und Teleostiern, erreicht ihr Glomerulus eine ansehnliche Entwicklung, während er bei den Selachiern und den Amnioten rudimentär bleibt und später ganz zurückgebildet wird. Im ersteren Fall wird wahrscheinlich durch diese Einrichtung Flüssigkeit oder Harnwasser ausgeschieden, das dann durch die Oeffnungen der Vornieren-canalchen aufgenommen und durch den gleich weiter zu besprechenden Vornierengang nach aussen entleert wird. Bemerkenswerth und für die Structur der Vorniere characteristisch ist dabei der eine Punkt, dass der Gefässknäuel sich nicht in der Wand der Vornieren-canalchen selbst, wie es bei den Canälchen der Urniere der Fall ist, sondern in der Wand der Leibeshöhle entwickelt hat, so dass nur durch Vermittelung der letzteren das Harnwasser abgeführt werden kann. Zu diesem Zweck hat sich bei vielen Wirbelthieren noch der vordere Abschnitt der Leibeshöhle, der den Gefässknäuel und die Vornierentrichter enthält, gegen den übrigen Abschnitt mehr oder minder vollständig abgeschlossen, indem zwischen parietalem und visceralem Blatt des Bauchfells Verwachsungen nachträglich zu Stande gekommen sind und eine Art Vornierenkammer hervorgerufen haben. Bei den Teleostiern ist die Vornierenkammer vollständig abgeschlossen, theilweise dagegen nur bei *Lepidosteus*, *Ichthyophis*, *Crocodilen* und *Cheloniern*.

In welcher Weise mündet nun aber die Vorniere nach aussen?

Es geschieht dies durch den Vornierengang, der sich in der oben beschriebenen Weise unmittelbar im Anschluss an die Vorniere entwickelt. Vorn entstanden, wächst er allmählich so weit nach hinten, bis er den Enddarm erreicht und sich in die Cloake öffnet. Man findet ihn bei allen Wirbelthieren (Fig. 110 *Wd*) in der Gegend, wo die Ursegmente (*Pv*) an die Seitenplatte (*pp*) durch die sogenannte intermediäre Zellmasse angrenzen. Zur Zeit seiner Entstehung ist er immer dicht unter dem äusseren Keimblatt gelegen (Fig. 110 *Wd*); später entfernt er sich weiter von ihm und rückt in grössere Tiefe, indem sich embryonales Bindegewebe dazwischen schiebt (Fig. 116 *wd* u. Fig. 207 *ug*). Der Canal hat eine Anzahl verschiedener Namen erhalten und wird in der Literatur als Vornierengang, Urnieren-gang, WOLFF'scher Gang oder Segmentalgang aufgeführt. Die verschiedene Benennung erklärt sich daraus, dass der Canal im Laufe der Entwicklung des Nierensystems seine Function wechselt und ursprünglich nur für die Vorniere, später für die Urniere als Ausführgang dient.

Ueber die Entstehung des Canals haben lange Zeit die Ansichten hin und her geschwankt. Aus den vielen, oft widersprechenden Untersuchungen scheint sich mir jetzt folgender Thatbestand zu ergeben, zu welchem auch RÜCKERT in seiner zusammenfassenden Darstellung der Harnorgane gekommen ist.

Bei allen Wirbelthieren, mit Ausnahme des *Amphioxus*, entwickelt sich der vordere Abschnitt des Vornierengangs aus dem mittleren Keimblatt in der Weise, dass die früher beschriebenen, in geringer Anzahl segmental entstandenen Vornieren-canalchen mit ihren freien



Enden nach hinten umbiegen und sich unter einander verbinden. Der mittlere und hintere Abschnitt dagegen zeigt nach den einzelnen Wirbelthierclassen eine zweifach verschiedene Bildungsweise.

Bei Knochenfischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln endet der Vornierengang, wenn sich sein vorderer Abschnitt aus dem mittleren Keimblatt eben angelegt hat, nach hinten als ein Höcker, welcher in den Zwischenraum zwischen äusserem und mittlerem Keimblatt frei vorspringt. Der Höcker wächst dann durch Vermehrung seiner eigenen Zellen allmählich in die Länge, bis er den Enddarm erreicht und mit seiner Wand verschmilzt. Der mittlere und der hintere Abschnitt des Vornierenganges schnürt sich also weder vom äusseren noch vom mittleren Keimblatt ab, wie von dieser oder jener Seite behauptet worden ist, noch bezieht er überhaupt von ihnen Zellenmaterial zu seiner Vergrösserung.

Die zweite Bildungsweise trifft man bei den Selachiern (WIJHE, RABL, BEARD, RÜCKERT) und bei den Säugethieren an (HENSEN, FLEMMING, Graf SPEE, KEIBEL). Wenn bei ihnen die Vorniere eben aus den Wucherungen des mittleren Keimblattes entstanden ist, setzt sich das hintere Ende des Vornierenganges, anstatt als Höcker nach hinten frei aufzuhören, alsbald mit dem äusseren Keimblatt in feste Verbindung. An den Befund, der von einem Selachier-Embryo in Fig. 202 dargestellt ist, schliesst sich in einer Querschnittserie bald ein Befund (Fig. 203) an, in welchem der Vornierengang jetzt als leistenartige Verdickung des äusseren Keimblattes erscheint. Durch das Studium verschieden alter Embryonen lässt sich dann weiter beobachten, dass sich die leistenartige Verdickung des äusseren Keimblattes immer weiter nach rückwärts verlagert, während nach vorn von dieser Stelle der Gang sich abgelöst hat und selbständig geworden ist. Man findet also immer nur das hinterste Ende des in die Länge wachsenden Vornierenganges mit dem äusseren Keimblatt innig verbunden. Doch liegen die Verhältnisse, wie RÜCKERT wohl mit Recht hervorhebt, zur Zeit noch so, dass sich aus den vorliegenden Beobachtungen nicht ohne Weiteres feststellen lässt, ob an der Verbindungsstelle eine Abgabe von Zellenmaterial aus dem äusseren Keimblatt erfolgt, oder ob das Material des Ganges aus der nach hinten auswachsenden (mesoblastischen) Vornierenanlage selbst hervorgeht. Entsprechende Befunde wie die Selachier liefern uns die Säugethiere (HENSEN, FLEMMING, Graf SPEE, KEIBEL).

Hypothesen über Ontogenie und Phylogenie des Vornierenganges finden sich in der 6. Auflage meines Lehrbuchs der Entwicklungsgeschichte besprochen.

#### b) Die Urniere (WOLFF'scher Körper). Der Urnieren- oder WOLFF'sche Gang.

Nach Entstehung des Vornierensystems entwickelt sich bei allen Wirbelthieren nach Ablauf eines bald kürzeren, bald längeren Zeitintervalls eine noch umfangreichere, zur Harnsecretion dienende Drüse, die Urniere oder der WOLFF'sche Körper. Frühzeitiger entwickelt sie sich dort, wo die Anlage der Vorniere von Anfang an nur eine rudimentäre ist, wie bei den Selachiern und Amnioten, relativ spät dagegen tritt sie bei denjenigen Wirbelthieren auf, bei denen die Vorniere vorübergehend zur Function gelangt, wie bei den Amphibien

und Teleostiern. Die Urniere legt sich unmittelbar nach hinten von den Vornierenanälchen an dem folgenden Abschnitt des Vornierenganges an. Der letztere dient daher von jetzt ab auch für das neu entstehende Drüsenorgan als Ausführweg und kann somit auch als Urnieren- oder WOLFF'scher Gang bezeichnet werden.

Wenn es heisst, eine Drüse entwickelt sich am Urnierengang, wird man zunächst daran denken, dass aus seiner Wand seitliche Sprossen hervorzunehmen und sich zu verzweigen, wie es bei der Anlage von Drüsen aus dem äusseren oder dem inneren Keimblatt geschieht. Nichts Derartiges findet hier statt. Wie fast alle Beobachter übereinstimmend angeben, entwickeln sich die Drüsenanälchen der Urniere unabhängig vom Urnierengang direct oder indirect aus dem Epithel der Leibeshöhle, und zwar steht ihre Entwicklung mit den Ursegmenten in enger Beziehung. Wenn diese sich von der Seitenplatte schärfer abzutrennen beginnen, entsteht an der Abschnürungsstelle ein dünner Stiel, der noch eine Zeit lang einen Zusammenhang

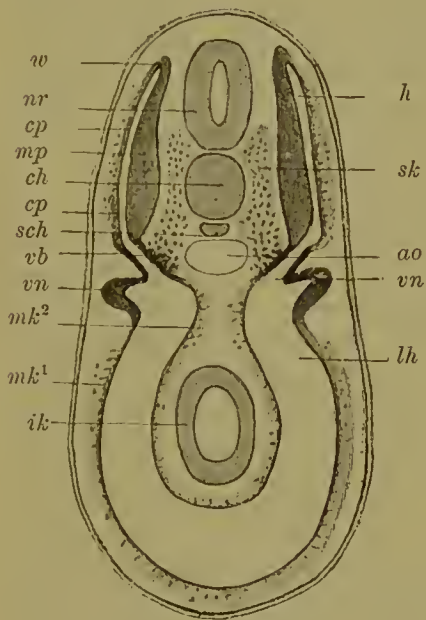


Fig. 206.

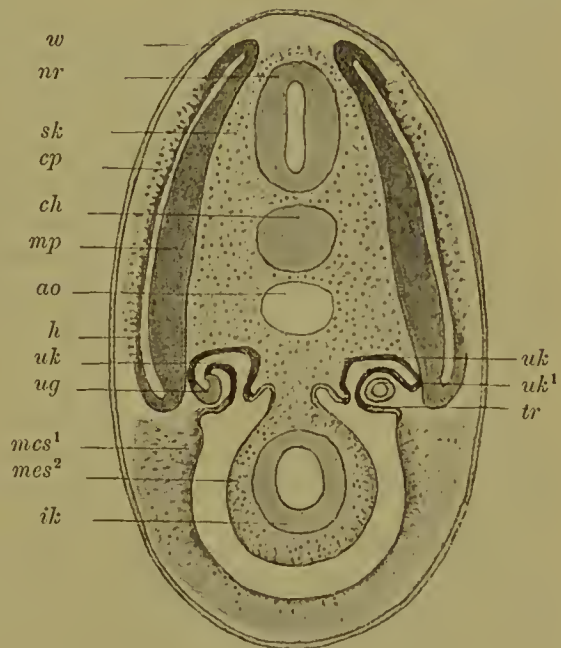


Fig. 207.

Fig. 206 u. 207. Schemata von Querschnitten durch jüngere und ältere Selachier-Embryonen nach WIJHE. Siehe Erklärung Seite 108.

zwischen beiden Theilen vermittelt (Fig. 206 *vb*) und daher Ursegmentcommunication genannt worden ist. Denn er besitzt bei den Selachiern eine kleine Höhle, welche die Ursegmenthöhle mit der Leibeshöhle verbindet. Bei den Amnioten ist er solid (Fig. 110). Da hier ausserdem die hinter einander gelegenen Stränge dicht zusammengedrängt sind, erscheinen sie wie eine zusammenhängende, zwischen Ursegmente und Seitenplatte hineingeschobene Zellenmasse, deren schon früher unter dem Namen der Mittelplatte oder intermediären Zellmasse Erwähnung geschah. Wegen ihrer Beziehung zu den Urnierenanälchen wird die intermediäre Zellmasse auch als Urnierenblastem bezeichnet. Den schon früher beschriebenen Urnierengang sieht man dicht an den Verbindungsstielen der Ursegmente lateral von ihnen seinen Weg



nehmen. Jeder Verbindungsstiel nun oder jede Ursegmentcommunication, welche RÜCKERT geradezu ein Nephrotom nennt im Gegensatz zum übrigen Theil des Ursegments, welcher die Muskelplatte (Myotom) und das Zellenmaterial für das skeletogene Gewebe (Sklerotom) liefert, wandelt sich späterhin zu einem Urnierencanälchen um. Während sein eines Ende mit der Leibeshöhle verbunden bleibt, trennt sich das andere vom Ursegment ab (Fig. 207 *uk*<sup>1</sup>), legt sich dann dicht an den Urnierengang an, verschmilzt mit seiner Wand und öffnet sich in ihn. Auf dem Schema (Fig. 207) ist rechts die Ablösung des Verbindungsstiels von dem Ursegment, links die Verschmelzung des abgelösten Endes mit dem Urnierengang dargestellt. Dieser ganzen Entstehungsweise nach ist die Urniere ein von vorn herein segmental angelegtes Organ. Denn wie bei den Selachiern am besten zu verfolgen ist, entwickelt sich je ein Urnierencanälchen in je einem Segment.

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren sind die Verbindungsstiele der Ursegmente mit der Seitenplatte solide Zellenstränge (Nephrotome, Urnierenstränge). Erst wenn sie sich von den Ursegmenten abgetrennt und anstatt dessen mit dem Urnierengang wieder verbunden haben, erhalten sie eine kleine Höhlung im Innern (Fig. 116 *sb*); auch werden sie jetzt deutlicher als gesonderte Canäle erkennbar, indem sie weiter auseinandergerückt und durch schärfere Contouren gegen das umgebende Gewebe abgesetzt sind.

Die Urniere vergrößert sich allmählich von vorn nach hinten und erreicht dabei zu beiden Seiten des Darmgekröses eine grosse Ausdehnung, indem sie von der Lebergegend bis nahe zum hinteren Ende der Leibeshöhle herabreicht; sie gewinnt eine sehr regelmässige, zierliche Beschaffenheit, wie die Abbildung eines 25 Tage alten Hundembryo zeigt (Fig. 130 *un*); sie kann als eine kammförmige Drüse bezeichnet werden, zusammengesetzt aus einem lateral in einiger Entfernung vom Mesenterium gelegenen, längs verlaufenden Sammelrohr und medianwärts ansitzenden, kurzen Querästchen, den Urnierencanälchen.

Bald nach ihrer Verbindung mit dem Urnierengang beginnen die einzelnen Urnierencanälchen etwas in die Länge zu wachsen, sich dabei S-förmig aufzuwinden und in drei Abschnitte zu sondern. Der mittlere Abschnitt weitet sich aus und gestaltet sich zu einer BOWMAN'schen Kapsel um. An diese treten von den in der Nähe der Urniere vorbeiziehenden, primitiven Aorten einzelne Querästchen heran und lösen sich in ein Büschel von Capillaren auf, aus denen sich ein abführendes Gefäss sammelt und zu den Cardinalvenen (siehe Kap. XII) begibt. Der Blutgefässknäuel (Glomerulus) wächst nun in das Epithelbläschen hinein, dessen mediale Wand er vor sich hertreibt und in das Innere einstülpt. Hierbei werden am eingestülpten Wandtheil die Epithelzellen stark abgeplattet, während sie auf der entgegengesetzten Seite hoch und cubisch bleiben. Ein derartiges Gebilde, das aus einem Gefässknäuel und der umhüllenden BOWMAN'schen Kapsel besteht, nennen wir ein MALPIGHI'sches Körperchen, ein Organ, das für die Urniere und die bleibende Niere der Wirbelthiere überaus bezeichnend ist. Ausser dem erweiterten, mittleren Theil ist an jedem Urnierencanälchen noch zu unterscheiden erstens ein engeres Verbindungsstück mit dem Urnierengang, welches mehr und mehr in die Länge wächst, und zweitens ein kürzeres Verbindungsstück

mit der Leibeshöhle. Letzteres bildet sich in den einzelnen Wirbelthierclassen in verschiedener Weise um. Bei einigen, wie bei Selachiern, behält es seinen Zusammenhang mit der Leibeshöhle auch beim angewachsenen Thiere bei und beginnt am Bauchfell mit einer von Fliumnerzellen umgebenen Oeffnung, die, von SEMPER entdeckt, als Nierentrichter (Nephrostom) bezeichnet worden ist. Die Einrichtung erinnert an ähnliche Gebilde, welche die Excretionsorgane der gegliederten Würmer besitzen. Bei den meisten Wirbelthieren indessen kommt es nicht mehr zur Entwicklung von Nierentrichtern, da sich die Urnierencanälchen von dem Epithel der Leibeshöhle ebenso wie von den Ursegmenten vollständig ablösen und dadurch jede Beziehung zur Leibeshöhle verlieren.

Eine Urniere in der einfachen Form, wie sie entwicklungsgeschichtlich zuerst angelegt wird, erhält sich danernd nur bei Bdellostoma, einem Vertreter der Cyclostomen. Sie besteht hier, wie schon JOHANNES MÜLLER gezeigt hat, aus einem langgestreckten Canal (Fig. 208 A u. B, *a*) und kurzen Quercanälchen (*b*), die in kleinen Abständen in ihn einmünden. Die Quercanälchen hängen nicht mehr mit der Leibeshöhle durch einen Nierentrichter zusammen und schliessen an ihrem blinden Ende (Fig. 208 B, *c*) einen Blutgefässknäuel ein.

Bei allen übrigen Wirbelthieren bildet sich die Urniere zu einem voluminösen Organ um. Es beginnen nämlich die zuerst kurzen Urnierencanälchen stärker in die Länge zu wachsen und sich dabei in zahlreiche Windungen aufzuschlängeln (Fig. 209 *s.t.*). Ausserdem kommt es zur Entstehung neuer Canälchen zweiter und dritter Ordnung. Auch diese bilden sich wieder unabhängig vom Urnierengang dorsal von den zuerst entstandenen Quercanälchen; sie nähern sich mit ihrem blinden Ende dem primären Harncanälchen und vereinigen sich mit seinem Endabschnitt, welcher sich so zu einem Sammelrohr

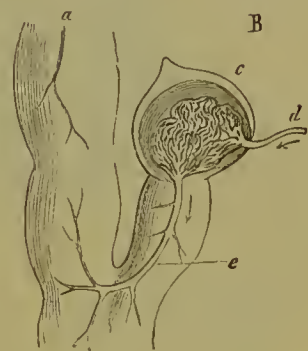


Fig. 208. Theile der Urniere von Myxine. Nach J. MÜLLER.

*a* Urnierengang, *b* Urnierencanälchen, *c* Glomerulus, *d* eintretende, *e* austretende Arterie.

*B* ein Theil von *A*, stärker vergrößert.

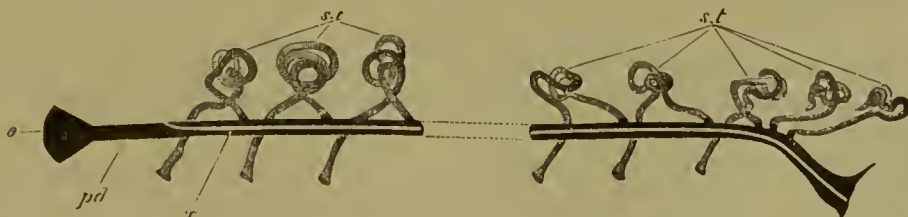


Fig. 209. Schema des ursprünglichen Zustandes der Niere beim Selachier-Embryo.

*pd* Urnierengang, der sich bei *o* in die Leibeshöhle und am anderen Ende in die Cloake öffnet, *x* Linie, längs welcher sich vom Urnierengang der am Schema nach unten gelegene MÜLLER'sche Gang abtheilt, *st* Urnierencanälchen, die einerseits in die Leibeshöhle, andererseits in den Urnierengang münden.



umwandelt. Gleichzeitig legt sich an einem jeden von ihnen auch ein MALPIGHI'sches Körperchen an.

Durch die Entwicklung von zusammengesetzten Harncanälchen gewinnt die Urniere auch eine complicirtere Structur, die aber keine gleichmässige in allen Abschnitten ist; gewöhnlich findet sich bei den meisten Wirbelthieren das Verhältniss durchgeführt, dass der vorderste Theil, der später zu den Geschlechtsdrüsen in Beziehung tritt, einfache Canälchen behält, und dass nur der hintere Theil durch Bildung secundärer und tertiärer Anlagen in eine zusammengesetztere Form übergeht.

Je mehr die Urniere mit der Schlingelung ihrer Canälchen und ihrer weiteren Differenzirung an Volum zunimmt, um so mehr grenzt sie sich von ihrer Umgebung ab und tritt aus der Rumpfwand als deutlich gesondertes Organ in die Leibeshöhle hervor, wo sie zu beiden Seiten des Darmgekröses ein vorspringendes Band bildet (Fig. 212 WK).

Das fernere Schicksal der Urniere ist in den einzelnen Wirbelthierclassen ein verschiedenes. Bei den Anamnia (Fischen und Amphibien) wird die Urniere zum bleibenden Harnorgan, durch welches die Excrete des Körpers entleert werden; ausserdem aber gewinnt sie auch noch Beziehungen zum Geschlechtsapparat, auf welche später näher eingegangen werden wird. Bei Vögeln und Säugethieren dagegen fungirt die Urniere nur kurze Zeit während des embryonalen Lebens; bald nach ihrer Anlage erfährt sie schon Rückbildungen und bleibt schliesslich nur theilweise erhalten, soweit sie in den Dienst des Geschlechtsapparates tritt und, wie wir ebenfalls erst später sehen werden, zur Ausführung der Geschlechtsproducte mit verwendet wird.

### c) Die Niere.

Die Ausscheidung des Harns übernimmt bei den höheren Wirbelthieren eine dritte, am hinteren Endstück des Urnierenganges sich anlegende Drüse: die bleibende Niere. Ihre Bildungsgeschichte, welche von der der Urniere sehr abzuweichen scheint, bereitet der Untersuchung grössere Schwierigkeiten. Nach den übereinstimmenden Angaben aller Forscher bildet sich zuerst in der von KUPFFER entdeckten Weise am Ende des Urnierenganges, aus seiner dorsalen Wandung eine Ausstülpung, der Harnleiter oder Ureter; dann wächst er nach vorn in die Länge, eingehüllt in ein zellenreiches Gewebe, „Nierenmesenchym“, welches die bindegewebigen Bestandtheile der Niere liefert. Der Harnleiter weitet sich hierauf an seinem blinden Ende etwas aus und liefert den bei den Säugethieren als Nierenbecken bezeichneten Abschnitt. Aus ihm gehen durch Sprossung die Nierenkelche und aus diesen durch weiter fortgesetzte Sprossung und Theilung die Ausflussröhren (Ductus papillares) und Sammelröhren hervor.

Während so weit die Verhältnisse klar liegen, stehen sich über den weiteren Verlauf der Nierenentwicklung zwei Ansichten gegenüber. Nach der älteren Ansicht, die neuerdings wieder in GOLGI und SEDGWICK MINOT (siehe dessen Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, S. 526) ihre Vertheidiger gefunden hat, bildet sich aus dem Harnleiter das ganze Canalsystem der Niere nach Art des gewöhnlichen Drüsenwachsthums. Es sprossen also aus den Sammel-

röhren auch die HENLE'schen Schleifen, die gewundenen Harncanälchen etc. hervor.

Nach der zweiten Ansicht dagegen (SEMPER, BRAUN, FÜRBRINGER, KUPFFER, SEDGWICK und BALFOUR) entwickelt sich die bleibende Niere aus zwei getrennten Anlagen, die erst secundär in Beziehung zu einander treten: die Marksubstanz mit ihren Sammelröhren aus dem Harnleiter, die Rindensubstanz dagegen mit den gewundenen Canälchen und den HENLE'schen Schleifen aus einer besonderen Anlage, dem „Nierenblastem“. Nach dieser Ansicht würde demnach eine Uebereinstimmung stattfinden zwischen der Entwicklung der Niere und der Urniere, insofern bei letzterer der Urnierengang und die Urnierencanälchen ja auch getrennt entstehen, um erst später secundär durch Verwachsung zu einander in Beziehung zu treten. Forscher, die der zweiten Ansicht huldigen, haben daher auch die bleibende Niere als eine jüngere, reicher entwickelte Generation von Urnierencanälchen gedeutet.

Um die Streitfrage zu lösen, bei welcher Behauptung gegen Behauptung steht, sind jedenfalls noch weitere Untersuchungen von mehreren Vertretern der Classe der Säugethiere sehr erwünscht.

Die voluminöser gewordene Niere, welche bald die Urniere an Grösse überflügelt hat, ist anfangs aus einzelnen, durch tiefe Furchen getrennten Lappen zusammengesetzt (Fig. 210). Die Lappung bleibt bei den Reptilien, Vögeln und einzelnen Säugethiere (Cetaceen) dauernd erhalten. Bei den meisten Säugethiere jedoch verschwindet sie, ebenso wie beim Menschen (bei dem letzteren nach der Geburt). Die Oberfläche der Niere gewinnt eine vollständig glatte Beschaffenheit; nur noch die innere Structur (MALPIGHI'sche Pyramiden) weist auf die Zusammensetzung aus einzelnen, ursprünglich auch äusserlich gesonderten Abschnitten hin.

Der Uebersichtlichkeit halber wurde die Entwicklung der drei Abschnitte: der Vorniere, Urniere und bleibenden Niere, bisher im Zusammenhang besprochen. Dabei wurden andere Vorgänge einstweilen ausser Acht gelassen, welche sich gleichzeitig in der Umgebung der Urnierenanlage abspielen. Sie betreffen die Ausbildung des MÜLLER'schen Ganges, der Geschlechtsorgane und der Nebenniere.

#### d) Der MÜLLER'sche Gang.

Der MÜLLER'sche Gang ist ein Canal, der bei Embryonen der meisten Wirbelthiere (Selachier, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere) ursprünglich parallel und dicht neben dem Urnierengang vorgefunden wird, ein Canal, der sich in gleicher Weise bei beiden Geschlechtern anlegt, aber später in jedem eine verschiedene Verwendung findet. Er nimmt bei niederen Wirbelthieren seine Entstehung aus dem Urnierengang, was am leichtesten bei den Selachiern (SEMPER, BALFOUR, HOFFMANN, RABL) zu verfolgen ist. Hier weitet sich der Urnierengang aus, erhält auf dem Querschnitt (Fig. 211.)

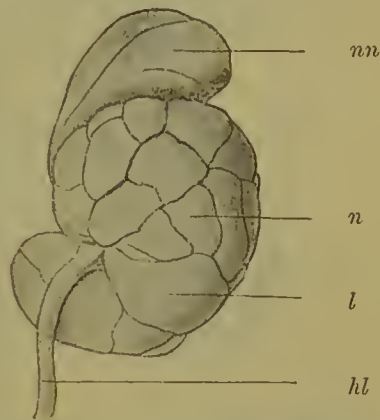


Fig. 210. Niere und Nebenniere eines menschlichen Embryo am Ende der Schwangerschaft.  
nn Nebenniere, n Niere, l Lappen der Niere, hl Harnleiter.



eine ovale Form und gewinnt an seiner dorsalen (*sd*) und ventralen Hälfte (*od*), welche letztere an das Peritonealepithel unmittelbar angrenzt, eine verschiedene Beschaffenheit. An der dorsalen Hälfte münden die Urnierencanälchen ein, während ventralwärts sich die Wand bedeutend verdickt. Hierauf erfolgt eine Trennung der beiden Theile, die in geringer Entfernung vom vorderen Ende beginnt (Querschnitt 3—1) und nach hinten bis zur Einmündungsstelle in den Enddarm fortschreitet. Das dorsal gelegene Spaltungsproduct ist der bleibende Urnierengang (*wd*); er zeigt ursprünglich ein weiteres Lumen und nimmt die Harncanälchen auf (Fig. 209 *st*). Ventral

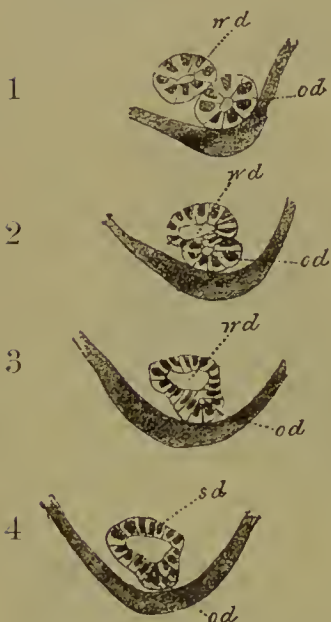


Fig. 211. Vier Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Urnierenganges eines weiblichen Embryo von *Scyllium canicula*. Nach BALFOUR.

Die Abbildung zeigt, wie sich vom Urnierengang *sd* und *wd* der MÜLLER'sche Gang *od* absplattet.

Wirbelthieren ist dann eine jede der zwei Functionen auf einen besonderen Canal übertragen worden, von denen der eine die Verbindung mit der Leibeshöhle verliert, dagegen mit den queren Urnierencanälchen in Zusammenhang bleibt, der andere die Flimmertrichter der Vorniere zugetheilt erhält und so zur Ausführung der Geschlechtsproducte (Eier) geeignet wird.

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren ist die Entwicklungsweise des MÜLLER'schen Ganges besonders im Vergleich zu den bei Selachiern und Amphibien beobachteten Verhältnissen noch Gegenstand wissenschaftlicher Controverse, über welche mein Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte nähere Auskunft gibt.

Wir beschränken uns hier auf folgende Angaben: Zur Zeit, wo die Vorniere schon weiter ausgebildet ist und einen in die Leibeshöhle vorspringenden, bandartigen Körper (die Urnierenfalte) darstellt, ist

zwischen ihm und dem Epithel der Leibeshöhle liegt der MÜLLER'sche Gang (Fig. 211 *od* und 209), der zuerst nur wenig durchgängig ist, später sich aber viel bedeutender ausweitet. Beim Spaltungsprocess wird ihm das vordere Anfangsstück des primären Canals (Fig. 209 *pd*) zugetheilt, welches auf S. 214 als Vorniere beschrieben wurde und durch einen Flimmertrichter (Fig. 209 *o*) in die Leibeshöhle ausmündet. Der Flimmertrichter wird zum Ostium abdominale tubae.

Die Spaltung des einfachen Urnierenganges in zwei dicht neben einander gelegene Canäle ist ein eigenthümlicher Vorgang, der nur verständlich wird unter der Voraussetzung, dass der Urnierengang eine doppelte Function besessen hat. Wahrscheinlich diente er ursprünglich sowohl zur Ausführung des von den Urnierencanälchen gelieferten Secretes, als auch nahm er durch seine Vornierentrichter aus der Leibeshöhle die bei der Reife in sie entleerten Geschlechtsproducte, Eier oder Samenfäden, auf und leitete sie nach aussen. Aehnliches beobachtet man häufig bei wirbellosen Thieren, z. B. in verschiedenen Abtheilungen der Würmer, bei denen auch die Segmentalcanäle welche die Leibeshöhle durchbohren, sowohl Excrete des Körpers als auch die Geschlechtsproducte nach aussen befördern. Bei den

in ihrem vorderen Bereiche und an ihrer lateralen Fläche das craniale Ende des MÜLLER'schen Ganges als Rinne angelegt, die von Cylinderzellen ausgekleidet wird (Fig. 212). Sie liegt ganz in der Nähe des Urnierenganges und wird später zum Ostium abdominale tubae. Etwas mehr distalwärts geht die Rinne in einen Epithelstrang über (Fig. 212 *z*), welcher sich bald vom Peritonealepithel ganz ablöst, sich mit seinem blinden Ende der ventralen Wand des Urnierenganges dicht anschmiegt und von seinem Epithel kaum mehr zu unterscheiden ist. Schnitte durch entsprechend alte Embryonen von Vögeln, Säugthieren und vom Menschen liefern gleiche Befunde (Fig. 213). Die Anlage wächst dann mit ihrem hinteren Ende immer dem Urnierengang dicht angeschniegt und ihm folgend weiter nach hinten, bis sie die Cloake erreicht und in sie einmündet. Gleichzeitig trennt sie sich etwas vor ihrem jeweiligen hinteren Ende schärfer vom Urnierengang ab und liefert so einen soliden Zellenstrang, der zwischen Peritonealepithel und Urnierengang gelegen ist und allmählich durch Auseinanderweichen seiner Zellen eine Höhlung erhält.

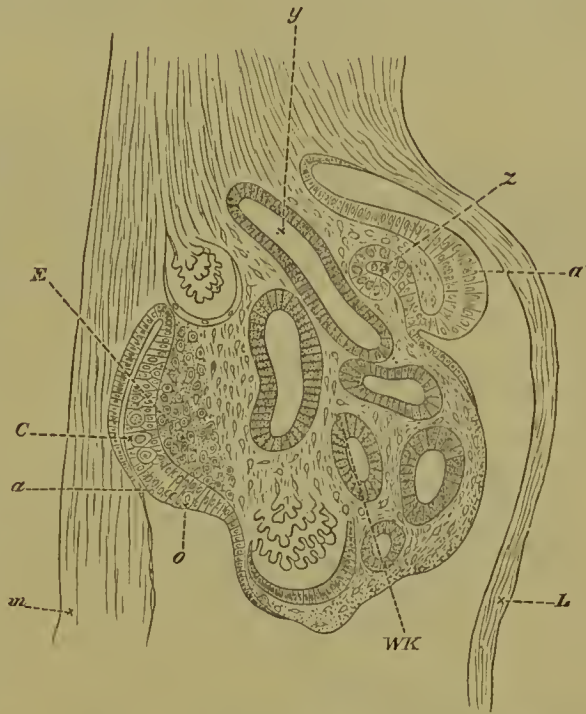


Fig. 212. Querschnitt durch die Urniere, die Anlage des Müller'schen Ganges und die Keimdrüse beim Hühnchen vom 4. Tage. Nach WALDEYER. Vergr. 160 fach.

*m* Mesenterium, *L* Rumpfplatte, *α'* die Gegend des Keimepithels, von welcher sich das vordere Ende des MÜLLER'schen Ganges (*z*) eingestülpt hat, *α* verdickte Partie des Keimepithels, in welcher die primären Keimzellen *C* und *o* liegen. *E* modificirtes Mesenchym, woraus das Stroma der Keimdrüse gebildet wird, *W.K.* Urniere, *y* Urnierengang.



Fig. 213. Querschnitt durch den Wolff'schen und Müller'schen Gang zweier menschlichen Embryonen. Nach NAGEL.

*A* eines weiblichen Embryo von 21 mm Länge, *B* eines männlichen Embryo von 22 mm Länge.

*W.g.* WOLFF'scher Gang, *M.g.* Ende des in Entwicklung begriffenen MÜLLER'schen Ganges.



Es ist eine Streitfrage, ob das hintere Ende des MÜLLER'schen Ganges selbständig nach hinten auswächst, oder ob die innige Verbindung mit dem Urnierengang in der Weise zu deuten ist, dass hier von letzterem eine Art Abspaltung stattfindet. Im zweiten Falle würde die Entwicklung des MÜLLER'schen Ganges bei den höheren Wirbelthieren sich von dem bei Selachiern und Amphibien beobachteten Vorgang ableiten lassen.

#### e) Das Keimepithel.

Zur Zeit, wo sich der MÜLLER'sche Gang anlegt, sind bei den Wirbelthieren auch die ersten Spuren der Geschlechtsdrüsen nachzuweisen. Ihr Mutterboden ist gleichfalls das Epithel der Leibeshöhle. Dieses gewinnt z. B. beim Hühnchen, welches der Beschreibung zur Grundlage dienen soll, in den verschiedenen Bezirken der Leibeshöhle ein verschiedenes Aussehen (Fig. 212): an den meisten Stellen platten sich die Epithelien ausserordentlich ab und nehmen die Beschaffenheit des späteren „Endothels“ an. Auch auf den Urnieren, die als dicke, blutreiche Falten in die Leibeshöhle vorspringen, ist im grössten Bereich das Epithel stark abgeplattet, erhält sich dagegen in seiner ursprünglichen Beschaffenheit 1) an ihrer lateralen Fläche längs eines Streifens (*a'*), an welchem sich, wie wir oben gesehen haben, der MÜLLER'sche Gang entwickelt, und 2) längs eines Streifens (*a*), der an der medialen Seite der Urniere von vorn nach hinten hinzieht und als Keimepithel bezeichnet wird. Von ihm leiten sich die Keimzellen her: im weiblichen Geschlecht die Ureier, im männlichen die Ursamenzellen.

#### f) Der Eierstock.

Die Entwicklung des Eierstocks ist bis auf einige strittige Punkte ziemlich genau bekannt, sowohl bei niederen als auch bei höheren Wirbelthieren, daher ich mich einfach auf die Darstellung der Befunde beschränken kann, welche man von dem Hühnchen und den Säugthieren erhalten hat.

Am 5. Bebrütungstag etwa nimmt das Keimepithel beim Hühnchen an Dicke bedeutend zu und wird 2—3 Zellenlagen stark. In ihm treten einige Elemente hervor, die sich durch Protoplasmareichthum und durch grosse und rundliche Kerne auszeichnen (Fig. 212 *C* u. *o*), die sogenannten Ureier (WALDEYER). Unter dem Keimepithel findet sich zu jener Zeit schon embryonales Bindegewebe vor, mit sternförmigen Zellen (*E*), welche in lebhafter Wucherung begriffen sind. Auf diese Weise entsteht an der medialen Seite der Urniere die Geschlechtsleiste, welche von den Harncanälchen durch eine dazwischen befindliche geringe Quantität von embryonaler Binde substanz getrennt ist.

Aehnliche Veränderungen wie beim Hühnchen treten bei Säugern auf, mit dem Unterschied, dass das Keimepithel eine viel bedeutendere Dicke zu erreichen scheint. Auf älteren Entwicklungsstadien verlieren die Grenzen zwischen dem Keimepithel, welches in starker Wucherung begriffen ist und daher zahlreiche Kerntheilungsfiguren aufweist, und zwischen dem unter ihm liegenden Gewebe mehr und mehr an Deutlichkeit. Es rührt dies einfach daher, dass jetzt ein Durchwach-

sungsprocess des Epithels und des embryonalen Bindegewebes stattfindet (Fig. 214). Mit Absicht sage ich: ein Durchwachsungsprocess, indem ich unentschieden lasse, ob mehr das Keimepithel in Folge seiner Entwicklung in das embryonale Bindegewebe in Form von Strängen und einzelnen Zellgruppen hineinwuchert, oder ob das Bindegewebe mit Fortsätzen in das Epithel dringt. Wahrscheinlich sind beide Gewebe an dem Vorgang activ betheiligt.

In Folge des Durchwachsungsprocesses, welcher lange Zeit während der Entwicklung fort dauert, gehen aus dem Keimepithel dünnere und stärkere Zellenstränge und Ballen (Fig. 214 und 215) hervor, welche nach ihrem Entdecker den Namen der PFLÜGER'schen Schläuche erhalten haben. Zuweilen treten sie hie und da durch seitliche Aeste in Verbindung mit einander. Zusammen mit dem sie trennenden Bindegewebe bilden sie die Grundlage für die Rinde des Eierstocks.



Fig. 214.

Fig. 214. Querschnitt durch den Eierstock eines 5 Tage alten Kaninchens. Stark vergrößert. Nach BALFOUR.

*k.e* Keimepithel, *u.ei* Ureier, *ei.b* Eiballen, *bi* Bindegewebe.

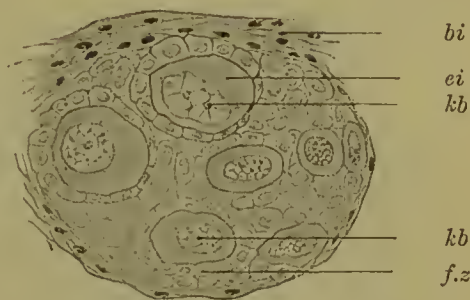


Fig. 215.

Fig. 215. Schnitt durch einen Eiballen eines 7 Tage alten Kaninchens. Nach BALFOUR.

*ei* Eizelle, deren Keimbläschen (*kb*) ein Fadennetz zeigt, *bi* bindegewebiges Stroma. *f.z* Follikelzellen.

Nach der Leibeshöhle zu werden sie später durch eine dickere, zusammenhängende Bindegewebsschicht, welche zur Albuginea des Eierstocks wird, überzogen und dadurch schärfer vom Keimepithel (Fig. 216 *ke*) getrennt, das sich auch später noch als eine Lage cubischer Zellen auf der Albuginea erhält. In den PFLÜGER'schen Schläuchen sind zweierlei Arten von Zellen anzutreffen: Follikelzellen und Ureier (Fig. 215 *fz* u. *ei*). Während nun die Follikelzellen durch fort dauernde Theilungsprocesses zahlreicher und kleiner werden, nehmen die Ureier an Grösse immer mehr zu und erhalten sehr ansehnliche, bläschenförmige Kerne mit einem deutlich entwickelten Fadennetz (*kb*). Sie liegen selten vereinzelt in den Strängen und Ballen der Follikelzellen, sondern gewöhnlich in Gruppen, in förmlichen „Einestern“ zusammen.

Während der Vergrößerung der Eizellen leitet sich ein zweites Stadium des Durchwachsungsprocesses von Epithel und Bindegewebe ein: das Stadium der Follikelbildung (Fig. 216). An der Grenze zwischen der Mark- und Rindenzone des Eierstocks wuchert das blutgefäßführende Bindegewebe der Umgebung in die PFLÜGER'schen Schläuche (*e.sch*) und Nester (*ei.b*) hinein und theilt sie in lauter



kuglige Körper, in die einzelnen Follikel (*f*) ab. Ein solcher enthält ein einziges Ei, das ringsum von einer Schicht von Follikelzellen eingehüllt ist. Von der Marksubstanz aus schreitet die Auflösung in Follikel immer mehr nach dem Keimepithel vor, doch erhalten sich unter ihm längere Zeit PFLÜGER'sche Schläuche, die mit ihm durch dünne Epithelstränge (*e.sch*) in Zusammenhang bleiben und in Entwicklung begriffene Eier einschliessen.

Die Neubildung von PFLÜGER'schen Schläuchen und von jungen Eiern ist ein Process, der bei niederen Wirbelthieren während des ganzen Lebens weiter vor sich geht, bei höheren dagegen nur auf die Periode der embryonalen Entwicklung oder die ersten Lebensjahre beschränkt zu sein scheint. Im ersteren Falle, bei einer uneingeschränkten

Neubildung, kann man auch am ausgewachsenen Thiere Eikeime bald an den verschiedensten Stellen des Eierstocks antreffen, bald findet man sie nur auf bestimmte Gegenden der Drüse beschränkt. Im zweiten Falle erlischt die Ureierbildung im Keimepithel wohl um so frühzeitiger, je geringer das gesammte, während des Lebens nach aussen entleerte Eiquantum ist. So gibt WALDEYER vom Menschen an, dass im 2. Lebensjahre eine Entstehung neuer Eier nicht mehr nachzuweisen sei. Trotzdem ist auch beim Menschen die Anzahl der in einem einzigen Eierstock enthaltenen Eianlagen schon eine ausserordentlich grosse. Man

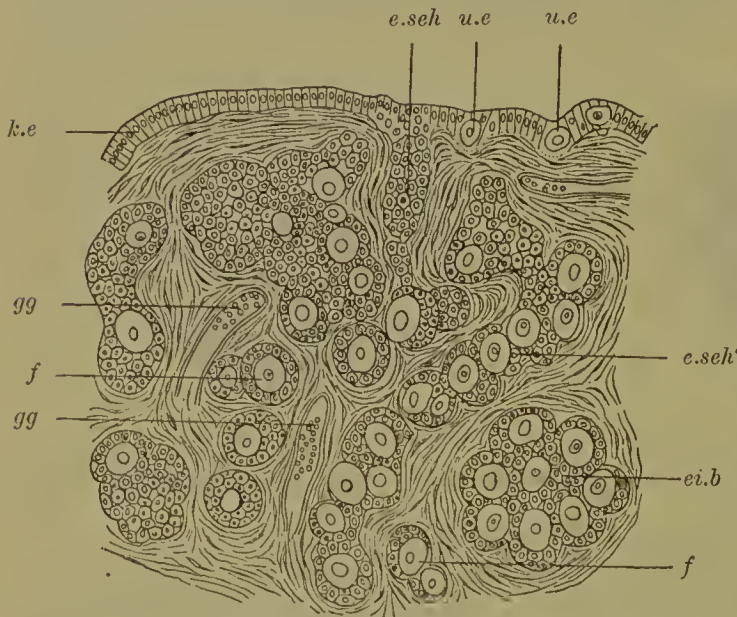


Fig. 216. Theil eines sagittalen Durchschnitts vom Eierstock eines neugeborenen Kindes. Stark vergrössert. Nach WALDEYER.

*k.e* Keimepithel, *e.sch* PFLÜGER'sche Schläuche, *u.e* im Keimepithel gelegene Ureier, *e.sch'* langer, in Follikelbildung begriffener PFLÜGER'scher Schlauch, *ei.b* Eiballen, ebenfalls in der Zerlegung in Follikel begriffen, *f* jüngste, bereits isolirte Follikel, *gg* Gefässe.

In den Schläuchen und Eiballen sind die Primordial-eier und die kleineren Epithelzellen, das spätere Follikel-epithel, zu unterscheiden.

hat sie bei einem geschlechtsreifen Mädchen auf 36 000 geschätzt. Bei anderen Säugethieren (Hund, Kaninchen, Fledermaus) scheint die Neubildung länger anzudauern.

Im Anschluss an die erste Entstehung der Follikel will ich hier gleich noch einige Angaben über ihre weitere Umbildung folgen lassen. Dieselbe ist bei den verschiedenen Wirbelthieren, mit Ausnahme der Säugethiere, eine sehr ähnliche. Bei den meisten Wirbelthieren besteht der Follikel (Fig. 216 *f*) zuerst aus einer kleinen, central gelegenen Eizelle und einer einfachen Lage einhüllender, kleiner Follikelzellen. Beide grenzen sich bald schärfer durch eine Dotterhaut oder Membrana vitellina gegen einander ab. An älteren Follikeln haben

beide Theile an Grösse zugenommen. Die Follikelzellen wachsen gewöhnlich zu längeren Cylindern aus und scheinen bei der Ernährung des Eies eine nicht unwesentliche Rolle zu spielen. Bei vielen Thieren, z. B. bei Haien und Dipnensten, hat man in ihnen Dotterkörnchen, wie in der Eizelle selbst, vorgefunden und hieraus, wie aus anderen Erscheinungen, geschlossen, dass die Follikelzellen aus der gefässhaltigen Follikelkapsel Nahrungssubstanz aufnehmen und sie weiter zum Ei transportiren. Eine derartige Ernährung wird dadurch erleichtert, dass die Dotterhaut (Fig. 5 *zp*) von Canälchen durchbohrt ist, durch welche die Follikelzellen (*fz*) Protoplasmafäden nach dem Ei hindurchsenden. Wenn das Ei seine vollständige Grösse erreicht hat, verliert das Follikelepithel seine Bedeutung als Ernährungsorgan und plattet sich mehr und mehr ab.

Bei niederen Wirbelthieren werden die reifen Eizellen gewöhnlich in grosser Masse auf ein Mal, häufig im Verlauf weniger Tage, ja selbst Stunden, entleert. Es geschieht in der Weise, dass die Bindegewebshülle platzt und ein Austreten der Eier in die Leibeshöhle veranlasst, wie bei Fischen und den meisten Amphibien. Nach der Entleerung ist der Eierstock, welcher vorher ausserordentlich gross war und am meisten Platz in der Leibeshöhle einnahm, auf einen ganz kleinen Strang zusammengeschrumpft und schliesst jetzt nur noch junge Eikeime ein, die zum Theil bis zum nächsten Jahre heranzureifen bestimmt sind.

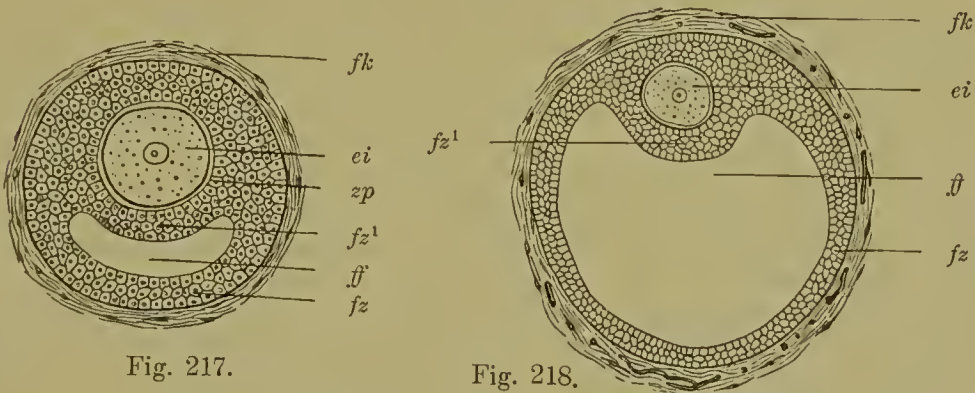


Fig. 217.

Fig. 218.

Fig. 217 u. 218. **Zwei Entwicklungsstadien von Graaf'schen Bläschen.** Fig. 217 mit beginnender Entwicklung von Follikelflüssigkeit, Fig. 218 mit grösserer Ansammlung derselben.

*ei* Ei, *fz* Follikelzellen, *fz*<sup>1</sup> Follikelzellen, welche das Ei einhüllen und den Discus proligerus bilden, *ff* Follikelflüssigkeit (Liquor folliculi), *fk* Follikelkapsel (Theca folliculi), *zp* Zona pellucida.

In etwas anderer Weise verläuft bei den Säugethieren die Bildung der Follikel. Diese enthalten ursprünglich, wie bei den übrigen Wirbelthieren, auch nur ein kleines Ei und eine einfache Lage von Follikelzellen, die zuerst platt sind, darauf cubische, dann cylindrische Form annehmen (Fig. 216 *f*). Eine Zeit lang umhüllen die Follikelzellen das Ei in einfacher Lage, dann aber wuchern sie, theilen sich und wandeln sich in eine dicke, vielschichtige Hülle um. Noch grösser aber wird der Unterschied von dem oben beschriebenen Entwicklungsgang dadurch, dass von den gewucherten Follikelzellen eine Flüssigkeit, der Liquor folliculi, abgeschieden wird, welcher sich neben dem Ei in einer kleinen Höhlung ansammelt (Fig. 217 *ff*).



In Folge beträchtlicher Zunahme der Flüssigkeit wird der ursprünglich solide Follikel schliesslich in ein mehr oder minder grosses Bläschen (Fig. 218) umgewandelt, welches von dem Holländer REGNIER DE GRAAF vor zwei Jahrhunderten entdeckt und für das Ei des Menschen erklärt worden ist. Die Bildung hat auch nach ihm den Namen des GRAAF'schen Bläschens erhalten. Ein solches besteht nunmehr (Fig. 218): 1) aus einer äusseren bindegewebigen, Blutgefässe führenden Hülle (*fk*), der Theca folliculi, 2) aus einem ihrer Innenfläche auflagernden, mehrschichtigen Epithel von kleinen Follikelzellen (*fz*), der Membrana granulosa, 3) aus dem Liquor folliculi (*ff*) und 4) aus dem Ei (*ei*), das ursprünglich im Centrum des Follikels lag, jetzt aber an die Peripherie gedrängt worden ist. Hier bedingt es, in eine grosse Menge von Follikelzellen (*fz*<sup>1</sup>) eingehüllt, an der Wand einen nach innen gerichteten Vorsprung, den Eihügel oder Discus proligerus.

Wenn das Ei seine vollständige Reife erlangt hat, geschieht seine Entleerung durch ein Platzen des GRAAF'schen Follikels, welcher dann beim Menschen etwa einen Durchmesser von 5 mm erreicht hat und eine hügelartige Hervorwölbung an der Oberfläche des Eierstocks hervorruft. Durch den Riss strömt die Follikelflüssigkeit aus und reisst dabei das Ei aus dem Keimhügel (Discus proligerus) mit heraus. Das Ei geräth zunächst in die Bauchhöhle, umgeben von einer geringen Menge von Follikelzellen, welche noch der Zona pellucida anhaften (Fig. 5); dann wird es von dem Eileiter aufgenommen.

In den Hohlraum des Bläschens, der durch den Ausfluss der Flüssigkeit entstanden ist, findet ein Bluterguss aus den in der Umgebung geborstenen Gefässen statt. Das Blut gerinnt und wandelt sich unter Wucherung der angrenzenden Gewebe in den gelben Körper (das Corpus luteum) um, welcher eine charakteristische Bildung für den Eierstock der Säugethiere ist. An der Wucherung betheiligen sich sowohl die zurückgebliebenen Follikelzellen (Membrana granulosa) als auch die bindegewebige Follikelkapsel. Die Follikelzellen vermehren sich noch, dringen in das Innere des Blutgerinnsels hinein und beginnen nach einiger Zeit zu zerfallen und sich in eine körnige Masse aufzulösen. Von der Kapsel wuchern blutgefässführende Sprosse in den gelben Körper hinein, wobei gleichzeitig ein massenhaftes Auswandern von weissen Blutkörperchen erfolgt, welche später ebenfalls verfetten und körnig zerfallen (Fig. 136, 137).

Für die weitere Entwicklung des gelben Körpers ist es nun von grossem Einfluss, ob das entleerte Ei befruchtet wird oder unbefruchtet bleibt. Denn je nachdem das eine oder das andere eintritt, wird der gelbe Körper als wahrer oder als falscher unterschieden. Im ersteren Falle erhält er eine viel bedeutendere Grösse, deren Maximum im 4. Monat der Schwangerschaft erreicht wird. Er stellt dann eine fleischige, röthliche Masse dar. Vom 4. Monat an beginnt der Rückbildungsprocess. Es werden die Zerfallsproducte, die aus der körnigen Metamorphose der Follikelzellen und Leukocyten, sowie aus dem Blutgerinnsel hervorgegangen sind, von den Blutgefässen aufgesaugt. Aus dem zersetzten Blutfarbstoff sind Hämatoidinkristalle entstanden, welche dem Körper jetzt eine orangerothe Färbung verleihen. Das ursprünglich zellenreiche Bindegewebe beginnt wie bei der Narbenbildung zu schrumpfen; als Folge dieser verschiedenen Rückbildungsprocesse beginnt der gelbe Körper, der über die Oberfläche des Eierstocks hervorragte, erheblich kleiner zu werden und sich schliesslich in eine

derbe, bindegewebige Schwiele umzuwandeln, welche eine Einziehung an der Oberfläche des Organs bedingt. Wenn keine Befruchtung erfolgt ist, so treten zwar dieselben Metamorphosen und Wucherungsprocesse ein, nur bleibt der falsche gelbe Körper ansserordentlich viel kleiner. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, dass der Blutandrang zu den Geschlechtsorganen, wenn die Befruchtung ausbleibt, ein viel geringerer ist als bei Eintritt der Schwangerschaft.

Abgesehen von den PFLÜGER'schen Schläuchen, welche aus dem Keimepithel ihre Entwicklung nehmen und die Ureier liefern, gehen bei den meisten Wirbelthierclassen noch Epithelstränge anderer Art und anderen Ursprungs in die Zusammensetzung des Eierstocks ein. Wie bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren von verschiedenen Seiten beobachtet worden ist, wachsen aus dem ganz in der Nähe gelegenen WOLFF'schen Körper, und zwar aus dem Epithel seiner MALPIGHI'schen Körperchen, Epithelsprossen, die „Geschlechtsstränge der Urniere“, hervor und dringen nach dem sich entwickelnden Eierstock hin, schon zu einer Zeit, in welcher der Durchwachungsprocess zwischen Keimepithel und Binde-substanz eben beginnt. An der Basis der als Leiste in die Leibeshöhle vorspringenden Anlage des Eierstocks treten sie darauf bei den Säugethieren, bei denen ihr weiteres Schicksal bisher am genauesten verfolgt ist, mit einander zu einem Netzwerk in Verbindung, schlängeln sich und wachsen den PFLÜGER'schen Schläuchen entgegen. Während nun aus den letzteren bei den Säugethieren die Rinde des Eierstocks sich entwickelt, nehmen erstere an der Zusammensetzung der späteren Marksubstanz Theil und werden insofern auch als Markstränge bezeichnet. Sie bleiben in der Nähe der Follikel solid, während sie nach der Urniere zu eine Höhlung bekommen, welche von cylindrischen Zellen umgeben wird.

Ueber die Bedeutung der Geschlechtsstränge der Urniere oder der Markstränge für die Eibildung stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach KÖLLIKER und ROUGET sollen die Markstränge frühzeitig mit den PFLÜGER'schen Schläuchen verschmelzen und ihnen die Zellen liefern, welche zum Follikelepithel werden. Es würden demnach die in einem Follikel enthaltenen Zellen zweifacher Abkunft sein, es würden die Follikelzellen von der Urniere, die Eier vom Keimepithel abstammen. Die meisten Embryologen bestreiten dies. Nach ihren Beobachtungen treten nur ausnahmsweise die Markstränge dicht an einen Follikel heran, bei manchen Säugethieren gar nicht; es müssen daher vom Keimepithel nicht nur die Ureier, sondern auch die zugehörigen Follikelzellen geliefert werden. Ich entscheide mich auch für die letztere Ansicht, für welche mir die Thatsachen am meisten zu sprechen scheinen. Welche Bedeutung aber dann die Markstränge haben, wird besser zu verstehen sein, wenn wir mit der Entwicklung des Hodens bekannt geworden sind, zu welcher wir nun übergehen wollen.

#### g) Der Hoden.

Ich will gleich hervorheben, dass unsere Kenntnisse von der Entwicklung des Hodens weniger vollständige sind als diejenigen von der Entwicklung des Eierstocks. Immerhin kann man als ein feststehendes Resultat den Satz betrachten, dass die männlichen Geschlechtsproducte, ebenso wie die weiblichen, von dem Keimepithel der Leibeshöhle ihren



Ursprung nehmen. Auch im männlichen Geschlecht ist in der Gegend der Urniere ein besonderer, verdickter Streifen höherer Epithelzellen nachzuweisen, in welchen grössere Zellen mit bläschenförmigen Kernen, die Ursamenzellen, eingebettet sind. Auch hier wachsen diese, mit anderen Epithelzellen vermischt, in das unterliegende Bindegewebe hinein und bilden unregelmässige Zellstränge (Fig. 219). Im weiteren Verlauf der Entwicklung machen sich bei den einzelnen Classen der Wirbelthiere zwei verschiedene Bildungsweisen geltend. Bei Selachiern, geschwänzten Amphibien etc. zerfallen die Zellstränge oder die Vorkeimzellen SEMPER's (Fig. 219) gleich den Eisträngen in kleine, kuglige, follikelartige Körper (Fig. 220), indem Bindegewebe aus der Umgebung in das Epithel hineinwächst und es zerlegt. Während nun aber beim Eierstock in jedem Follikel eine Zelle an Grösse gewinnt



Fig. 219.

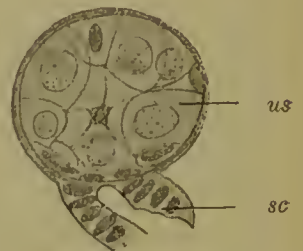


Fig. 220.

Fig. 219. Vorkeimketten der Vorkeimfalte eines 17 cm langen *Acanthias*-Embryo. 300fach vergrössert. Nach SEMPER.

Man sieht schmalkernige Zellen und Ursamenzellen, welche Ureiern ähnlich sind.

Fig. 220. Samenampulle aus der Vorkeimfalte eines 25 cm langen *Acanthias*-Embryo. 330fach vergrössert. Nach SEMPER.

us Ursamenzelle, sc Sammelcanälchen, welches sich der Samenampulle blind geschlossen angelegt hat.

und sich zum Ei umwandelt, unterbleibt dies beim männlichen Geschlecht; hier höhlen sich die follikelartigen Bildungen im Innern aus und gestalten sich so zu Samenampullen um, deren Epithelzellen zum kleineren Theil zu Follikelzellen, zum grösseren Theil zu Spermato gonien (Ursamenzellen) werden die dann auf einander folgende Generationen von Spermato cyten (Samenmutterzellen) und Spermatischen (Samenbildungszellen) erzeugen. — Der zweite Bildungsmodus ist der häufigere; er findet sich ausschliesslich bei den Säugethieren und beim Menschen. Aus den unregelmässigen Zellsträngen mit eingebetteten grossen Ursamenzellen bilden sich die Tubuli seminiferi hervor.

Während der Hoden, gleich dem Eierstock, seine spezifischen Gewebsbestandtheile direct vom Keim-epithel bezieht, erhält er seine ausführenden Wege von der Urniere geliefert. Wie im weiblichen, so wachsen auch im männlichen Geschlecht Epithelsprossen, die Geschlechtsstränge (Genitalcanäle HOFFMANN's), von der Urniere dem Hoden entgegen. An der Basis der Hodenleiste angekommen, vereinigen sie sich unter einander zu einem Längscanal, von welchem feine Röhrrchen noch weiter in die Hodensubstanz hineingesandt werden, um sich mit den aus dem Keim-

epithel entstehenden Bildungen zu vereinigen. Wie die Fig. 220 lehrt, legen sich die Ausführtröhrchen (*sc*) bei den Selachiern zuerst blind geschlossen an die Samenampullen an und treten mit ihnen in offene Verbindung erst dann, wenn die Reifung der Samenfäden beginnt.

Wenn nach diesen Angaben der doppelte Ursprung der Hodensubstanz einerseits vom Keimepithel, andererseits von der Urniere her wohl nicht mehr in Zweifel gezogen werden kann, so bedürfen im Einzelnen manche Verhältnisse, welche bei den höheren Wirbelthieren noch in abweichender Weise dargestellt werden, erneuter Untersuchung. Vor allen Dingen ist der Punkt noch weiter aufzuklären: In welchem Verhältniss nehmen die vom Keimepithel und die von der Urniere gelieferten Epithelzellen am Aufbau der Hodensubstanz Theil? Werden die samenbereitenden Canälchen ausschliesslich vom Keimepithel gebildet oder nur die Samenmutterzellen, während sich ihnen noch indifferente Zellen von den „Geschlechtssträngen der Urniere“ bei der Durchwachsung hinzugesellen? —

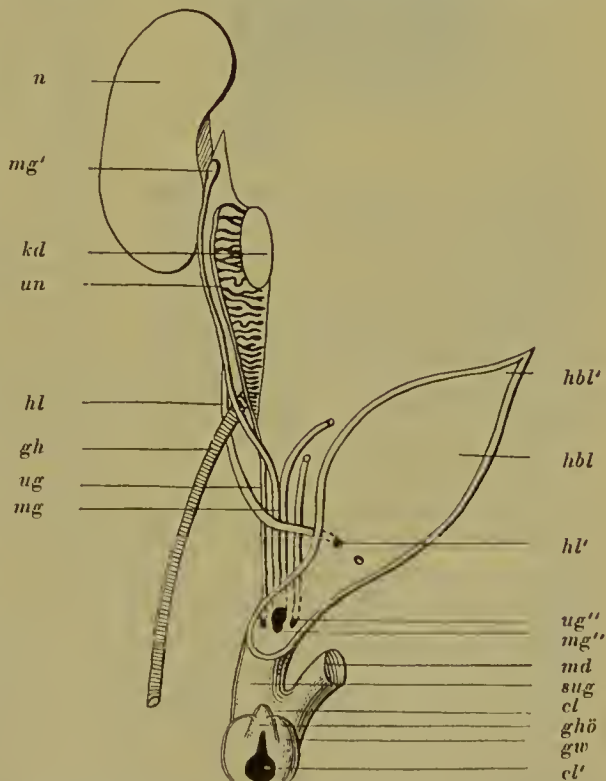
Ich halte es für das Wahrscheinlichste, dass die samenbereitenden Canälchen, die *Tubuli seminiferi*, vom Keimepithel, dagegen die *Tubuli recti* und das *Rete testis* von der Urniere abstammen.

#### h) Umwandlung der verschiedenen Anlagen des Urogenitalsystems in den fertigen Zustand.

Auf den vorhergehenden Blättern sind wir mit der ersten Entwicklung der verschiedenen Theile, welche die Grundlage für das Urogenitalsystem bilden, bekannt geworden. Diese sind (Fig. 221) drei Paar Canäle: die Urnierengänge (*ug*), die MÜLLER'schen Gänge (*mg*), die Ureteren oder Harnleiter (*hl*); ferner eine grössere Anzahl von drüsigen Bildungen: Vorniere, Urniere (*un*), bleibende Niere (*n*) und die Geschlechtsdrüsen

Fig. 221. Schema der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems eines Säugethiers auf frühem Stadium.

*n* Niere, *kd* Keimdrüse, *un* Urniere, *ug* Urnierengang, *mg* MÜLLER'scher Gang, *mg'* vorderstes Ende desselben, *gh* Gubernaculum Hunteri (Urnierenleistenband), *hl* Harnleiter, *hl'* Einmündung desselben in die Blase, *ug''*, *mg''* Einmündungen der Urnierengänge und der MÜLLER'schen Gänge in den Sinus urogenitalis *sug*; *md* Mastdarm, *cl* Cloake, *ghö* Geschlechtshöcker, *gw* Geschlechtswülste, *cl'* Ausmündung der Cloake, *hbl* Harnblase, *hbl'* Verlängerung der Harnblase in den Urachus (später *Lig. vesico-umbilicale medium*).





(*kd*), Eierstock und Hoden. Es wird nun die weitere Aufgabe sein, zu zeigen, wie sich von diesen embryonalen Anlagen die fertigen Zustände herleiten. Hierbei können wir uns auf den Menschen beschränken, da es sich jetzt um leichter zu untersuchende und im Allgemeinen wohl bekannte Verhältnisse handelt.

Bei einem 8 Wochen alten menschlichen Embryo (Fig. 222) sind die Anlagen, wenn wir von den nur mikroskopisch wahrnehmbaren Verschiedenheiten absehen, im männlichen und weiblichen Geschlecht noch sehr ähnlich. Alle Drüsen liegen zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule: am weitesten nach vorn die Niere (*n*), die ein kleines, bohnenförmiges Körperchen ist, welchem die um diese Zeit unverhältnissmässig grosse, nur in der linken Hälfte der Figur zu sehende Nebenniere (*nn*) auflagert. Etwas seitwärts von ihr sieht man die Urniere (*un*) als einen länglichen, schmalen Gewebstreifen. Sie ist an der Rumpfwand durch eine Bindegewebslamelle, eine Falte des Bauchfells, das sogenannte Gekröse der Urniere, befestigt. Das Gekröse ist in der Mitte der Drüse ziemlich breit, verlängert sich dagegen nach dem Zwerchfell zu in ein dünnes Bändchen, welches KÖLLIKER als Zwerchfellsband der Urniere beschrieben hat.

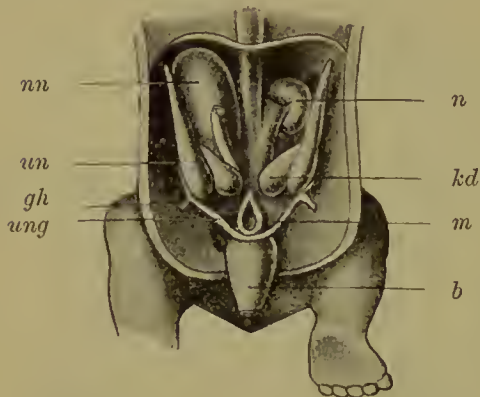


Fig. 222. Harn- und Geschlechtsorgane eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo. Nach KÖLLIKER. Etwa 3mal vergrössert.

*nn* rechte Nebenniere, *un* Urniere, *n* Niere, *ung* Urnierengang, *gh* HUNTER'sches Leitband oder Leistenband der Urniere (Gubernaculum Hunteri oder Ligam. uteri rotundum), *m* Mastdarm, *b* Blase, *kd* Geschlechtsdrüse.

durch das sie mit der Wurzel der Urniere zusammenhängen, ein Mesorchium oder ein Mesovarium. Solange die Geschlechtsorgane noch ihre Lage zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule einnehmen, verlaufen die sie ernährenden Gefässe genau quer: von der Aorta die Arteria spermatica zum Eierstock oder Hoden und die Vena spermatica von der Drüse quer herüber zur Vena cava inferior.

Die verschiedenen Ausführungsgänge liegen zu dieser Zeit an dem Rande der Urnierenfalte dicht zusammen (Fig. 221), und zwar am meisten nach vorn der MÜLLER'sche Gang (*mg*). Weiter nach abwärts nach dem Becken zu nähern sie sich von beiden Seiten der Medianebene (Fig. 221), wobei der MÜLLER'sche Gang (*mg*) eine

Ferner bemerkt man noch bei sorgsamer Untersuchung am unteren Ende der Urniere eine zweite Bauchfelfalte, welche von ihr zur Leisten- gegend verläuft (Fig. 221 u. 222 *gh*). Sie schliesst einen derberen Bindegewebsstreifen, eine Art von Band ein, das in der Entwicklung der weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane eine Rolle zu spielen bestimmt ist: das Leistenband der Urniere. Es wird später beim Mann zum HUNTER'schen Leitband (Gubernaculum Hunteri), beim Weib zum runden Mutterband (Ligamentum teres uteri).

Medianwärts von den Urnieren finden sich je nach dem Geschlecht des Embryo die Hoden oder die Eierstöcke (*kd*), zu dieser Zeit noch kleine, ovale Körperchen. Auch sie besitzen ein eigenes Gekröse,

Strecke weit medial vom Urnierengang (*ug*) und dann nach hinten von ihm zu liegen kommt, so dass er um ihn im Ganzen eine Art von Spiraltour beschreibt. Im kleinen Becken angelangt, legen sich die vier Gänge hinter der Blase (*hbl*) zu einem Bündel, dem Genitalstrang, zusammen, indem sie von den um diese Zeit schon ansehnlich gewordenen Nabelarterien, die von der Aorta zu beiden Seiten der Blase nach oben zum Nabel ziehen, umfasst und gleichsam zu einem Packet zusammengeschnürt werden. Auf einem Durchschnitt durch den Genitalstrang (Fig. 231) finden wir etwas mehr nach vorn und zugleich am weitesten aus einander gelegen die Urnierengänge (*ug*) und etwas hinter ihnen und in der Medianebene ganz dicht zusammengedrückt die MÜLLER'schen Gänge (*mg*).

Bei älteren Embryonen entstehen in der Ausbildung des Urogenitalsystems schon äusserlich wahrnehmbare Verschiedenheiten zwischen beiden Geschlechtern, die von Monat zu Monat deutlicher werden. Sie gehen aus tiefgreifenden Metamorphosen hervor, welche der ganze Apparat in seinen einzelnen Theilen fort und fort erfährt. Hierbei bilden sich einige ursprünglich sehr ähnliche Anlagen fast vollständig zurück, andere finden nur im weiblichen, wieder andere nur im männlichen Geschlecht eine Verwendung und gehen im entgegengesetzten Falle zu Grunde. Ausserdem werden die Befunde, welche uns zum Ausgang der Darstellung gedient haben, dadurch erheblich verändert, dass die Geschlechtsorgane ihre ursprüngliche Lage zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule aufgeben, indem sie weiter nach abwärts in die Beckenhöhle rücken.

#### A. Die Umwandlung im männlichen Geschlecht.

Während der Hoden (Fig. 223 u. 224) durch Aufknäuelung der Samencanälchen zu einem ansehnlichen Organ (*h*) wird, bleibt die Urniere (*nh + pa*) in ihrem Wachsthum mehr und mehr zurück und bildet sich dabei in ihrem vorderen und in ihrem hinteren Abschnitt in verschiedener Weise um. Der vordere oder Geschlechtstheil der Urniere (*nh*), der sich in der schon früher beschriebenen Weise durch einzelne Canälchen mit den Samenröhrchen in Verbindung gesetzt und dadurch das Rete testis und die Tubuli recti geliefert hat, wandelt sich zu dem Kopf des Nebenhodens (der Epididymis) um. Er zeigt in der 10.—12. Woche 10—20 kurze, quer verlaufende Canälchen, welche jetzt als Vasa efferentia testis zu bezeichnen sind. Die einzelnen Canälchen vereinigen sich in dem gleichfalls noch gerade verlaufenden Urnierengang (Fig. 224), der jetzt zum Samenleiter (*sl*) (Vas deferens) wird. Im 4.—5. Monat beginnen sie in die Länge zu wachsen und sich dabei aufzuknäueln; die Vasa efferentia erzeugen auf diese Weise die Coni vasculosi, das Anfangsstück des Samenleiters aber liefert den Schwanz des Nebenhodens.

Der hintere Abschnitt der Urniere (*pa*) bildet sich bis auf ganz unbedeutende Reste zurück. Bei älteren Embryonen findet man noch zwischen Samenleiter und Hoden eine Zeit lang kleine, gewundene, meist beiderseits blind endende Canälchen, zwischen welchen auch verödete MALPIGHI'sche Körperchen vorkommen. Das Ganze bildet einen kleinen, gelblich gefärbten Körper. Beim Erwachsenen sind diese Reste noch mehr verkümmert; sie liefern einerseits die Vasa aberrantia des Nebenhodens, andererseits das von GIRALDÈS entdeckte Organ, die Paradidymis.



Die MÜLLER'schen Gänge (Fig. 224 *mg*) gewinnen im männlichen Geschlecht keine Function und gehen daher als bedeutungslose Gebilde zu Grunde, und zwar verschwinden sie in ihrem mittleren Abschnitt meist spurlos, nachdem sie während des embryonalen Lebens eine Zeit lang als Epithelstränge nachweisbar gewesen sind; von den beiden Endabschnitten dagegen erhalten sich auch beim erwachsenen

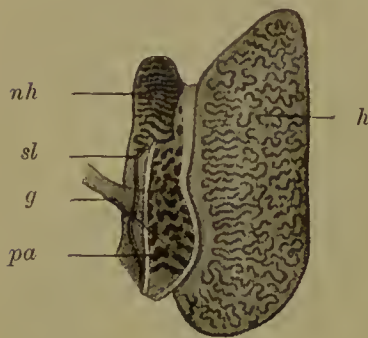


Fig. 223.

Fig. 223. Die inneren Geschlechtsteile eines männlichen menschlichen Embryo von 9 cm Länge. Nach WALDEYER. Vergr. 8 fach.

*h* Hoden, *nh* Nebenhoden (Epididymis, Geschlechtsteil der Urniere), *pa* Paradidymis (Rest der Urniere), *sl* Samenleiter (Urnierengang), *g* gefäßführendes Bindegewebsbündel.

Fig. 224. Schema zur Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane eines Säugethiers aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems, welche in Fig. 221 schematisch dargestellt ist.

Die bestehenden bleibenden Theile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Theile durch Punkte angegeben. Die Lage, welche später nach vollzogenem Descensus die männlichen Geschlechtsteile einnehmen, ist mit punktierten Linien angedeutet.

*n* Niere, *h* Hoden, *nh* Nebenhoden, *pa* Paradidymis, *hy* Hydatide des Nebenhodens, *sl* Samenleiter, *mg* rückgebildete MÜLLER'sche Gänge, *um* Uterus masculinus, Rest der MÜLLER'schen Gänge, *gh* HUNTER'sches Leitband, *hl* Harnleiter, *hl'* Einmündung desselben in die Blase, *sbl* Samenblasen, *hbl* Harnblase, *hbl'* oberer Zipfel der Harnblase, der in das Ligamentum vesico-umbilicale medium (Urachus) übergeht, *hr* Harnröhre, *pr* Prostata, *dej* Ausmündung der Ductus ejaculatorii.

Die Buchstaben *nh'*, *h'*, *sl'* bezeichnen die Lage der einzelnen Organe nach erfolgtem Descensus.

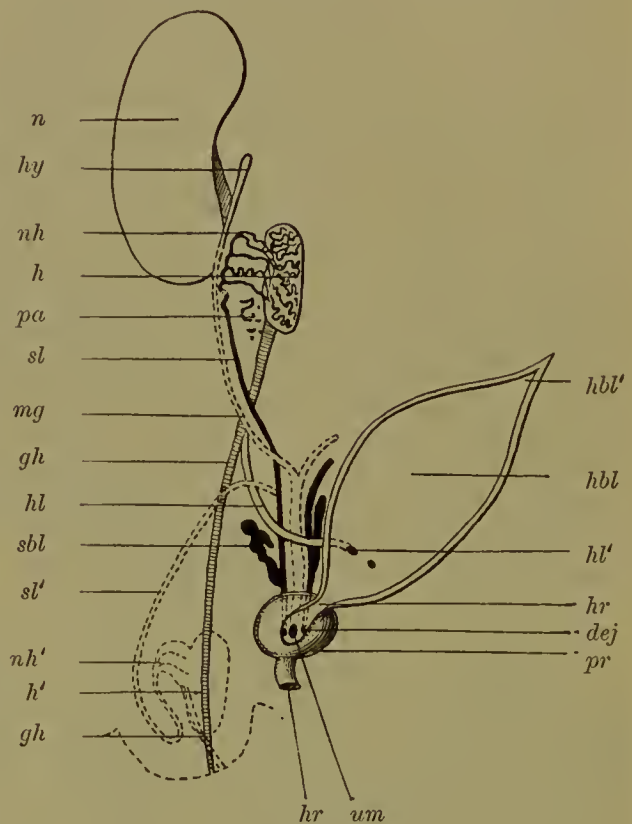


Fig. 224.

Menschen einige Rudimente, die in der descriptiven Anatomie als Uterus masculinus (*um*) und ungestielte Hydatide des Nebenhodens (*hy*) beschrieben werden. Zum Uterus masculinus (*um*) wandeln sich die hinteren Endstücke der beiden MÜLLER'schen Gänge um, die, in den Genitalstrang eingeschlossen, dicht neben einander liegen. Durch Schwund der sie trennenden Scheidewand vereinigen sie sich zu einem unpaaren, kleinen Schlauch, welcher zwischen der Ausmündung der beiden Samenleiter an der Prostata gelegen ist

und daher auch noch den Namen des Sinus prostaticus führt. Beim Menschen ausserordentlich muscheinbar, gewinnt er bei manchen Säugethieren, bei Carnivoren und Wiederkäuern (WEBER) eine bedeutende Grösse und sondert sich in ähnlicher Weise, wie beim Weibe, in einen Scheiden- und einen Gebärmuttertheil. Beim Menschen entspricht er hauptsächlich der Scheide (TOURNEUX). — Die ungestielte Hydatide (*hy*) entwickelt sich ans dem anderen Ende des MÜLLER'schen Ganges; sie ist ein kleines Bläschen, das dem Nebenhoden ansitzt, im Innern von flimmerndem Cylinderepithel ausgekleidet wird und sich in einen kleinen, gleichfalls flimmernden Canal fortsetzt. An einer Stelle besitzt sie eine trichterförmige Oeffnung, welche von WALDEYER mit einem Tubenpavillon en miniature verglichen worden ist.

Um das Bild der Entwicklung der Geschlechtsorgane zu vervollständigen, ist jetzt noch des Descensus testicularum, der erheblichen Lageveränderungen zu gedenken, welche der Hoden nebst den ihm angefügten Rudimenten eingeht. Ursprünglich liegen die Hoden (Fig. 224 *h* u. Fig. 222 *kd*), wie schon oben gesagt, neben der Lendenwirbelsäule in der Bauchhöhle. Im 3. Monat finden wir sie schon im grossen Becken, im 5. und 6. Monat an der Innenseite der vorderen Bauchwand, dicht am Leistenring (Fig. 225). In Folge dieser Lageveränderungen haben auch die ernährenden Gefässe, die erst quer verliefen, ihre Richtung verändert und steigen nun, da ihr ursprünglicher Ansatz an der Bauch-Aorta und an der unteren Hohlvene derselbe bleibt, in schräger Richtung von unten nach oben empor. Wie erklärt sich dieser Ortswechsel?



Fig. 225. Menschlicher Embryo aus dem 5. Monat. Natürl. Grösse. Nach BRAMANN.

*md* Mastdarm, *h* Hoden, *nh* Nebenhoden, *sl* Samenleiter, *gh* HUNTER'sches Leitband (Gubernaculum Hunteri) mit Processus vaginalis peritonei, *bl* Blase mit Lig. vesico-umbilicale medium.

Ich erwähnte bereits das Leistenband oder das Gubernaculum Hunteri (Fig. 224 u. 225 *gh*), welches die Urniere oder, wenn diese geschwunden ist, den Hoden mit der Leistengegend in Verbindung setzt. Das Band ist mittlerweile zu einem kräftigen Bindegewebsstrang geworden, in welchem auch glatte Muskelzellen liegen. Mit seinem oberen Ende sitzt es am Kopf des Nebenhodens (*nh*) an, mit seinem unteren Ende durchbohrt es die Bauchwand, um sich in der Lederhaut der Leistengegend zu befestigen. Offenbar spielt nun dieses Band eine Rolle bei der Lageveränderung der Geschlechtsorgane. Früher glaubte man, dass es auf den Hoden einen Zug ausübe, wobei man auf die in ihm enthaltenen, glatten Muskelfasern hinwies oder eine Verkürzung des Bindegewebsstranges durch allmähliche Schrumpfung annahm. Auf diese Weise aber kann der sehr bedeutende Ortswechsel unmöglich zu Stande gekommen sein. Mit Recht sucht man daher die Wirksamkeit des Bandes in einer anderen Weise, ohne Annahme einer activen Verkürzung oder eines durch Muskelkraft aus-



geübten Zuges, zu erklären. Es handelt sich hierbei einfach um ungleiche Wachstumsvorgänge. Wenn von mehreren in einer und derselben Körperregion ursprünglich neben einander gelegenen Organen einige in späteren Monaten des embryonalen Lebens weniger an Grösse zunehmen, andere dagegen ausserordentlich in die Länge wachsen, so wird die natürliche Folge davon sein, dass die rascher wachsenden sich an den langsamer wachsenden Theilen vorbeischieben. Wenn nun in unserem Falle die in der Lenden- und Beckengegend gelegenen Skelettheile mit ihrer Musculatur sich strecken, während das HUNTER'sche Leitband nicht mitwächst und daher klein bleibt, so muss es, da sein eines Ende in der Haut der Leistengegend, das andere an dem Hoden festgeheftet ist, den Hoden als den verschiebbaren Theil nothwendiger Weise nach unten herabziehen; es zieht ihn zuerst in die Beckenhöhle und schliesslich, wenn die anderen Theile noch grösser geworden sind, wenn auch die Bauchwand um ein Vielfaches dicker geworden ist, in die Nähe des inneren Leistenringes (Fig. 225).

Noch bedeutender wird der Ortswechsel des Hodens in Folge eines zweiten Vorganges, welcher schon im 3. Monat beginnt. Es bildet sich nämlich an der Stelle, wo das HUNTER'sche Band die Bauchwand durchsetzt, eine Ausstülpung des Bauchfells, der Scheidentfortsatz oder *Processus vaginalis peritonei* (Fig. 226).

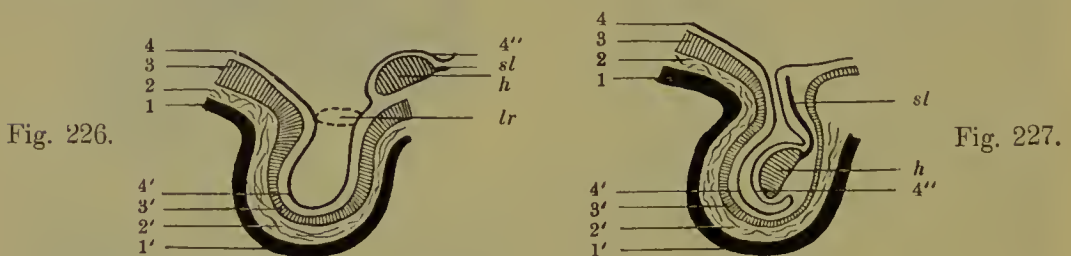


Fig. 226 u. 227. Zwei Schemata zur Veranschaulichung des Descensus und der Bildung der Hüllen des Hodens.

Fig. 226. Der Hoden liegt in der Nähe des inneren Leistenringes. Fig. 227. Der Hoden ist in den Hodensack eingetreten.

1 Bauchhaut, 1' Scrotum mit Tunica dartos, 2 oberflächliche Bauchfascie, 2' COOPER'sche Fascie, 3 Muskelschicht und Fascia transversa abdominis, 3' Tunica vaginalis communis mit Cremaster, 4 Bauchfell, 4' parietales Blatt der Tunica vaginalis propria, 4'' Bauchfellüberzug des Hodens oder viscerales Blatt der Tunica vaginalis propria, lr Leistenring, h Hoden, sl Samenleiter.

Dieser durchbohrt allmählich die Bauchwand und dringt in eine Hautfalte hinein, welche sich in der Schamgegend entwickelt, wie in einem späteren Abschnitt gezeigt werden wird (siehe Fig. 237 gw). Die Oeffnung der bruchsackartigen Ausstülpung, welche in die Leibeshöhle führt, nennt man den inneren Leistenring (*lr*), den die Bauchmusculatur durchbohrenden Abschnitt den Leistencanal und das in der Hautfalte sich ausweitende, blinde Ende die Höhle des Hodensacks. Bei seiner Wanderung senkt sich der Hoden (Fig. 227) auch noch in diese Bauchfelltasche hinein, wobei es dahingestellt sein mag, ob das HUNTER'sche Band hierauf einen Einfluss ausübt oder nicht. Im 8. Monat erfolgt gewöhnlich der Eintritt in den Leistencanal, im 9. Monat in den Hodensack, so dass am Ende des embryonalen Lebens der Descensus in der Regel vollendet ist. Es schliesst sich dann der Leistencanal durch Verwachsung seiner Wandungen;

dadurch kommt der Hoden in einen von der Bauchhöhle abgeschnürten, allseitig geschlossenen Beutel zu liegen.

Durch die eben gegebene Entwicklungsskizze werden auch die verschiedenen Hüllbildungen des Hodens verständlich. Da die Höhle, welche ihn birgt, nichts anderes ist als ein abgetrennter Theil der Leibeshöhle, so versteht es sich von selbst, dass sie vom Bauchfell ausgekleidet wird (Fig. 227 $4'$ ). Die dem Bauchfell entsprechende Membran heisst hier *Tunica vaginalis propria*; an ihr haben wir, wie an allen serösen Häuten, ein die Wand des Säckchens bedeckendes parietales Blatt ( $4'$ ) und ein den Hoden überziehendes viscerales Blatt ( $4''$ ) zu unterscheiden. Nach aussen davon folgt die gemeinsame Scheidenhaut, die *Tunica vaginalis communis* ( $3'$ ); sie ist die ausgestülpte und dabei ausserordentlich verdünnte Muskel- und Fascienschicht ( $3$ ) der Bauchwand. Sie enthält in Folge dessen auch einzelne Muskelfasern mit eingeschlossen, die von dem *Musculus obliquus abdominis internus* abstammen und den Aufhängemuskel des Hodens oder den Cremaster bilden.

In dem *Descensus testiculorum*, der sich normaler Weise beim Menschen bis zum Ende des embryonalen Lebens vollzogen haben soll, können unter Umständen Störungen eintreten und eine abnorme Lagerung des Hodens hervorrufen, welche unter dem Namen des *Kryptorchismus* bekannt ist. Der *Descensus* bleibt ein unvollständiger. Dann finden sich bei neugeborenen Kindern die Hoden entweder in der Leibeshöhle gelagert oder sie stecken noch in der Bauchwand, im Leistencanal. In Folge dessen fühlt sich der Hodensack klein, welk und schlaff an. Man bezeichnet derartige Anomalieen als *Hemmungsmisbildungen*, da sie ihre Erklärung darin finden, dass Entwicklungsvorgänge nicht zu ihrem regelrechten Abschluss gelangt sind.

#### B. Die Umwandlung im weiblichen Geschlecht.

Die Umbildung der primitiven embryonalen Anlage beim weiblichen Geschlecht ist in vielen Beziehungen eine entgegengesetzte wie beim Manne, insofern Theile, die hier Verwendung finden, dort rudimentär werden, und umgekehrt (vergleiche Schema 221, 224 und 228 unter einander!). Während beim Manne der Urnierengang zum Samenleiter wird, übernimmt beim Weibe der MÜLLER'sche Gang (Fig. 228 *t, ut, sch*) die Function, die Eier nach aussen zu führen; der Urnierengang (*ug*) aber und die Urniere (*ep, pa*) verkümmern.

Der Urnierengang ist bei älteren menschlichen Embryonen weiblichen Geschlechts noch als ein unscheinbares Gebilde im breiten Mutterbande und zur Seite der Gebärmutter nachzuweisen; beim Erwachsenen ist er in der Regel ganz geschwunden bis auf den Endabschnitt, der als ausserordentlich enges Canälchen am Hals der Gebärmutter in ihre Substanz eingeschlossen und nur auf Querschnitten nachweisbar ist (BEIGEL, DOHRN). Bei manchen Säugethieren, wie bei den Wiederkäuern und Schweinen, bleiben die Urnierengänge auch später noch in verkümmertem Zustande bestehen und sind hier unter dem Namen der GARTNER'schen Canäle bekannt.

An der verkümmerten Urniere ist, wie beim Manne, ein vorderer und ein hinterer Abschnitt zu unterscheiden.

Der vordere Abschnitt (Fig. 228 *ep*, Fig. 229 *ep*) oder der Geschlechtstheil der Urniere, der beim Manne zum Neben-



hoden wird, erhält sich auch beim Weibe als ein Organ ohne Function und wird hier zu dem Nebeneierstock (*ep*) (Parovarium oder Epoo-phoron WALDEYER's). Er liegt im breiten Mutterbande (Fig. 229) zwischen Eierstock (*ei*) und dem MÜLLER'schen Gang (*t*) und besteht aus einem Längscanal (*ug*), dem Rest vom oberen Ende des Urnierenganges, und aus 10–15 quer verlaufenden Canälchen (*ep*). Diese sind anfangs gerade gestreckt, knäueln sich später (Fig. 230 *ep*) in ähnlicher

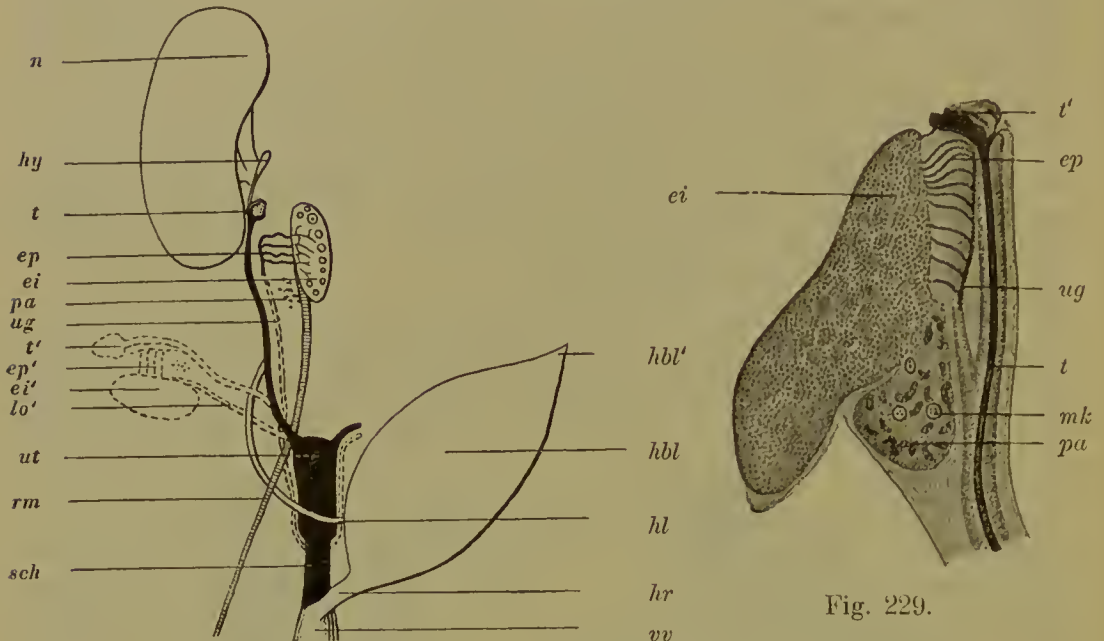


Fig. 228.

Fig. 229.

Fig. 228. Schema zur Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane eines Säugethiers aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems, welche in Fig. 221 schematisch dargestellt ist.

Die bestehenden bleibenden Theile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Theile durch Punkte angegeben. Die Lage, welche später nach vollendetem Descensus die weiblichen Geschlechtstheile einnehmen, ist mit punktierten Linien angedeutet.

*n* Niere, *ei* Eierstock, *ep* Epoophoron, *pa* Paroophoron, *hy* Hydatide, *t* Tube (Eileiter), *ug* Urnierengang, *ut* Uterus, *sch* Scheide, *hl* Harnleiter, *hbl* Harnblase, *hbl'* oberer Zipfel derselben, der in das Ligamentum vesico-umbilicale medium übergeht, *hr* Harnröhre, *vv* Scheidenvorhof, *rm* rundes Mutterband (Leistenband der Urniere), *lo'* Ligamentum ovarii. Die Buchstaben *t'*, *ep'*, *ei'*, *lo'* bezeichnen die Lage der Organe nach erfolgtem Descensus.

Fig. 229. Innere Geschlechtstheile eines weiblichen menschlichen Embryo von 9 cm Länge. 10 mal vergrößert. Nach WALDEYER.

*ei* Eierstock, *t* MÜLLER'scher Gang oder Eileiter (Tube), *t'* Ostium abdominale tubae, *ep* Epoophoron (= Nebenhoden des Mannes; Geschlechtstheil der Urniere), *ug* Urnierengang (Samenleiter des Mannes), *pa* Paroophoron (Paradidymis des Mannes; Rudiment der Urniere), *mk* MALPIGHI'scher Körper.

Weise auf, wie die Canäle beim Manne, welche sich zu den Coni vasculosi umgestalten. Der Vergleich zwischen Nebeneierstock und Nebenhoden lässt sich noch weiter durchführen. Wie aus letzterem beim Manne Canälchen in die Hodensubstanz gewuchert sind, die sich in das Rete testis und die Tubuli recti sondern, so finden sich auch im weiblichen Geschlecht Canäle, die vom Parovarium ausgehen, in die Marksubstanz des Eierstocks selbst eintreten und hier die früher be-

schriebenen, bei manchen Säugethieren stark entwickelten Markstränge bilden. (Siehe S. 231.)

Der hintere Abschnitt der Urniere, der beim Manne (Fig. 223 u. 224 *pa*) die Paradiymis und die Vasa aberrantia liefert, verkümmert beim Weibe (Fig. 228 *pa*) in ganz ähnlicher Weise zum Paroophoron und ist beim menschlichen Embryo längere Zeit noch als ein gelblicher Körper (Fig. 229 *pa*) zu erkennen; er ist medianwärts vom Nebeneierstock (*ep*) im breiten Mutterband gelegen und aus kleinen, gewundenen, flimmernden Canälchen (*pa*) und einzelnen, in Rückbildung begriffenen Gefäßknäueln (*mk*) zusammengesetzt. Beim Erwachsenen sind auf ihn einzelne Canäle und cystenartige Bildungen zurückzuführen, die in dem breiten Mutterband oft dicht an der Gebärmutter aufgefunden werden.

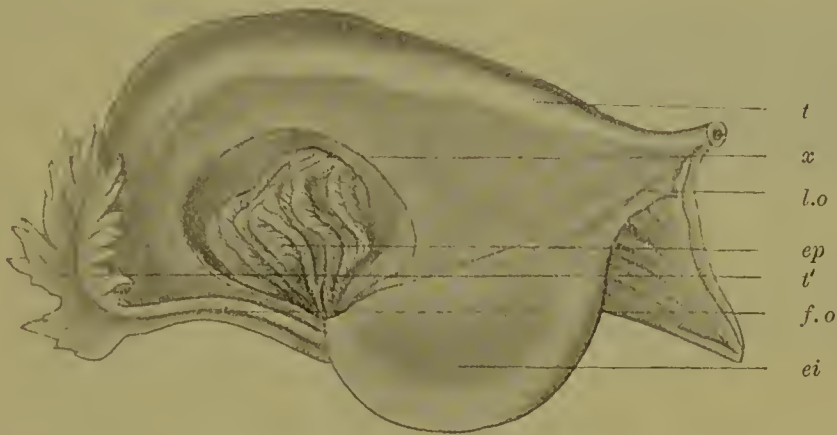


Fig. 230. Breites Mutterband mit Eierstock und Eileiter im ausgebildeten Zustand, von hinten gesehen.

*ei* Eierstock, *t* Eileiter, *t'* Ostium abdominale tubae mit Fimbrien, *f.o* Fimbria ovarii, *l.o* Ligamentum ovarii. *x* ein Stück des Bauchfellüberzuges ist wegpräparirt, um das Epoophoron *ep* (Nebeneierstock) zu sehen.

Sehr einschneidende Umbildungen erfahren die beiden MÜLLER'schen Gänge (Fig. 221 *mg*), die von Anfang an im Rande der Bauchfellfalte liegen, welche zur Aufnahme des Eierstocks dient und dann später zu dem breiten Mutterband wird. Schon früher wurde von ihnen erwähnt, dass sie beim Eintritt in das kleine Becken sich der Medianebene nähern und zum Genitalstrang vereinigen. Wir können daher an ihnen zwei verschiedene Abschnitte unterscheiden, den im Genitalstrang eingeschlossenen und den im Rand des breiten Mutterbandes gelegenen. Der letztere wird zum Eileiter mit dem Tubentrichter (der Tuba Fallopii) (Fig. 228 *t*, Fig. 229, 230 *t, t'*). Hierbei scheint das vordere Ende des MÜLLER'schen Ganges, das beim Embryo weit nach vorn reicht und hier in das Zwerchfellsband der Urniere eingeschlossen ist, rückgebildet zu werden, während die bleibende Oeffnung (Fig. 228 *t* u. Fig. 229 *t'*) wahrscheinlich ganz neu entsteht. Auf den vorderen, rückgebildeten Theil ist vielleicht — es handelt sich hier um noch nicht ganz klar gelegte Verhältnisse — die MORGAGNI'sche Hydattide zurückzuführen (Fig. 228 *hy*). Sie ist ein kleines Bläschen, das durch einen längeren oder kürzeren Stiel mit einer Franse vom Trichter des Eileiters verbunden ist.



Aus dem im Genitalstrang eingeschlossenen Theil (Fig. 221 *mg*) der MÜLLER'schen Gänge bilden sich die Gebärmutter und die Scheide (Fig. 228 *ut* u. *sch*), und zwar durch einen Verschmelzungsprocess, der sich beim Menschen im 2. Monat vollzieht. Wenn die MÜLLER'schen Gänge (Fig. 231 *mg*) dicht zusammengedrückt sind, verdünnt sich zwischen ihnen die Scheidewand und reißt zuerst in der Mitte des Genitalstranges ein. So entwickelt sich aus ihnen durch Weitergreifen des Processes ein einfacher Schlauch (der Sinus genitalis), welcher auch im männlichen Geschlecht als rudimentäres Organ angelegt wird und der bereits erwähnte Sinus prostaticus oder Uterus masculinus ist (Fig. 224 *u.m*).

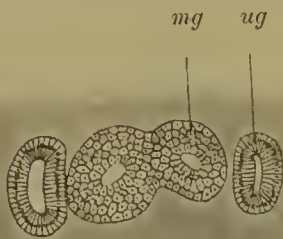


Fig. 231. Querschnitt durch den Genitalstrang. Nach TOURNEUX und LEGAY.

Der Querschnitt zeigt die Verschmelzung der MÜLLER'schen Gänge *mg*. *ug* Urnierengänge.

sich nach abwärts durch einen einspringenden, ringförmigen Wulst, der zur Vaginalportion wird, gegen den unteren Abschnitt, die Scheide, ab, die geräumiger bleibt und eine dünnere Wandung besitzt.

Gleich dem Hoden haben auch die Eierstöcke einen nicht unbedeutlichen Ortswechsel durchzumachen: den Descensus ovariorum (Fig. 228 *ei'*, *t'*). Zur Zeit, wo die Urniere zu schwinden beginnt, rücken die Eierstöcke schon im 3. Monat des embryonalen Lebens von der Gegend der Lendenwirbelsäule in das grosse Becken hinab, wo man sie median vom Musculus psoas findet. Wahrscheinlich wirkt auch auf diese Lageveränderung das schon oben beschriebene, dem weiblichen Geschlecht gleichfalls nicht fehlende Leistenband der Urniere hin (Fig. 228 *rm*). Es sondert sich hierbei in drei verschiedene Abschnitte dadurch, dass es eine feste Verbindung mit den MÜLLER'schen Gängen an der Stelle gewinnt, wo sie sich zum Geschlechtsstrang an einander legen. Der oberste Abschnitt wird zu einem Zug glatter Muskelfasern, der, vom Parovarium ausgehend, im Hilus des Eierstocks eingebettet ist; er setzt sich in den zweiten Abschnitt oder das Ligamentum ovarii (*lo'*) und dieses in das runde Mutterband (*rm*) fort (Ligamentum teres uteri). Letzteres, aus dem dritten, am mächtigsten entwickelten Abschnitt des Leistenbandes hervorgegangen, reicht vom oberen Ende des Genitalstrangs bis zur Leistengegend. Hier findet sich, wie im männlichen Geschlecht, gewöhnlich eine kleine Ausstülpung des Bauchfells, der Processus vaginalis peritonei, welcher sich zuweilen noch als Diverticulum Nuckii beim Erwachsenen erhält und dann Ursache für die Bildung von Leistenbrüchen auch im weiblichen Geschlecht werden kann. Hier tritt das runde Mutterband durch die

sehr frühzeitig ein proximaler grösserer und distaler kleinerer Abschnitt zu unterscheiden, wie von NAGEL nachgewiesen worden ist. Der erstere zeigt auf dem Querschnitt eine querovale Höhlung und wird vom einem Epithel aus hohen, schmalen Cylinderzellen ausgekleidet. Der distale Abschnitt ist solid und wird von grossen, protoplasmareichen Epithelzellen ganz ausgefüllt. Der eine wird zur Gebärmutter, der andere zur Scheide. Im 6. Monat beginnen sich Gebärmutter und Scheide schärfer von einander zu sondern. Der obere, die Eileiter aufnehmende Abschnitt erhält sehr dicke und muskulöse Wandungen und eine enge Höhlung und grenzt

Bauchwand hindurch und endet in der äusseren Haut der grossen Schamlippe.

In seinen letzten Stadien vollzieht sich der Descensus beim Weibe in einer anderen Weise als beim männlichen Geschlecht. Denn anstatt wie die Hoden nach der Leistengegend vorzurücken, senken sich vielmehr die Eierstöcke, wenn die Entwicklung eine normale ist, im 9. Monat in das kleine Becken hinein. Hier sind sie zwischen Blase und Mastdarm in das breite Mutterband eingeschlossen, welches sich aus den Bauchfellfalten entwickelt, in welche ursprünglich Urniere, Eierstöcke und MÜLLER'sche Gänge eingebettet sind. Auf das letzte Stadium des Descensus beim Weibe kann natürlich nicht das runde Mutterband von Einfluss sein, da es nur einen Zug nach der Leistengegend hin, wo sein Ansatzpunkt ist, ausüben kann. Das Herabsteigen in das kleine Becken scheint vielmehr dadurch, dass der untere Abschnitt der MÜLLER'schen Gänge sich zur Gebärmutter umwandelt, bedingt zu sein. Sind doch die Eierstöcke auch mit der Gebärmutter durch einen derben Bindegewebsstrang, das Ligamentum ovarii, verbunden.

In seltenen Ausnahmefällen können im weiblichen Geschlecht die Eierstöcke fortfahren, ihre Lage in einer dem Manne entsprechenden Weise zu verändern. Sie wandern dann nach der Leistengegend hin bis zum Eingang in den Scheidenfortsatz (Diverticulum Nuckii). Zuweilen machen sie hier in ihrer Vorwärtsbewegung Stillstand; ab und zu aber treten sie noch weiter in die Bauchwand durch den Leisten canal ein; ja sie können, wie in mehreren Fällen beobachtet worden ist, ganz durch die Bauchwand hindurchdringen und sich schliesslich in die grossen Schamlippen einbetten. Diese gewinnen dann eine sehr grosse Aehnlichkeit mit dem Hodensack des Mannes.

#### i) Die Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile.

Das Kapitel, welches über Harn- und Geschlechtsorgane handelt, ist wohl der geeignetste Ort, um gleich auf die Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile mit einzugehen, obwohl sie nicht aus dem mittleren, sondern theils aus dem äusseren, theils aus dem inneren Keimblatt ihren Ursprung nehmen. Um eine erschöpfende Darstellung von ihnen zu geben, müssen wir auf ziemlich frühe Entwicklungsstufen zurückgreifen, nämlich auf die Zeit, wo sich beim Embryo die WOLFF'schen und MÜLLER'schen Gänge anlegen. In dem vordersten Bereich des Embryo zuerst entstanden, wachsen die Gänge nach hinten und münden schliesslich in der Nähe der Aftermembran und der Allantois in die Cloake ein, welche zu dieser Zeit noch durch die schon früher (S. 168) besprochene Aftermembran gegen die Aussenwelt abgeschlossen ist (Fig. 232).

Unter Cloake verstehen wir den hinter der After- oder der Cloakenmembran, wie man auch sagen kann, gelegenen, einheitlichen Raum, in welchen Enddarm, Schwanzdarm und Harnsack zusammen

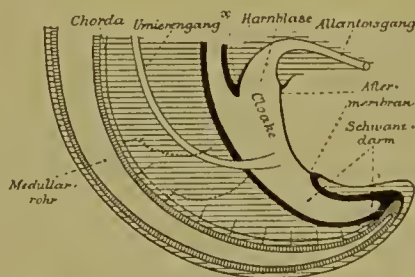


Fig. 232. Profilconstruction nach einem Plattenmodell eines menschlichen Embryo von 4 mm Länge. Nach KEIBEL.

\* \* \* zeigt die caudale Grenze des Cöloms, - - - zeigt die caudale Grenze der unteren Extremitäten an.



einmünden. Wenn nach einiger Zeit die Membran, welche auf ihrer äusseren Fläche eine kleine Grube (Aftergrube) zeigt, einreisst, entsteht unter der Wurzel des Schwanzes eine Oeffnung, welche sich als solche bei niederen Wirbelthieren, wie bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln dauernd erhält. Durch sie werden dann die verschiedenartigsten Ausscheidungsproducte des Körpers nach aussen entleert, aus dem Enddarm die Fäcalmassen, aus den Nieren der Harn und aus den Geschlechtsdrüsen die männlichen und die weiblichen Geschlechtsproducte. Auch bei den niedersten Säugethieren, den Monotremen, bleibt die Cloakenöffnung während des ganzen Lebens erhalten; bei den übrigen Säugethieren findet sie sich nur am Anfang der Entwicklung; dann schwindet das „Monotremenstadium“, indem die Cloake in gleich näher zu beschreibender Weise in zwei hinter einander gelegene Räume mit gesonderten Oeffnungen zerlegt wird.

Die Zerlegung der Cloake in einen dorsalen und einen ventralen Raum geht während der Entwicklung allmählich vor sich und wird dadurch herbeigeführt, dass die Substanzbrücke, welche den Harnsack

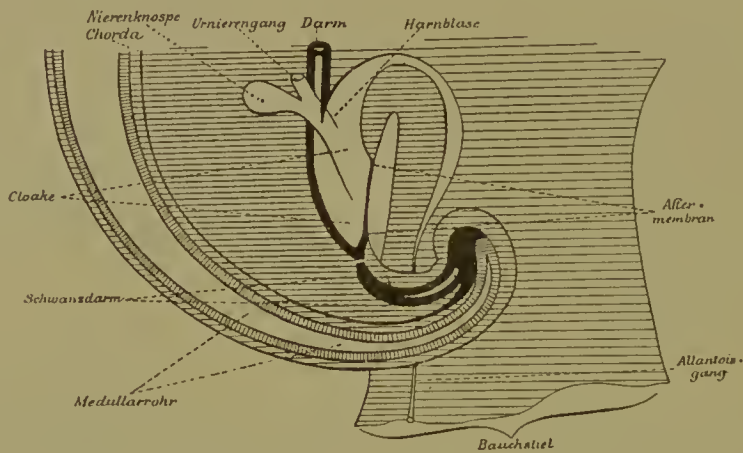


Fig. 233. Profilconstruction nach einer Serie durch einen menschlichen Embryo von 8 mm St.-N.-L. Nach KEIBEL.

und das Darmrohr bei ihrer Einmündung in die Cloake gegen einander abgrenzt, tiefer nach abwärts wächst. Auch sind bei der Zerlegung noch zwei Längsfalten (KEIBEL) beteiligt, welche im Anschluss an die eben erwähnte Substanzbrücke an der linken und rechten Seitenwand der Cloake von oben nach unten herablaufen und, indem sie immer weiter nach innen vorwachsen und einspringen, die frontale Scheidewand vervollständigen helfen (Fig. 233). Der sich so aus der Cloake immer mehr absondernde vordere Raum wird zur Vergrößerung des Harnsacks, der hintere Raum zur Vergrößerung des Mastdarms verwandt. Beide Abschnitte unterscheiden sich übrigens, worauf KEIBEL aufmerksam macht, schon vor ihrer Trennung durch die verschiedenartige Beschaffenheit ihres Epithels, welches im ventralen Abschnitt niedrig, im dorsalen dagegen hoch ist.

Der so eingeleitete Trennungsprocess hat auch noch wichtige Veränderungen in den Einmündungen der Urnierengänge zur Folge. Da diese sich von Anfang an in der Nähe des Harnsacks in dem ventralen Abschnitt der Cloake finden, so müssen sie später mit dem Vorrücken der Scheidewandbildung bald in den durch Zuwachs aus

der Cloake entstandenen untersten Abschnitt des Harnsacks mit aufgenommen werden.

Noch eine zweite wichtige Lageveränderung spielt sich bald darauf an den Urnierengängen ab. Wie schon auf S. 222 beschrieben wurde, wächst aus ihrem Endstück dicht an der Einmündung in die Allantois der Harnleiter (Nierenknospe) hervor (Fig. 233). Vorübergehend münden daher beide Canäle mit einem kurzen gemeinsamen Endstück in den Harnsack ein. Dann erhalten sie getrennte Einmündungen an der Blasenwand, indem das ihnen gemeinsame Endstück schwindet, sei es, dass es durch Vorwachsen einer Scheidewand in zwei Canäle getrennt wird, oder dass es beim Wachstum in die Blasenwand mit einbezogen wird. Weiterhin rücken die beiden so getrennten Einmündungen auf eine weite Entfernung auseinander, was wohl dadurch zu erklären ist, dass durch eigenthümliche Wachstumsvorgänge die zwischen ihnen gelegene Wandstrecke sich unverhältnissmässig rasch vergrössert (Fig. 234). Auf diese Weise kommen die Harnleiter an der hinteren Wand des Harnsacks viel höher zur Einmündung als die Urnierengänge. Den letztern entlang sind jetzt auch die MÜLLER'schen Gänge bis nach hinten gewachsen und münden zwischen ihnen in die Allantois ein. Alle vier Canäle zusammen bilden, in Bindegewebe eingehüllt, den Genitalstrang (S. 235).

Wenn die Umwandlungen so weit gediehen sind, kann man an der Allantois, soweit sie, in der vorderen Bauchwand gelegen, bis zum Nabel reicht, drei verschiedene Abschnitte deutlich unterscheiden (Fig. 234): 1) den Sinus urogenitalis (*ug*), 2) die eigentliche Harnblase im engeren Sinne (4), 3) den Urachus (5).

Als Sinus urogenitalis (*ug*) wird der untere, etwas engere Abschnitt bezeichnet, der die Urnierengänge und die MÜLLER'schen Gänge aufnimmt und welcher sich durch das oben beschriebene Vorwachsen einer Scheidewand von dem anfänglich grösseren Cloakenraum abgetrennt hat. Er mündet vor dem Enddarm in den Rest der Cloake (Fig. 234 *cl*) ein, die sich nach Schwund der Aftermembran nach aussen geöffnet hat.

Zur Harnblase im engeren Sinne wird der Theil, welcher an

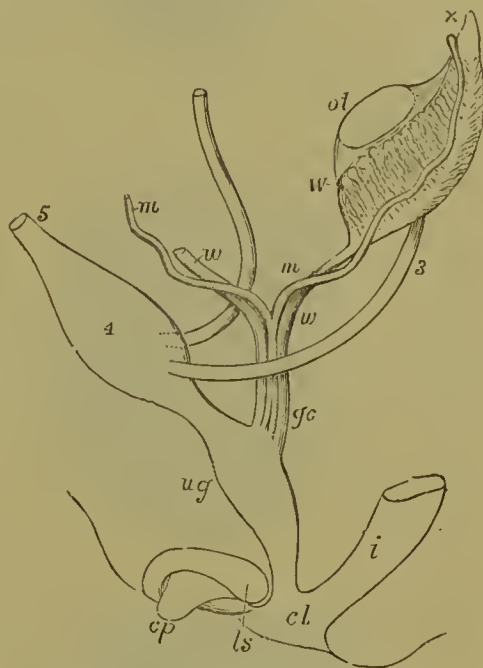


Fig. 234. Schema der Urogenitalorgane eines Säugethiers aus frühem Stadium. Nach ALLEN THOMSON, aus BALFOUR.

Die Theile sind vorzugsweise im Profil, der MÜLLER'sche und der Urnierengang aber von vorn gesehen dargestellt.

3 Ureter, 4 Harnblase, 5 Urachus, *ot* Keimdrüse (Eierstock oder Hoden), *W* linke Urniere, *x* Zwerchfellsband der Urniere, *w* Urnierengang, *m* MÜLLER'scher Gang, *gc* Genitalstrang aus den von gemeinsamer Scheide umschlossenen WOLFF'schen und MÜLLER'schen Gängen bestehend, *i* Mastdarm, *ug* Urogenital-sinus, *cp* Geschlechtshöcker, der zur Clitoris oder zum Penis wird, *ls* Geschlechtswülste, aus denen die grossen Schamlippen oder der Hodensack hervorgehen.



Fig. 235.

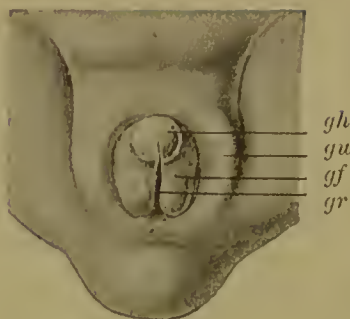


Fig. 236.

Fig. 237.



Fig. 239.

Fig. 238.

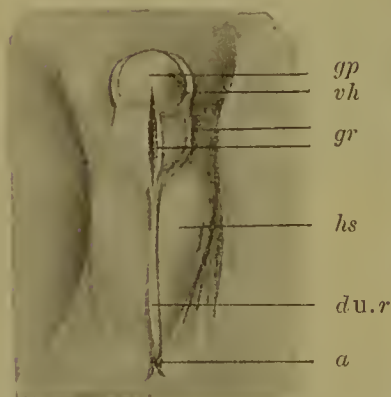


Fig. 240.

Fig. 235—240. Entwicklung der äusseren Geschlechtsorgane im männlichen und weiblichen Geschlecht. Nach ECKER-ZIEGLER'schen Wachsmodellen.

Obwohl in neueren Abhandlungen Abbildungen gegeben sind, welche die fraglichen Verhältnisse genauer darstellen, sind die vorliegenden Figuren doch beibehalten worden, da die ECKER-ZIEGLER'schen Wachsmodelle als Unterrichtsmittel allgemein eingeführt sind und zur Veranschaulichung der Entwicklung der äusseren Geschlechtsorgane dienen, welcher Zweck ja auch durch sie in befriedigender Weise erreicht wird.

Fig. 235 u. 236 sind zwei Stadien, in denen eine Geschlechtsverschiedenheit noch nicht zu erkennen ist. Fig. 236 von einem 8 Wochen alten Embryo. Die beiden Figuren 237 u. 238 von  $2\frac{1}{2}$  und 3 Monate alten Embryonen zeigen die Umbildung der ursprünglichen Anlage im männlichen Geschlecht. Die Figuren 239 u. 240 stellen die Umbildung im weiblichen Geschlecht dar ( $2\frac{1}{2}$  und  $4\frac{1}{2}$  Monat).

Für alle Figuren gelten dieselben Bezeichnungen.

he hintere Gliedmaasse, clo Cloake, gh Geschlechtshücker, gf Geschlechtsfalte, gr Geschlechtsrinne, gw Geschlechtswülste, gp Glans penis (Eichel), cl Clitoris, d Damm, a After, ug Eingang zum Sinus urogenitalis oder Vestibulum vaginae, vv Vestibulum vaginae (Scheidenvorhof), vh Vorhaut, hs Hodensack, d u. r Raphe perinei und scroti, gsch grosse Schamlippen (Labia majora), ksch kleine Schamlippen (Labia minora).

seiner hinteren Wand die beiden Harnleiter aufnimmt. Beim Menschen, bei welchem die Allantois anfangs ein enges Rohr darstellt, das vom Nabel noch in den Nabelstrang eine Strecke weit hineinreicht (Fig. 233), weitet er sich im 2. Monat ein wenig aus und stellt einen spindligen Körper dar, der sich nach oben verjüngt und in eine engere Röhre übergeht. Letztere ist der Urachus, der sich bis zum Nabel erstreckt und sich dort in den ausserembryonalen Theil des Allantoisrohrs fortsetzt, das frühzeitig beim Menschen rückgebildet wird. (Siehe S. 145, 160). Beim Menschen beginnt der Urachus schon gegen das Ende des embryonalen Lebens zu verkümmern; er liefert nebst dem ihn einhüllenden Bindegewebe einen Strang, das Ligamentum vesico-umbilicale medium, welches von dem Scheitel der Blase (Fig. 221 *hbt'*) bis zum Nabel führt und im 1. Lebensjahre häufig noch einen Epithelstrang, einen Rest der ursprünglichen Epithelröhre, einschliesst.

Die Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile beginnt sich in der Umgebung der Cloake schon sehr frühzeitig bemerkbar zu machen. Bei menschlichen Embryonen, welche 11—13 mm lang sind (NAGEL), entsteht am vorderen Rande der Cloake, die zu dieser Zeit noch durch die zu einer Rinne vertiefte Cloakenmembran verschlossen ist, durch Wucherung des Bindegewebes ein kleiner, nach aussen vorspringender Hügel, der Geschlechtshöcker (Fig. 236 *gh*). An seiner unteren Fläche befindet sich eine seichte Rinne (*gr*), die sich nach abwärts bis zur Cloakenmembran erstreckt. Von der Rinne dringt eine Epithelleiste (ektodermale Urogenitalplatte) ziemlich tief in den Geschlechtshöcker von seiner Basis bis zu seiner Spitze hinein.

In den nächsten Wochen der Entwicklung springt der Höcker noch mehr nach aussen hervor und gestaltet sich dabei zu dem Geschlechtsglied um, welches ursprünglich in beiden Geschlechtern gleich beschaffen ist. Dabei weicht die oben erwähnte Epithelleiste ihrer ganzen Länge nach in zwei Epithellamellen aus einander; in Folge dessen wird die ursprünglich seichte Rinne an der unteren Fläche des Geschlechtsgliedes zu einer tiefen Spalte umgewandelt, die links und rechts von scharfen, vorspringenden Rändern der Geschlechtsspalten (*gf*) eingeschlossen wird.

Um die Cloake und den an ihrem vorderen Rande sich erhebenden Geschlechtshöcker ist zu dieser Zeit noch eine ringförmige Falte, der Geschlechtswulst, immer deutlicher erkennbar geworden (Fig. 236 *gw*).

Endlich sind auch Veränderungen zu erwähnen, durch welche die schon früher eingeleitete und auf S. 244 beschriebene Sonderung der Cloake in zwei getrennte Canäle zu ihrem Abschluss gebracht wird. Die frontale Scheidewand nämlich und die von der Seitenfläche der Cloake vorspringenden Falten wachsen so weit nach abwärts und einander entgegen, dass sie die Cloakenmembran erreichen und sich mit ihr und unter einander verbinden. Die Cloake hat sich somit jetzt vollständig in den ventral gelegenen Sinus urogenitalis und in den Mastdarm getrennt. Beide Canäle öffnen sich dann bald nach aussen, indem in der Verschlussplatte die Epithelzellen auseinanderweichen. Man bemerkt daher jetzt in der Geschlechtsgegend (Fig. 237 u. 239) eine hintere Oeffnung, den After (*a*), und getrennt von ihr durch eine schmale Scheidewand (*d*) einen gesonderten Eingang in den Sinus urogenitalis (*ug*), welcher sich an der unteren Fläche des Geschlechtsgliedes in die tiefe Geschlechtsspalte fortsetzt. Die ursprünglich schmale Scheidewand zwischen After und Geschlechtsöffnung verdickt sich



immer mehr bis zum Ende des embryonalen Lebens, drängt die beiden Oeffnungen schliesslich weit auseinander und bildet zwischen ihnen den sogenannten Damm (Fig. 238 u. 240 *d*). Hierbei rückt der After (*a*) ganz aus dem Bereich des oben erwähnten Geschlechtswulstes (Fig. 236 *gw*) heraus.

Vom 4. Monat an treten in der Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile bei männlichen und bei weiblichen Embryonen grössere Verschiedenheiten hervor.

Beim Weibe (Fig. 239 u. 240) sind im Ganzen die Umbildungen der ursprünglich gemeinsamen, embryonalen Anlage nur geringfügiger Art; der Geschlechtshöcker wächst nur noch langsam weiter und wird zum weiblichen Glied, der Clitoris (*cl*). Sein vorderes Ende beginnt sich zu verdicken und von dem übrigen Körper als Eichel abzusetzen. Um dieselbe schlägt sich durch einen Faltungsprocess der Haut eine Art von Vorhaut (das Praeputium clitoridis) (Fig. 240 *vh*) herum. Die beiden Geschlechtswulste (Fig. 239 *gf*), welche die Rinne an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers begrenzt haben, nehmen beim Weibe eine stärkere Entwicklung als beim Manne und gestalten sich zu den kleinen Schamlippen (Labia minora) um (Fig. 240 *ksch*). Der Zwischenraum zwischen ihnen (Fig. 239 *ug*) und seine Fortsetzung nach innen, der Sinus urogenitalis, welcher den Ausführgang der Harnblase und die durch Verschmelzung der MÜLLER'schen Gänge gebildete Scheide aufnimmt, heisst nun Scheidenvorhof oder Vestibulum vaginae (Fig. 240 *vv*). Die Geschlechtswulste (Fig. 239 *gw*) werden beim Weibe durch Einlagerung von Fettgewebe sehr voluminös und gehen auf diese Weise in die grossen Schamlippen (Labia majora) über (Fig. 240 *gsh*).

Viel tiefgreifendere Umwandlungen haben die entsprechenden Anlagen beim männlichen Geschlecht durchzumachen (Fig. 237 u. 238). Durch ein ausserordentlich starkes Längenwachsthum gestaltet sich der Geschlechtshöcker zum männlichen Glied oder dem Penis um, welcher der Clitoris des Weibes entspricht. Wie diese besitzt er eine vordere, knopfartige Anschwellung, die Eichel (Fig. 237 *gp*), welche von einer Hautfalte, dem Praeputium (Fig. 238 *vh*), umfasst wird. Der Sinus urogenitalis, der beim Weibe als Scheidenvorhof kurz und weit bleibt, verlängert sich beim Manne in einen langen, engen Canal, die Harnröhre. Es geschieht dies dadurch, dass die Furche an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers (Fig. 237 *gr*) sich bei der Entwicklung desselben mit in die Länge auszieht und gleichzeitig vertieft, und dass die sie umfassenden Geschlechtswulste (*gf*) sich schon im 4. Monat mit ihren Rändern eng an einander legen (Fig. 238) und nach und nach verschmelzen, bis auf eine kleine an der Spitze der Eichel übrig bleibende Oeffnung.

Der Anfang der Harnröhre erfährt vom 3. Monat an Veränderungen, durch welche die Vorstehdrüse oder Prostata gebildet wird (Fig. 224 *pr*). Die Wandungen nämlich verdicken sich beträchtlich, erhalten glattes Muskelgewebe und stellen einen ringförmigen Wulst dar, in welchen vom Epithel des Rohrs mehrere Ausstülpungen hineindringen und durch ihre Verästelungen die drüsigen Partien des Organes liefern. An seiner hinteren Wand finden sich, wie bekannt, die Ausmündungen der Samenleiter (*dej*) und zwischen ihnen der Sinus prostaticus oder Uterus masculinus (*um*), der aus den MÜLLER'schen Gängen entstanden ist. (Siehe S. 242.)

Eine zweite Verwachsung gehen beim Manne die Geschlechtswülste (Fig. 237 *gw*) ein, welche beim Weibe zu den grossen Schamlippen werden. Sie legen sich um die Wurzel des Penis herum und verwachsen dabei in der Medianebene, an welcher die Vereinigungsstelle auch später noch durch die sogenannte Raphe scroti (Fig. 228 *r*) angedeutet wird. In den so gebildeten Hodensack (*hs*) wandern dann, wie schon oben (S. 238) erwähnt, die Hoden gegen Ende des embryonalen Lebens hinein.

Aus der Thatsache, dass ursprünglich die äusseren Geschlechtstheile in beiden Geschlechtern ganz gleichartig beschaffen sind, erklärt sich auch die Erscheinung, dass bei Störung des normalen Entwicklungsganges Formen zu Stande kommen, bei welchen unter Umständen ausserordentlich schwer zu entscheiden ist, ob man es mit männlichen oder weiblichen äusseren Geschlechtstheilen zu thun hat. Es sind diese Fälle in früheren Zeiten fälschlicher Weise als Zwitterbildung oder Hermaphroditismus bezeichnet worden. Sie können eine doppelte Art der Entstehung haben. Entweder sind sie darauf zurückzuführen, dass im weiblichen Geschlecht der Entwicklungsprocess in ähnlicher Weise wie beim Manne weiter als normal fortschreitet, oder darauf, dass beim Manne die Entwicklungsprocesse frühzeitig einen Stillstand erfahren und dadurch zu Bildungen führen, die den weiblichen Geschlechtstheilen ähnlich sind.

Was die erstere Art der Missbildungen betrifft, so nimmt im weiblichen Geschlecht zuweilen der Geschlechtshöcker eine solche Form und Grösse an, dass er dem männlichen Gliede gleicht. Die Uebereinstimmung kann noch grösser werden, wenn die Eierstöcke anstatt ins kleine Becken nach der Leistengegend hinwandern, durch die Bauchwand hindurchdringen und sich in die grossen Schamlippen einbetten. In Folge dessen legen sich die letzteren über die Wurzel der mächtigen Clitoris herüber und täuschen eine Art von Hodensack vor.

Häufiger sind die Missbildungen im männlichen Geschlecht, welche zur Annahme des Hermaphroditismus Veranlassung gegeben haben. Sie sind darauf zurückzuführen, dass die Verwachsungsprocesse, die normaler Weise sich abspielen, unterblieben sind. Wir erhalten dann ein Geschlechtsglied, das gewöhnlich verkümmert ist und an dessen unterer Fläche anstatt der Harnröhre nur eine Furche verläuft, eine Missbildung, welche als Hypospadie bezeichnet wird. Mit diesen Bildungsfehlern kann sich zweitens eine Hemmung des normalen Descensus testicularum verbinden. Die Hoden bleiben in der Leibeshöhle liegen, und die Geschlechtswülste gewinnen so eine Aehnlichkeit mit den grossen Schamlippen des Weibes.

### III. Die Entwicklung der Nebennieren.

Die Besprechung der Entwicklung der Nebennieren geschieht am besten im Anschluss an das Urogenitalsystem. Denn abgesehen davon, dass die Nebennieren und die Harngeschlechtsorgane bei allen Wirbeltieren räumlich sehr nahe zusammengelagert sind, stehen sie auch in ihrer Entwicklungsgeschichte in sehr naher Beziehung zu einander. Indessen ist nicht zu leugnen, dass zur Zeit noch alle entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten über die Nebenniere, um uns eines Ausdrucks von RABL zu bedienen, „etwas Unbefriedigendes an sich tragen“.

Bekanntlich unterscheidet man bei den Nebennieren zwei ver-



schiedene Substanzen, die bei den Säugethieren nach ihrer gegenseitigen Lage als Mark und Rinde beschrieben werden. Die meisten Forscher nehmen für sie einen doppelten Ursprung an. Das Mark lassen sie von den Ganglienanlagen des sympathischen Grenzstranges abstammen, daher denn in manchen Lehrbüchern die Nebennieren auch beim Sympathicus abgehandelt werden. Ueber die Entwicklung der Rindensubstanz dagegen herrschen sehr verschiedene Auffassungen. Einige Forscher leiten sie von Anhäufungen von Bindegewebszellen ab, welche sich am vorderen Abschnitt der Urniere im Verlauf der unteren Hohl- und Cardinalvene bilden, andere dagegen schreiben ihr einen epithelialen Ursprung zu, sind aber hierbei auch wieder verschiedener Meinung, ob das Keimepithel oder die Geschlechtsstränge der Urniere durch besondere Wucherungen das Baumaterial für die Rindensubstanz der Nebenniere liefern. Die ganze Frage ist daher zur Zeit nichts weniger als spruchreif.

Während ihrer Entwicklung ist die Nebenniere eine Zeit lang von recht ansehnlicher Grösse. Bei den Säugethieren verdeckt sie vorübergehend die viel kleinere Niere, so bei dem Fig. 222 abgebildeten menschlichen Embryo der 8. Woche, bei welchem links die Nebenniere (*nn*) in normaler Lage zu sehen ist, während sie rechts entfernt ist, um die Niere (*n*) blosszulegen; dann bleibt sie hinter der Niere im Wachstum zurück, ist aber beim Neugeborenen (Fig. 210), wo sie schon als halbmondförmiger Körper (*nn*) der Niere (*n*) aufsitzt, im Verhältniss zu ihr immer noch grösser als beim Erwachsenen.

Während der Entwicklung scheinen zuweilen kleine Partien sich von der Nebennierenrinde abzutrennen und in der Nachbarschaft der Geschlechtsorgane zu bleiben, deren Lageveränderungen sie mit durchmachen. So erklären sich wohl die von MARCHAND beobachteten accessorischen Nebennieren im breiten Mutterband.

### Repetitorium zu Kapitel X.

Als Bildungsproducte des mittleren Keimblattes sind aufzuführen: das Epithel der Leibeshöhle (des Herzbeutels, der Brust- und Bauchhöhle, der Höhle des Hodensacks), die willkürliche, quergestreifte Musculatur, die Samen- und Eizellen, das Epithel der Geschlechtsdrüsen, der Nieren und ihrer Ausführwege, die Rinde der Nebenniere.

**I. Die Entwicklung der Musculatur.** 1) Am Rumpf entwickelt sich die Musculatur aus der an Chorda und Nervenrohr angrenzenden Schicht der Ursegmente, welche durch Abscheidung von Muskelfibrillen sich zu einer Muskelplatte umgestaltet.

2) Die Muskelplatte vergrössert sich dorsal und ventral, wo sie in die äussere (laterale) Epithelschicht der Ursegmente übergeht (Wachstumszone), und breitet sich nach oben über das Nervenrohr, nach abwärts in die Bauchwandungen hinein aus.

3) Die Musculatur besteht anfangs aus Segmenten längsverlaufender Fasern (Myomeren), welche durch bindegewebige Scheidewände (Ligamenta intermuscularia) von einander getrennt sind, und ruft so die erste Gliederung des Körpers der Wirbelthiere in Metameren hervor.

4) Von den Muskelplatten wachsen Knospen in die Anlagen der Gliedmaassen und liefern so die ganze Extremitätenmusculatur.

**II. Die Entwicklung des Urogenitalsystems.** 1) Die erste Anlage ist in beiden Geschlechtern ein und dieselbe; sie besteht a) aus

3 Paar Canälen, dem Vor- oder Urnierengang, dem MÜLLER'schen Gang und dem Harnleiter; b) aus 4 Paar Drüsen, der Vorniere, der Urniere, der Niere, der zuerst indifferenten Geschlechtsdrüse.

2) Vorniere und Vornierengang entstehen aus mehreren, segmental auftretenden Auswüchsen des parietalen Mittelblattes, die sich zu einem Längsstrang verbinden, der sich später aushöhlt.

3) Die segmental entstandenen, in querer Richtung verlaufenden Zellstränge werden, indem sie eine Höhlung erhalten, zu den Vornierencanälchen und bleiben durch Flimmertrichter (Nephrostome) mit der Leibeshöhle in Verbindung. In unmittelbarer Nähe der Flimmertrichter entwickelt sich zur Seite des Mesenteriums ein MALPIGHI'scher Gefäßknäuel (Glomerulus, Glomus), der bei Teleostiern in einen abgekapselten Theil der Leibeshöhle (Vornierenkammer) zu liegen kommt.

4) Der im Zusammenhang mit den Vornierencanälchen gebildete Längsstrang wird zum vordersten Theil des Vornieren- oder Urnierengangs. Er verlängert sich allmählich nach hinten, bis er die Cloake (letztes Stück des Enddarms) erreicht, mit ihrer Wand verschmilzt und seine hintere Ausmündung dadurch erhält. Das Auswachsen nach hinten geschieht in einer zweifach verschiedenen Weise:

a) Bei Selachiern und Säugethieren verbindet sich das hintere Ende des vorn entstandenen, kurzen Längscanals mit dem äusseren Keimblatt und wächst ihm entlang nach hinten, bis es die Cloake erreicht.

b) Bei den übrigen Wirbelthieren springt das hintere Ende des vorn entstandenen Vornierengangs als ein abgerundeter Höcker frei in den Zwischenraum zwischen mittlerem und äusserem Keimblatt hinein und wächst frei nach hinten aus, bis es sich mit der Cloakenwand verbindet.

5) Hinter der Vorniere entsteht die Urniere dadurch, dass bei der Abschnürung der Ursegmente von den Seitenplatten segmental angeordnete Zellenschläuche (Ursegment-Communicationen, RABL) oder Zellstränge gebildet werden (Nephrotome), welche an ihrem einen Ende mit der Leibeshöhle zusammenhängen und mit ihrem anderen Ende sich mit dem seitlich gelegenen Urnierengang in Verbindung setzen und zu den Urnierencanälchen werden. (Entwicklung von MALPIGHI'schen Körperchen, von secundären und tertiären Urnierencanälchen).

6) Bei den höheren Wirbelthieren ist die Entwicklung der Urniere eine gewissermaassen abgekürzte, insofern die bei der Abschnürung der Ursegmente entstehenden, getrennten Zellenstränge ganz dicht zusammen liegen und eine scheinbar ungesonderte Zellenmasse, die Mittelplatte oder das Urnierenblastem, bilden, aus welchem sich die Urnierencanälchen späterhin, wenn sie deutlich unterscheidbar werden, gleichsam herausdifferenzirt zu haben scheinen.

7) Bei einigen Selachiern, Amphibien etc. bleibt die Urniere mit der Leibeshöhle durch Flimmertrichter (Nephrostome) in offener Verbindung, während bei allen Amnioten die Urnierencanälchen ihren Zusammenhang mit der Leibeshöhle durch Schwund der Flimmertrichter frühzeitig aufgeben.

8) Die bleibende Niere entsteht zuletzt am hintersten Abschnitt des Urnierengangs, worüber noch zwei verschiedene Ansichten herrschen.

A. Nach der einen Ansicht geht die Niere aus zwei verschiedenen Anlagen hervor: 1) aus einer Ausstülpung vom Ende des Urnierengangs, welche den Harnleiter, das Nierenbecken und die geraden Harncanälchen (also den Ausführungsapparat) liefert; 2) aus einem



Nierenblastem, welches eine Verlängerung des Urnierenblastems nach rückwärts darstellt, mit diesem den gleichen Ursprung hat und sich in die gewundenen Harncanälchen mit den MALPIGHI'schen Körperchen (also in den secretorischen Nierentheil) umwandelt.

B. Nach der anderen Ansicht gehen die Drüsencanälchen der Mark- wie der Rindensubstanz aus Sprossen hervor, die aus dem Harnleiter nach dem Schema der gewöhnlichen Drüsenentwicklung auswachsen.

9) Die hinten entstandenen Anlagen der Nieren vergrössern sich rasch und verändern ihre Lage, indem sie neben den Urnieren mehr nach vorn rücken, wobei sich auch der Harnleiter vom Urnierengang ablöst und auf die hintere Fläche der Harnblase wandert.

10) Bei niederen Wirbelthieren entsteht durch Abspaltung vom Urnierengang der ihm parallel laufende MÜLLER'sche Gang.

11) Bei den Annioten ist die Beziehung des MÜLLER'schen Ganges zum Urnierengang noch unklar, da das vordere Ende des ersteren sich durch eine rinnenförmige Einbuchtung des Epithelüberzugs an der lateralen Fläche der Urniere anlegt, vom übrigen Theile aber noch unentschieden ist, ob er selbständig nach hinten auswächst oder sich vom Urnierengang abschnürt.

12) Die Geschlechtsdrüsen gehen aus zwei Anlagen hervor: 1) aus dem an der medialen Fläche der Urniere gelegenen Keimepithel der Leibeshöhle; 2) aus den Geschlechtssträngen, die von dem angrenzenden Theil der Urniere dem Keimepithel entgegenwachsen.

13) Vom Keimepithel (mit seinen Ureiern und Ursamenzellen) stammen die specifischen Bestandtheile der Geschlechtsdrüsen, die Eier und die Samenzellen, ab.

14) Im weiblichen Geschlecht entstehen in Folge eines Durchwachsungsprocesses des Keimepithels und des unterliegenden Stroma PFLÜGER'sche Schläuche und Eiballen und aus diesen schliesslich junge, eine einzige Eizelle enthaltende Eifollikel; im männlichen Geschlecht bilden sich in Folge eines entsprechenden Vorgangs Samenampullen (Selachier, einige Amphibien) oder Samencanälchen (Tubuli seminiferi) mit ihren Samenmutterzellen.

15) Die Geschlechtsstränge der Urniere betheiligen sich an der Zusammensetzung der Marksubstanz des Eierstocks als Markstränge; am Hoden setzen sie sich mit den Samenampullen oder den Samencanälchen in Verbindung und liefern die Tubuli recti und das Rete testis, also den Anfangstheil der Ausführwege des Samens.

16) Die Eifollikel setzen sich aus einem central gelegenen Ei, aus einer Hülle von Follikelzellen und aus einer blutgefässführenden Bindegewebskapsel (Theca folliculi) zusammen.

17) Bei den Säugethieren wandeln sich die Follikel dadurch, dass die Follikelzellen an Menge zunehmen und Follikelflüssigkeit ausscheiden, in GRAAF'sche Bläschen um. (Eihügel, Membrana granulosa.)

18) Die GRAAF'schen Bläschen werden nach Entleerung der reifen Eizellen in die Bauchhöhle zu den gelben Körpern dadurch, dass sich aus den zerrissenen Gefässen Blut in die Höhle ergiesst, und dass die Follikelzellen und die Bindegewebskapsel unter Auswanderung weisser Blutkörperchen wuchern. (Wahre und falsche Corpora lutea.)

19) Die gelben Körper bedingen später durch Schrumpfung die Narben und Schwielen an der Oberfläche älterer Eierstöcke.

20) Die in beiden Geschlechtern gleichartigen Anlagen des Uro-

genitalsystems finden später im männlichen und weiblichen Geschlecht eine verschiedene Verwendung unter theilweiser Rückbildung.

21) Im männlichen Geschlecht wird der Urnierengang zum Samenleiter, beim Weibe verkümmert er (GARTNER'sche Gänge).

22) Der MÜLLER'sche Gang übernimmt beim Manne keine Function und bleibt nur in unscheinbaren Resten an beiden Enden erhalten (Hydatide des Nebenhodens, Sinus prostaticus oder Uterus masculinus); beim Weibe wird er zum Ausführapparat des Eierstocks, der vordere Abschnitt zum Eileiter, der hintere Abschnitt zur Gebärmutter und Scheide, indem er mit dem gleichnamigen Canal der anderen Seite, soweit er in den Genitalstrang eingeschlossen ist, verschmilzt.

24) Die Urniere bleibt beim Manne in ihrem vorderen Abschnitt, welcher sich durch die Geschlechtsstränge mit den Samencanälchen verbunden hat, als Epididymis bestehen, der Rest verkümmert zur Paraididymis: beim Weibe verkümmern beide Theile zum Epoophoron und Paroophoron, die der Epididymis und Paraididymis entsprechen.

24) Die Geschlechtsdrüsen, welche sich in der Lendenregion anlegen, rücken allmählich nach dem Becken herab. (Descensus testicularum et ovariorum. Schräger Verlauf der Vasa spermatica.)

25) Beim Ortswechsel der Geschlechtsdrüsen spielt das Leistenband eine Rolle, welches von der Urniere unter dem Bauchfell zur Leistengegend zieht, durch die Bauchwand tritt und in der Haut der die Cloake umgebenden Geschlechtswülste endet. (Gubernaculum Hunteri beim Manne. Ligamentum teres und Lig. ovarii beim Weibe.)

26) Der Hoden wird einige Zeit vor der Geburt in den Hodensack aufgenommen, der dadurch entsteht, dass das Bauchfell eine Ausstülpung (Processus vaginalis peritonei) durch die Bauchwand hindurch in den Geschlechtswulst bildet, und dass sich die Ausstülpung durch Verschluss des Leistencanales von der Bauchhöhle abschliesst.

27) Die Schichten des Hodensacks oder die Hüllen des Hodens entsprechen gemäss ihrer Entwicklung den einzelnen Schichten der Leibeswand, wie die nachfolgende vergleichende Uebersicht lehrt:

Hüllen des Hodens.	Bauchwand.
Scrotum mit Tunica dartos.	Bauchhaut.
COOPER'sche Fascie.	Oberflächliche Bauchfascie.
Tunica vaginalis communis mit Cremaster.	Muskelschicht und Fascia transversa abdominis.
Tunica vaginalis propria (parietales und viscerales Blatt).	Bauchfell.

28) Die äusseren Geschlechtstheile entwickeln sich beim Manne und beim Weibe aus einer gleichartigen Anlage in der Umgebung der Cloake.

29) Als Cloake wird eine Grube am hinteren Ende des Embryo bezeichnet, in welche der Enddarm und die Allantois einmünden, nachdem die letztere noch an der hinteren Fläche ihres verjüngten Endabschnittes, des Sinus urogenitalis, dicht neben einander die MÜLLER'schen Gänge und die Urnierengänge aufgenommen hat.

30) Die Cloake wird durch vorwachsende Falten, welche sich zum Damm verbinden, in eine vordere und eine hintere Abtheilung zerlegt, von denen die vordere die Verlängerung des Sinus urogenitalis, die hintere Abtheilung die Verlängerung des Darms ist (After).

31) Am vorderen Rande der Cloake, später des Sinus urogenitalis, findet sich in beiden Geschlechtern der Geschlechtshöcker, welcher an seiner unteren Fläche eine von den 2 Geschlechtsspalten begrenzte



Rinne trägt; er wird nebst der unter ihm gelegenen Cloake (resp. Sinus urogenitalis) von den Geschlechtswülsten umfasst.

40) Im weiblichen Geschlecht bleibt der Geschlechtshöcker klein und wird zur Clitoris, die Geschlechtswülste zu den kleinen Schamlippen, die Geschlechtswülste zu den grossen Schamlippen, der Sinus urogenitalis bleibt kurz und weit und stellt den Vorhof dar, welcher die Scheide (das Ende der MÜLLER'schen Gänge) und die Ansmündung der Allantois oder Harnblase, die weibliche Harnröhre, aufnimmt.

41) Im männlichen Geschlecht wächst der Geschlechtshöcker zum männlichen Gliede aus; die Geschlechtswülste an seiner unteren Fläche schliessen sich zu einem Canal, welcher als Verlängerung des eng bleibenden Sinus urogenitalis erscheint, mit ihm zusammen als männliche Harnröhre bezeichnet wird und an seinem Anfang die Samenleiter und den Uterus masculinus aufnimmt; die Geschlechtswülste legen sich nach Aufnahme der Hoden um die Wurzel des männlichen Gliedes herum und verwachsen zum Hodensack.

42) Die folgende Tabelle gibt eine Uebersicht über die vergleichbaren Theile der äusseren und der inneren Geschlechtsorgane in beiden Geschlechtern, und über ihre Ableitung von der ursprünglich indifferenten Anlage des Urogenitalsystems bei den Säugethieren.

Männliche Geschlechtstheile.	Gemeinschaftliche Ausgangsform.	Weibliche Geschlechtstheile.
Samenampullen und Samenkanälchen.	Keimepithel.	Eifollikel, GRAAF'sche Bläschen.
a) Nebenhoden. Epididymis mit Rete testis u. Tubuli recti.	Urnieren.	a) Epoophoron mit Marksträngen des Eierstocks.
b) Paradiidymis.	a) Vorderer Theil mit den Geschlechtssträngen (Geschlechtstheil).	b) Paroophoron.
Samenleiter mit Samenbläschen.	b) Hinterer Theil (eigentlicher Urnierenthail).	GARTNER'sche Canäle einiger Säugethiere.
Niere und Ureter.	Urnierengang.	Niere und Ureter.
Hydatide des Nebenhodens. Sinus prostaticus. (Uterus masculinus.)	Niere und Ureter.	Eileiter und Fimbrien. Gebärmutter und Scheide.
Gubernaculum Hunteri.	MÜLLER'scher Gang.	
Männliche Harnröhre (Pars prostatica u. membranacea).	Leistenband der Urnieren.	Rundes Mutterband u. Ligamentum ovarii.
Männliches Glied.	Sinus urogenitalis.	Vorhof der Scheide.
Pars cavernosa urethrae.	Geschlechtshöcker.	Clitoris.
Hodensack.	„ falten.	Kleine Schamlippen.
	„ wülste.	Grosse Schamlippen.

**III. Die Entwicklung der Nebenniere.** 1) Nach der Ansicht mehrerer Forscher sprossen aus dem vordersten Abschnitt der Urnieren Nebennierenstränge hervor und erzeugen die Rindensubstanz. (?)

2) Die Marksubstanz der Nebenniere der Säugethiere leitet sich wahrscheinlich von Zellen des sympathischen Grenzstrangs ab.

3) Die Nebenniere ist eine Zeit lang grösser als die Niere.

## ELFTES KAPITEL.

### Die Organe des äusseren Keimblattes.

Das äussere Keimblatt führt seit langer Zeit auch den Namen des Hautsinnesblattes. Hiermit sind gleich seine beiden wichtigsten Leistungen gekennzeichnet. Denn einmal liefert es die Oberhaut mit ihren mannigfachen Producten, als Haare, Nägel, Schuppen, Hörner, Federn; ferner Drüsen verschiedener Art: die Talg-, Schweiss- und Milchdrüsen. Zweitens ist es zugleich der Mutterboden, aus welchem sich das Nervensystem und die wichtigsten functionellen Bestandtheile der Sinnesorgane: die Seh-, Hör- und Riechzellen, herleiten.

#### I. Die Entwicklung des Nervensystems.

##### A. Die Entwicklung des Centralnervensystems.

Da das Centralnervensystem der Wirbelthiere zu den Organen gehört, welche sich nach Sonderung des Keimes in die vier primären Keimblätter am frühzeitigsten anlegen, musste auf die ersten Stadien seiner Entwicklung schon früher eingegangen werden, 1) auf die Sonderung des äusseren Keimblattes in zwei Bezirke, in das verdünnte Hornblatt (*ep*) und in die dickere, median gelegene Nerven- oder Medullarplatte (*mp*), 2) auf die Umwandlung der letzteren zur Medullarrinne, indem die Ränder der Platte sich zu den Rückenwülsten erheben, und endlich 3) auf die Umbildung der Rinne zum Nervenrohr durch Verwachsung der Medullarwülste an ihren Rändern.

Als eine einheitliche Anlage erhält sich das Nervenrohr nur beim *Amphioxus lanceolatus*, bei allen übrigen Wirbelthieren dagegen sondert es sich in Rückenmark und Gehirn.

##### 1. Die Entwicklung des Rückenmarks.

Der sich zum Rückenmark umbildende Theil des Nervenrohrs zeigt auf dem Querschnitt eine ovale Form (Fig. 110). Von Anfang an lässt er eine Sonderung in eine linke und eine rechte Hälfte erkennen (Fig. 241). Denn seine beiden Seitenwandungen sind stark verdickt und bestehen aus mehreren Lagen langer, cylindrischer Zellen, während oben und unten seine Wand längs eines schmalen Streifens dünn bleibt und als vordere und hintere Commissur oder als Boden- und Deckplatte (*dp* und *bp*) (Hrs) unterschieden werden.

So bleibt in der Zusammensetzung des Nervenrohrs aus zwei grösseren dicken und zwei schmalen dünneren Streifen, welche An-



ordnung ebenso auf den Bau des fertigen Organes übergeht, seine paarige Entstehung aus zwei längsverlaufenden Nervenplatten, welche einstmals den spaltförmigen, längsgestreckten Urmund begrenzten, auf das deutlichste erhalten. Die Bodenplatte oder vordere Commissur, in deren Bereich die Ausbildung von Ganglienzellen unterbleibt und die Epithelzellen sich nur in epitheliale Stützsubstanz umwandeln, entspricht der Verwachsungslinie der Urmundränder; die Deckplatte oder hintere Commissur dagegen ist die später entstehende Nahtlinie, welche sich bei der Umwandlung der Nervenrinne zum Rohr ausbildet.

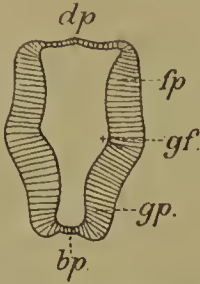


Fig. 241. Schematischer Durchschnitt durch die Anlage des Nervenrohrs zur Unterscheidung einzelner Regionen. Eintheilung nach His. Schema nach FRORIEP.

*bp* Bodenplatte, *dp* Deckplatte, *gp* Grundplatte, *fp* Flügelplatte, *gf* Grenzfurche.

In den beiden verdickten Seitenhälften (Fig. 241) kommt es nachträglich noch zu einer weiteren Sonderung in eine dorsale (*fp*) und ventrale Längszone (*gp*), welchen His auch die Namen Flügelplatte und Grundplatte gegeben hat. Sie werden durch eine allerdings nur wenig ausgeprägte Rinne, die Grenzfurche von His (*gf*), von einander getrennt. Ihre Sonderung hängt mit der getrennten Ausbildung sensibler und motorischer Ganglienlager zusammen. Demnach sind sowohl am embryonalen als auch am ausgebildeten Rückenmark folgende Bezirke zu unterscheiden:

- 1) die linke Medullarplatte,
- 2) die rechte Medullarplatte, jede wieder zusammengesetzt aus:
  - a) einer dorsalen sensiblen,
  - b) einer ventralen motorischen Längszone;
- 3) die vordere Commissur oder Bodenplatte, welche der Nahtlinie der Urmundränder entspricht;
- 4) die hintere Commissur oder Deckplatte, welche die hintere Nahtlinie des Nervenrohrs darstellt.

Die weitere Entwicklung erfolgt in der Weise, dass linke und rechte Medullarplatte sich sehr frühzeitig ausserordentlich stark verdicken (Fig. 242). Bei der lebhaften Vermehrung ihrer Zellen ist leicht die interessante Thatsache festzustellen, dass alle Kerntheilungsfiguren immer dicht an der inneren, dem Centralcanal zugewandten Fläche des Nervenrohrs, zuweilen in überraschender Menge, liegen, eine Erscheinung, die auch bei der Entwicklung der Hirnblasen wiederkehrt. Nervenrohr und Epidermis haben also in Folge der verschiedenen Bedingungen, unter welche sie beim Entwicklungsprocess gerathen, verschieden orientirte Zuwachsfächen zur Vermehrung ihrer Elementartheile erhalten.

Die Zellen des Nervenrohrs sondern sich frühzeitig in zwei verschiedene histologische Gruppen: 1) in Elemente, welche das Stützgerüst liefern, das den Centralcanal (Fig. 242 *ck*) umhüllende Epithel und die Spongiosa (Spongioblasten von His), und 2) in Elemente, welche sich in Ganglienzellen und in Nervenfasern umwandeln (Neuroblasten, His). Bei dem letzteren Process kommt es noch zu einer neuen Sonderung. Die an Zahl immer mehr zunehmenden Nervenfasern lagern sich nämlich der Zellmasse von aussen auf; sie sind bei ihrem ersten Auftreten marklos (Fig. 242 *ws* u. Fig. 264) und um-

geben sich erst nachträglich theils früher, theils später mit einer Markhülle. Auf diese Weise entsteht eine central gelegene, die Ganglienzellen enthaltende, graue Substanz (*gs*) und eine ihr oberflächlich wie ein Mantel aufgelagerte, weisse Substanz (*ws*), an welcher dann wieder eine Eintheilung in vordere, seitliche und hintere Rückenmarksstränge vorzunehmen ist.

Da an der mächtigen Volumsentfaltung die Boden- und Deckplatte nicht betheiligt ist, wie sie auch keine Ganglienzellen bildet, so kommt sie immer mehr in die Tiefe, an den Grund einer vorderen und einer hinteren Längsfurche (Fig. 242) zu liegen. Schliesslich setzt sich das ausgebildete Rückenmark aus zwei mächtigen Seitenhälften zusammen, die durch eine vordere und eine hintere, tiefe Längsspalte von einander getrennt und nur in der Tiefe durch eine dünne Querbrücke verbunden werden. Da letztere sich von der im Wachstum zurückgebliebenen Deck- und Schlussplatte ableitet, birgt sie in ihrer Mitte den ebenfalls klein gebliebenen Centralcanal.

Anfangs nimmt das Rückenmark die ganze Länge des Rumpfes ein, beim Menschen bis zum 4. Monat der embryonalen Entwicklung. Es reicht daher zu der Zeit, wo sich das Achsenskelet in einzelne Wirbelabschnitte gegliedert hat, von dem ersten Hals- bis zum letzten Steissbeinwirbel herab. Das Ende des Rückenmarks beginnt aber keine Ganglienzellen und Nervenfasern zu bilden, sondern bleibt zeitlebens als ein dünnes, epitheliales Rohr erhalten. Es setzt sich von dem grösseren, vorderen Abschnitt, der Nervenfasern und Ganglienzellen entwickelt hat, durch eine conisch verjüngte Stelle ab, die in der descriptiven Anatomie als *Conus medullaris* beschrieben wird.

Solange das Rückenmark in seinem Wachstum mit der Wirbelsäule gleichen Schritt hält, treten die aus ihm entspringenden Nervenpaare unter rechtem Winkel direct zu den Zwischenwirbellöchern hin, um den Wirbelcanal zu verlassen. Die Anordnung ändert sich beim Menschen vom 4. Monat an; von da ab bleibt das Rückenmark in seinem Wachstum hinter dem Wachstum der Wirbelsäule zurück und kann daher den Wirbelcanal nicht mehr ganz ausfüllen. Da es nun oben an der *Medulla oblongata* befestigt ist, und da diese mit dem Hirn in der Schädelkapsel festgehalten wird, so muss es in dem Wirbelcanal von unten nach oben emporsteigen. Im 6. Monat findet sich der *Conus medullaris* im Anfang des *Sacralcanals*, bei der Geburt in der Gegend des dritten Lendenwirbels und einige Jahre später am

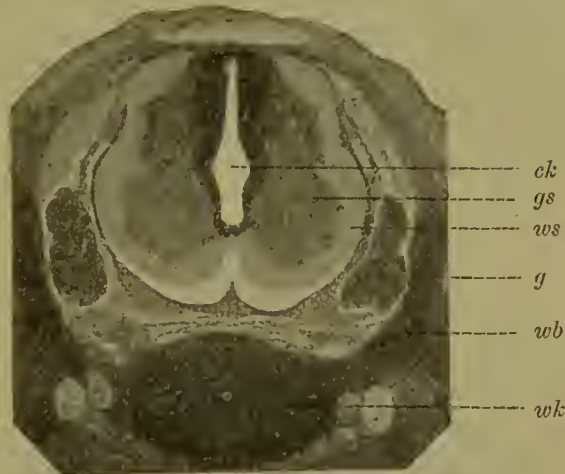


Fig. 242. Querschnitt durch Rückenmark und knorplige Wirbelsäule eines menschlichen Embryo.

*ck* Centralkanal, *gs* graue Substanz, *ws* weisse Substanz des Rückenmarks, *g* Spinalganglion mit hinterer Wurzel, *wk* Wirbelkörper mit Chordarrest, *wb* Wirbelbogen.



unteren Rande des ersten Lendenwirbels, wo er auch beim Erwachsenen endet.

Bei dem Heraufsteigen (dem Ascensus medullae spinalis) wird das letzte Ende des Rückenmarks, das dünne epitheliale Rohr, welches am Steissbein festgeheftet ist, in einen langen, dünnen Faden ausgezogen, der auch noch beim Erwachsenen als *Filum terminale internum* und *externum* bestehen bleibt. Der Faden zeigt am Anfang eine kleine Höhlung, die von flimmernden Cylinderzellen umgeben wird und eine Fortsetzung vom Centralcanal des Rückenmarks ist. Weiter nach abwärts setzt er sich dann in Form eines Bindegewebsstrangs bis zum Steissbein fort.

Eine zweite Folge des Emporsteigens des Rückenmarks ist eine Aenderung in der Verlaufsweise der Anfänge der peripheren Nervenstämme. Da ihre Ursprünge zugleich mit dem Rückenmark im Wirbelcanal immer mehr kopfwärts zu liegen kommen, die Stellen aber, wo sie durch die Zwischenwirbellöcher austreten, sich nicht verändern, so müssen sie aus der queren in eine immer schrägere Verlaufsrichtung übergehen, um so mehr, je weiter unten sie den Wirbelcanal verlassen. In der Halsgegend ist ihr Verlauf noch ein querer, in der Brustgegend beginnt er mehr und mehr schräg zu werden und wird endlich in der Lendengegend und noch mehr in der Kreuzbeingegend ein steil nach abwärts gerichteter. Hierdurch kommen die vom letzten Theil des Rückenmarks ausgehenden Nervenstämme eine grosse Strecke weit in den Wirbelcanal zu liegen, ehe sie zu den zum Durchtritt dienenden Kreuzbeinlöchern gelangen; sie umfassen dabei den *Conus medullaris* und das *Filum terminale* und stellen die als Pferdeschweif oder *Cauda equina* bekannte Bildung dar.

Endlich erfährt das Rückenmark auch noch in seiner Form einige Veränderungen. Schon vom 3. und 4. Monat an wachsen die Stellen, an denen die peripheren Nerven zur vorderen und zur hinteren Extremität abgehen und welche dem Hals- und Lendenmark angehören, stärker, indem in ihnen Ganglienzellen reichlicher zur Ausbildung kommen; sie werden als Hals- und Lendenanschwellung (*Intumescencia cervicalis* und *lumbalis*) unterschieden.

## 2. Die Entwicklung des Gehirns.

Wie für das Rückenmark ist auch für das Gehirn die Ausgangsform ein einfaches Rohr. Frühzeitig, jedoch noch ehe es überall geschlossen ist, erfährt es schon durch grösseres Wachstum einzelner Strecken und geringeres Wachstum anderer eine Gliederung; durch zwei Einschnürungen an seinen Seitenwandungen zerfällt es in die drei primären Hirnblasen (Fig. 90 *hb*<sup>1</sup>, *hb*<sup>2</sup>, *hb*<sup>3</sup>), die durch weite Oeffnungen mit einander in Verbindung bleiben und als Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen bezeichnet werden. An ihnen treten bald weitere Veränderungen ein, am frühzeitigsten am Vorderhirnbläschen. Seine seitlichen Wandungen wachsen rascher und stülpen sich nach aussen zu den beiden Augenblasen hervor (Fig. 243 *au*), die nach einiger Zeit sich von ihrem Mutterboden bis auf dünne, hohle Verbindungsstiele (Fig. 244 *au*) abzuschnüren beginnen. Die Stiele bleiben, da die Abschnürung hauptsächlich von oben nach unten erfolgt ist, mit der Basis des Vorderhirnbläschens in Zusammenhang. Dann fängt auch die vordere Wand des Bläschens an, sich nach vorn auszubuchten und sich durch eine seitliche Furche, die von oben-hinten

schräg nach unten-vorn verläuft, abzugrenzen (Fig. 244). Auf diese Weise wird das primäre Vorderhirnbläschen noch in zwei weitere Abtheilungen zerlegt, in die Anlagen für das Grosshirn (*gh*) und für das Zwischenhirn (*zh*), mit dessen Basis die beiden Sehnerven verbunden bleiben.

Die Grosshirnanlage beginnt bald durch ein sehr rasches Wachsthum alle übrigen Theile des Gehirns an Grösse zu überflügeln. Dabei wird es noch in eine linke und eine rechte Hälfte zerlegt. Es wächst nämlich von dem das Nervenrohr einhüllenden Bindegewebe ein Fortsatz, die spätere grosse Hirnsichel (Falx cerebri) in der Medianebene von vorn und oben der Grosshirnanlage entgegen und stülpt ihre obere Waud nach abwärts tief ein. Die beiden so entstandenen, an der Basis verbundenen Hälften (Fig. 245 *hms*), welche eine mehr flache mediane und eine convexe äussere Fläche zeigen, heissen die beiden Hemisphärenbläschen, da sie die Grundlage für die beiden Grosshirnhemisphären abgeben.

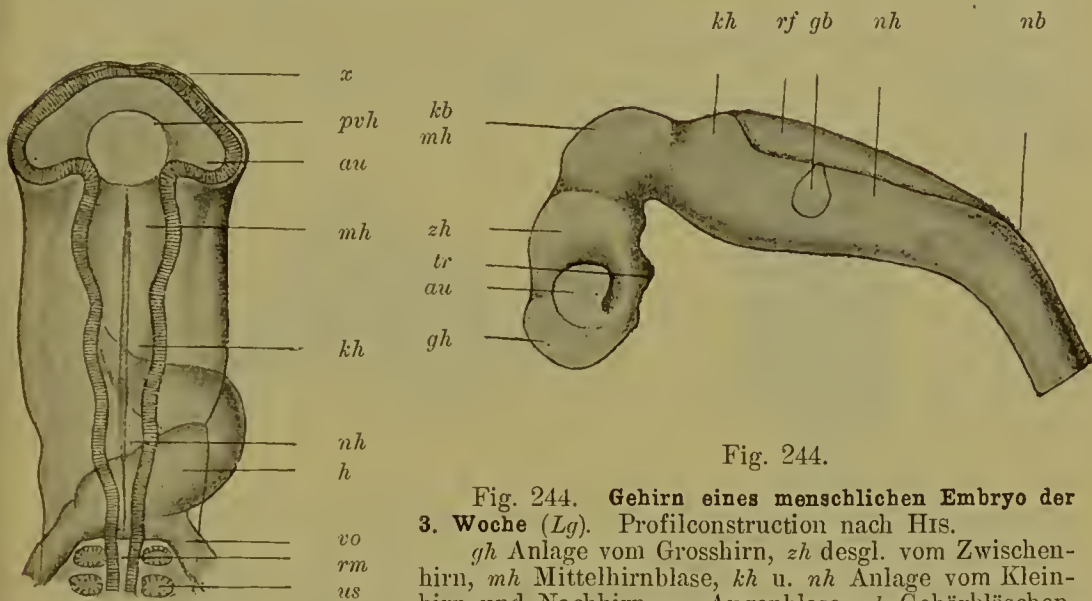


Fig. 243.

Fig. 244.

Fig. 244. Gehirn eines menschlichen Embryo der 3. Woche (Lg). Profilconstruction nach HIS.

*gh* Anlage vom Grosshirn, *zh* desgl. vom Zwischenhirn, *mh* Mittelhirnblase, *kh* u. *nh* Anlage vom Kleinhirn und Nachhirn, *au* Augenblase, *gb* Gehörbläschen, *tr* Trichter (Infundibulum), *rf* Rautenfeld, *nb* Nackenbeuge, *kb* Kopfbeuge.

Fig. 243. Kopf eines 58 Stunden hindurch bebrüteten Hühnchens in der Rückenlage bei durchfallendem Licht. 40 fach vergrössert. Nach MIHALKOVICS.

*x* vordere Wand des primären Vorderhirnbläschens, welche sich später zum Grosshirn ausstülpt, *pvh* primäres Vorderhirnbläschen, *au* Augenblase, *mh* Mittelhirnbläschen, *kh* Kleinhirnanlage, *nh* Nachhirn, *h* Herz, *vo* Vena omphalo-mesenterica, *rm* Rückenmark, *us* Ursegment.

Am dritten Hirnbläschen, welches auf frühen Embryonalstadien den längsten Abschnitt des ganzen Hirnrohres darstellt und, allmählich sich verjüngend, in das Rückenmarksvrohr übergeht, erfährt die obere Wand in grosser Ausdehnung eine erhebliche Verdünnung (Fig. 244 *rf*) mit Ausnahme eines kleinen Bezirks (*kh*) unmittelbar hinter der Eiuschnürung, durch welche es vom Mittelhirnbläschen (*mh*) abgegrenzt wird. Dadurch ist es möglich, auch hier schon die Anlagen für zwei später scharf gesonderte Hirnabschnitte zu unterscheiden: 1) die Anlage für das Kleinhirn (Epencephalon) (Fig. 244 *kh*), und 2) die Anlage für das verlängerte Mark (Metencephalon, Nachhirn) *nh*.



Die einzelnen durch Einschnürung und Ausstülpung, sowie durch ungleiche Verdickung der Wandungen hervorgerufenen Abschnitte des Hirnrohres setzen sich in der Folgezeit noch schärfer von einander ab, indem sie ihre Lage verändern.

Anfangs lagern die durch die ersten Einschnürungen entstandenen drei Hirnbläschen in einer geraden Linie hinter einander (Fig. 90) über der Chorda dorsalis, welche aber nur bis zum vorderen Ende des Mittelhirnbläschens reicht, wo sie zugespitzt aufhört. Aber schon von dem Augenblick an, wo sich die Augenblasen abzuschnüüren beginnen, verstellen sie sich in der Weise, dass die sie verbindende Längsachse starke, charakteristische Krümmungen erfährt, welche als Kopf-, Brücken- und Nackenbeuge unterschieden werden (Fig. 244 *kb*, *nb*).

Die Ursache für die Entstehung der Krümmungen, die für die Hirnanatomie gleichfalls von grundlegender Bedeutung sind, ist wohl in erster Linie in einem stärkeren Längenwachsthum zu suchen, durch welches sich das Hirnrohr namentlich in seiner dorsalen Wand vor den umgebenden Theilen auszeichnet. Wie Hrs durch Messungen festgestellt hat, nimmt die Gehirnanlage um mehr als das Doppelte an Länge zu, während das Rückenmark sich nur um den sechsten Theil seiner Länge vergrössert.

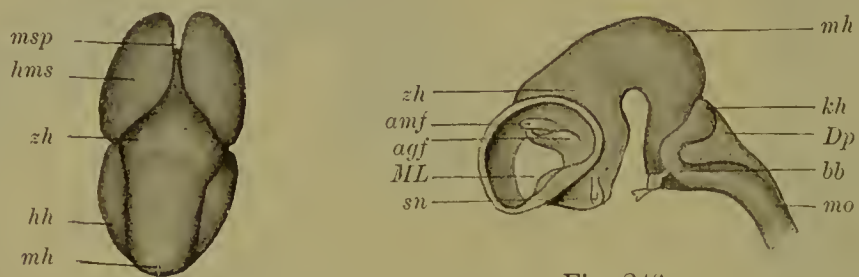


Fig. 245.

Fig. 246.

Fig. 245. Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryo, vom Scheitel betrachtet. Nach MIHALKOVICS.

*msp* Mantelspalte, in deren Grund man die embryonale Schlussplatte sieht, *hms* linke Hemisphäre, *zh* Zwischenhirn, *mh* Mittelhirn, *hh* Hinter- und Nachhirn.

Fig. 246. Gehirn eines 16 mm langen Kaninchen-Embryo in der linken Seitenansicht. Die äussere Wand des linken Grosshirnmantels ist entfernt. Nach MIHALKOVICS.

*sn* Sehnerv, *ML* MONRO'sches Loch, *agf* Adergeflechtfalte, *amf* Ammons-falte, *zh* Zwischenhirn, *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge), *kh* Kleinhirn, *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels, *bb* Brückenbeuge, *mo* Medulla oblongata.

Die Kopfbeuge (Fig. 244 *kb*) entwickelt sich am frühzeitigsten. Der Vorderhirnboden senkt sich ein wenig nach abwärts, um das vordere Ende der Chorda dorsalis (Fig. 156 *ch*) herum und bildet zuerst einen rechten, später sogar einen spitzen Winkel (Fig. 244 u. 158) mit dem dahinter gelegenen Theil der Hirnbasis. In Folge dessen kommt jetzt das Mittelhirnbläschen (Fig. 244 *mh*) am höchsten zu liegen und bildet den an der Oberfläche des Embryo weit hervorragenden Scheitelhöcker (Fig. 161 *s*).

Weniger bedeutend ist die Nackenbeuge, welche sich an der Grenze zwischen Nachhirn und Rückenmark einstellt (Fig. 244 *nb*). Sie ruft auch eine nach aussen hervortretende Krümmung, den sogenannten Nackenhöcker, bei den Embryonen der höheren Wirbeltiere hervor (Fig. 161 *s*).

Sehr hochgradig ist wieder die dritte Krümmung, welche von KÖLLIKER als die Brückenbeuge (Fig. 246 *bb*) bezeichnet worden ist, weil sie in der Gegend der späteren Varolsbrücke entsteht. Sie unterscheidet sich auch von den beiden zuerst beschriebenen Krümmungen dadurch, dass ihre Convexität nicht nach dem Rücken des Embryo, sondern nach der ventralen Seite zu gerichtet ist. Sie bildet sich zwischen dem Boden der Kleinhirnanlage und des verlängerten Marks aus und stellt einen ventralwärts weit hervorragenden Wulst dar, an welchem sich später die queren Fasern der Varolsbrücke anlegen.

Die Grösse der Krümmungen ist bei den verschiedenen Classen der Wirbelthiere eine sehr verschiedene. So ist die Kopfbeuge bei niederen Wirbelthieren (den Cyclostomen, Fischen, Amphibien) sehr wenig ausgesprochen, viel stärker dagegen bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren; namentlich aber sind beim Menschen, welcher das voluminöseste Gehirn besitzt, alle Krümmungen in sehr hohem Grade ausgeprägt.

Die drei Hirnblasen geben die Grundlage für eine naturgemässe Eintheilung des Gehirns ab; denn wie das Studium der weiteren Entwicklung lehrt, entstehen aus dem Nachhirnbläschen die Medulla oblongata, der Wurm, die Kleinhirnhemisphären und die Varolsbrücke; aus dem Mittelhirnbläschen die Hirnschenkel und Vierhügel; aus dem primären Vorderhirnbläschen endlich das Zwischenhirn mit dem Trichter, der Zirbel, den Sehhügeln, sowie die beiden Grosshirnhemisphären.

Die Hohlräume des primären Hirnrohrs werden zu den Ventrikeln des Gehirns. Aus dem Hohlraume des dritten Bläschens leitet sich der vierte Ventrikel oder die Rautengrube ab, aus dem Hohlraume des Mittelhirnbläschens der Aquaeductus Sylvii, aus dem Hohlraum des primären Vorderhirnbläschens der dritte Ventrikel und die beiden Seitenventrikel, die auch als erster und zweiter Ventrikel bezeichnet werden.

Bei allen Umwandlungen des Hirnrohrs greifen histologische und morphologische Sonderungen auf das mannigfaltigste in einander. In histologischer Hinsicht ist zu erwähnen, dass ursprünglich die Wände der Bläschen in gleicher Weise, wie das Medullarrohr, aus dicht gedrängten, spindelförmigen Zellen bestehen, die sich nach und nach in zwei verschiedenen Richtungen differenziren. An einigen Stellen behalten die Zellen ihren epithelialen Charakter bei und liefern 1) an der Decke des Zwischen- und Nachhirns den epithelialen Ueberzug der Adergeflechte, 2) das die Ventrikel des Hirns auskleidende Ependym, 3) follikelartige Gebilde, wie die Zirbel (Fig. 252). Am grössten Theil der Wandung vermehren sich die Zellen in ausserordentlichem Maasse und wandeln sich zu kleineren und grösseren Lagern von Ganglienzellen und Nervenfasern um. Die Vertheilung der so entstehenden grauen und weissen Substanz zeigt an den Hirnblasen nicht mehr das gleichförmige Verhalten wie am Rückenmark. Eine Uebereinstimmung gibt sich nur darin kund, dass sich in jedem Hirntheil graue Kerne finden, die, wie die vorderen und die hinteren grauen Rückenmarkssäulen, von einem Mantel weisser Substanz umhüllt werden. Dazu gesellen sich aber an den zwei zur grössten Entfaltung gelangten Gehirnthteilen graue, ganglienzellenhaltige Schichten, die einen oberflächlichen Ueberzug, die graue Rinde des Gross- und Kleinhirns, liefern. Hierdurch wird an einzelnen Hirnpartieen die weisse Substanz zum Markkern, die graue zur Rinde, ein Verhältniss,



in welchem sich dem Aufbau des Rückenmarks gegenüber ein wichtiger Unterschied ausspricht.

Die morphologische Sonderung des Gehirns beruht auf dem sehr ungleichen Wachsthum sowohl der einzelnen

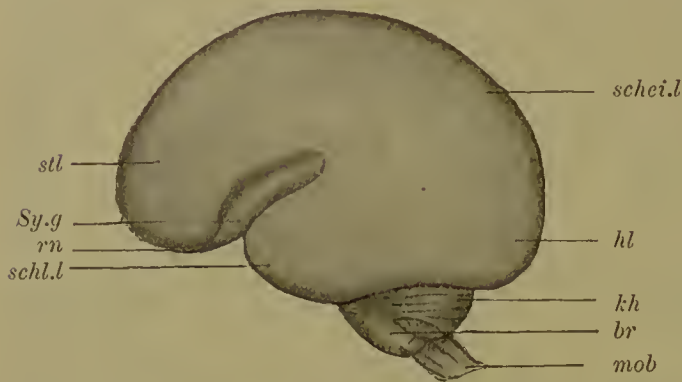


Fig. 247. Seitliche Ansicht vom Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des 5. Monats. Natürl. Grösse. Nach MIHALKOVICS.

*stl* Stirnlappen, *schei.l* Scheitellappen, *hl* Hinterhauptslappen, *schl.l* Schläfenlappen, *Syl.g* Sylvische Grube, *rn* Riechnerv, *kh* Kleinhirn, *br* Brücke, *mob* Medulla oblongata.

Grosshirn sich umbildend, gleichsam einen Mantel liefern, welcher die anderen Bläschen von oben und von der Seite ganz bedeckt und nur die Hirnbasis freilässt.

Das ungleiche Wachsthum der Hirnwandungen äussert sich ferner in dem Auftreten verdickter und verdünnter Stellen, in der Ausbildung besonderer Nervenstränge (Pedunculi cerebri, cerebelli etc.), in der Ausbildung grösserer und kleinerer Lager von Ganglienzellen (Thalamus opticus, Corpus striatum). Hierbei zeigt sich auch das im fünften Kapitel ausführlich besprochene Princip der Faltenbildung in eigenartiger Weise durchgeführt, und zwar an den Grosshirn- und Kleinhirnhemisphären mit Einschluss des Wurms, also an den beiden Hirnthteilen, die an ihrer Oberfläche mit grauer Rinde überzogen sind. Wie man aus einer grossen Reihe von Erscheinungen schliesst, hängt die Leistungsfähigkeit des Gross- und Kleinhirns mit der Ausdehnung der grauen Rinde und der in ihr regelmässig angeordneten Ganglienzellen zusammen. Hieraus erklärt sich die sehr bedeutende Oberflächenvergrösserung, welche am Gross- und Kleinhirn des Menschen durch verschiedenartige Faltenbildung herbeigeführt wird. Am Grosshirn erheben sich vom Marklager der Hemisphären (Centrum semiovale) breite Leisten (Gyri), welche, in mäandrischen Windungen verlaufend, das charakteristische Relief der Oberfläche erzeugen (Fig. 260). Am Kleinhirn sind die zahlreichen, vom Markkern ausgehenden Leisten schmal, parallel zu einander angeordnet und mit kleineren Nebenleisten zweiter und dritter Ordnung besetzt, so dass ihr Querschnitt baumförmige Figuren ergibt (Arbor vitae).

Wenn wir nach diesen Vorbemerkungen die Umbildungen der drei Bläschen in das Auge fassen, so wollen wir an jedem, wie es MIHALKOVICS in seiner Monographie der Gehirnentwicklung durch-

nen drei Blasen, als auch verschiedener Strecken ihrer Wandung; z. B. bleiben hinter der übermächtigen Entfaltung der Hemisphärenbläschen, die zum Grosshirn werden, die übrigen Abschnitte weit zurück und machen im Vergleich zu ihnen nur einen kleinen Bruchtheil der gesammten Hirnmasse aus (Fig. 247 u. 249). Sie werden als Hirnstamm zusammengefasst, im Gegensatz zu den Hemisphärenbläschen, die ins

geführt hat, vier Abschnitte als Boden, Decke und Seitentheile unterscheiden und mit dem letzten Bläschen beginnen, da es sich in seinem Bau am meisten an das Rückenmark anschliesst. Behufs genauerer Abgrenzungen kann man noch ausserdem an den Seitenwandungen in derselben Weise wie am Rückenmark eine dorsale und eine ventrale Längszone (HIS, S. MINOT) unterscheiden.

### 1. Umwandlung des primären Hinterhirnbläschens.

Das Hinterhirnbläschen zeigt am Anfang seiner Entwicklung (beim Hühnchen am 2. und 3. Tage) sehr regelmässige und recht charakteristische Einfaltungen seiner Seitenwandungen und wird durch sie vorübergehend in mehrere kleinere, hinter einander gelegene Abtheilungen geschieden, in welchen manche Forscher eine Segmentirung des Hirnrohrs erblicken, die zum Austritt gewisser Hirnnerven in Beziehung stehe und für die Frage nach der Segmentirung des gesamten Kopfabschnittes wichtig sei. Auffallend ist allerdings die grosse Regelmässigkeit, mit welcher solche Falten, wie es scheint, auf einer bestimmten Periode der Hirnentwicklung in allen Classen der Wirbelthiere gebildet werden. Schön ausgeprägt sind sie in Fig. 248, einem Frontalschnitt durch das Hinterhirnbläschen von einem Hühnerembryo, aber auch eines sehr jungen menschlichen Embryo (Fig. 277) zu sehen. Die nach dem vierten Ventrikel gekehrte innere Contur der Hirnwand zeigt fünf Ansbuchtungen, die kleine Abschnitte einer Kreislinie darstellen und durch scharf vorspringende Kämme (*k*) gegen einander abgesetzt sind. Der zwischen zwei Kämmen gelegene Abschnitt der Hirnwand wird jetzt gewöhnlich mit einem von ORR eingeführten Namen als Neuromer bezeichnet.

An der äusseren Oberfläche sind die Neuromeren nur wenig gegen einander abgegrenzt durch seichte Furchen (*f*) in der Gegend, wo sich nach innen die Kämme erheben. Auch in der Hirnwand selbst macht sich eine gewisse Abgrenzung bemerkbar in der Form von feinen, hellen Linien, die, von den äusseren Furchen ausgehend, sich oft bis in die Nähe der inneren Kanten verfolgen lassen und wohl dadurch hervorgerufen sind, dass hier die ovalen, dicht gedrängten und überhaupt in jedem Segment regelmässig angeordneten Kerne fehlen. Die Segmentirung ist allein auf die Seitenwandungen beschränkt, an der Decke und dem Boden fehlt sie.

Aus dem primären Hinterhirnbläschen

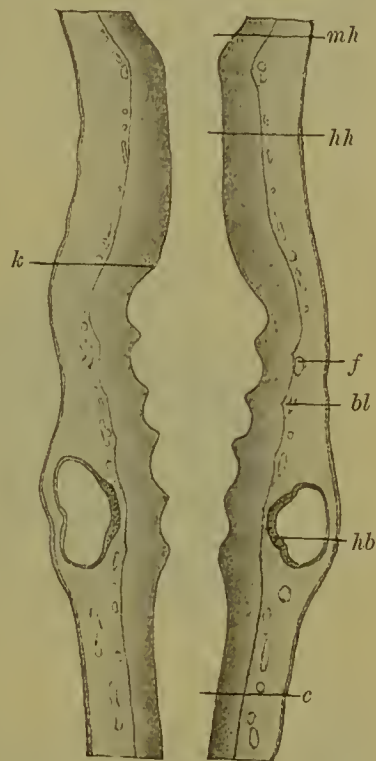


Fig. 248. Frontalschnitt durch den hinteren Theil des Hirnrohrs eines jungen Hühner-Embryo.

*mh* Hohlraum des Mittelhirnbläschens, *hh* vorderer engerer Abschnitt der Höhlung des Hinterhirnbläschens, das in seinem dahinter gelegenen weiteren Abschnitt die Neuromerie zeigt, *k* Kante, durch welche ein Neuromer vom andern an der innern Oberfläche abgegrenzt wird, *f* Grenzfurche der Neuromeren an der Aussenfläche und davon ausgehende helle Linie, *hb* Hörbläschen, *bl* Blutgefässe, *c* Uebergang des vierten Ventrikels in den Centralkanal des Rückenmarks.



sondern sich im Laufe der Entwicklung das verlängerte Mark und das Kleinhirn mit der Brücke.

Das **verlängerte Mark** entwickelt sich aus dem hinteren, bedeutend längeren Abschnitt des Hinterhirnbläschens. Frühzeitig treten hier Boden und Seitenwandungen in einen Gegensatz zur Decke. Die beiden ersteren (Fig. 249 u. 250) verdicken sich beträchtlich durch Anbildung von Nervensubstanz und sondern sich (beim Menschen im 3. bis 6. Monat) jederseits in äusserlich erkennbare, weil durch Furchen geschiedene Stränge, welche mit gewissen Modificationen die Fortsetzungen der bekannten drei Stränge des Rückenmarks sind. Die Decke des Bläschens (Fig. 244 *rf* u. Fig. 251 *Dp*) erzeugt dagegen keine Nervensubstanz, behält ihre epitheliale Structur bei, verdünnt sich noch mehr und stellt beim Erwachsenen eine einfache Lage platter Zellen dar. Diese bildet den einfachen Verschluss des von oben nach unten plattgedrückten Hohlraums des Nachhirnbläschens, des vierten Ventrikels oder der Rautengrube. Sie legt sich an die untere Fläche der weichen Hirnhaut fest an und erzeugt mit ihr das hintere Adergeflecht (Tela chorioidea inferior). Der Name Adergeflecht ist gewählt worden, weil die weiche Hirnhaut in dieser Gegend sehr blutgefässreich wird und mit zwei Reihen verästelter Zotten in den Hohlraum des Nachhirnbläschens hineinwuchert, immer die dünne Epitheldecke vor sich hertreibend und einfaltend.



Fig. 249. Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des 5. Monats in der Medianebene halbiert. Ansicht der rechten Innenhälfte. Natürliche Grösse. Nach MIHALKOVICS.

*rn* Riechnerv, *tr* Trichter des Zwischenhirns, *cma* Commissura anterior, *ML* MORNO'Sches Loch, *frx* Fornix, Gewölbe, *spt* Septum pellucidum, durchsichtige Scheidewand, *bal* Balken (Corpus callosum), welcher nach abwärts am

Balkenknie in die embryonale Schlussplatte übergeht, *cmg* Sulcus calloso-marginalis, *fo* Fissura occipitalis, *zw* Zwickel (Cuneus), *fc* Fissura calcarina, *z* Zirbel, *vh* Vierhügel, *kh* Kleinhirn.

Seitlich geht die Deckplatte oder das Epithel des Adergeflechts in die zu Nervenmassen umgewandelten Theile der Hirnbläschen über. Der Uebergang wird durch dünne Lamellen weisser Nervensubstanz vermittelt, welche den Rand der Rautengrube als Obex, Taenia, hinteres Marksegel und Flockenstiel umsäumen. Wenn man mit der weichen Hirnhaut auch das hintere Adergeflecht von dem verlängerten Mark abzieht, so wird natürlich die daran haftende Epitheldecke des vierten Ventrikels mit entfernt, und es entsteht der hintere Hirnschlitz älterer Autoren, durch welchen man in das Hohlraumssystem von Hirn und Rückenmark eindringen kann.

Das **Kleinhirn** sondert sich aus dem kleineren vordersten Abschnitt des Hinterhirnbläschens (Fig. 244 *kh*). Es erfahren hier die Seitenwandungen eine ganz ausserordentliche Verdickung; dabei rücken sie dorsal und ventral dicht zusammen und verdrängen die Boden- und

die Deckplatte vollständig. Sie liefern so einen aus Nerven-elementen gebildeten dicken Substantring, welcher einen kleinen Hohlraum umschliesst, der zum vorderen Theil der Rantengrube wird (Fig. 250, 251). Das Kleinhirn entwickelt sich demnach (SCHAPER) aus einer bilateral symmetrischen Anlage. Der Boden des Substantringes liefert die Brücke (Fig. 251 *bb*), deren Querfaserung im 4. Monat deutlich wird. Namentlich aber wuchert die obere Hälfte des Ringes in ganz ausserordentlichem Maasse und verleiht dem Kleinhirn sein eigenartiges Gepräge. Zuerst stellt sie einen dicken, quergelagerten Wulst dar (Fig. 250, 251 *kh*), der nach hinten die verdünnte Decke des verlängerten Marks überragt. Im 3. Monat erhält der mittlere Theil des Wulstes durch Einsenkung der Gefässhaut vier tiefe Querfurchen (Fig. 250) und setzt sich so als Wurm gegen die noch glatt erscheinenden Seitentheile (*kh*) ab. Diese eilen von jetzt ab im Wachsthum dem Mitteltheil voraus, wölben sich als zwei Halbkugeln zu beiden Seiten hervor und werden, indem sie vom 4. Monat an Querfurchen erhalten, zu den voluminösen Kleinhirnhemisphären.

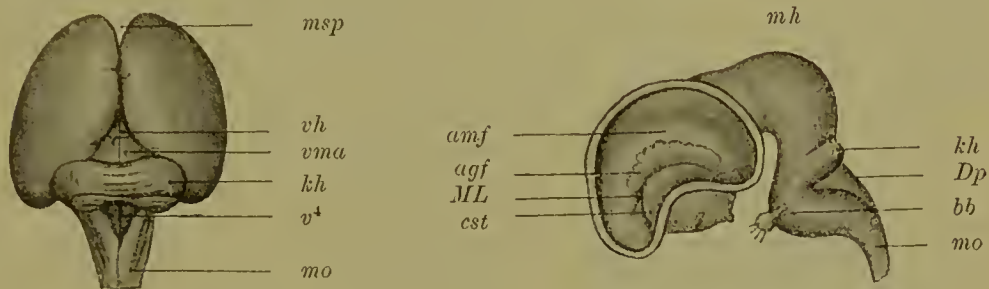


Fig. 250.

Fig. 251.

Fig. 250. Gehirn eines menschlichen Embryo aus der zweiten Hälfte des 3. Monats, von hinten betrachtet. Natürl. Grösse. Nach MIHALKOVICS.

*msp* Mantelspalte, *vh* Vierhügel, *vma* Velum medullare anterius, *kh* Kleinhirnhemisphären, *v<sup>4</sup>* vierter Ventrikel (Rautengrube), *mo* Medulla oblongata.

Fig. 251. Gehirn eines 5 cm langen Rinds-Embryo in seitlicher Ansicht. Die seitliche Wand des Hemisphärenmantels ist abgetragen. Vergrösserung  $\frac{1}{4}$ . Nach MIHALKOVICS.

*cst* Streifenhügel, *ML* MORNO'sches Loch, *agf* Adergeflechtfalte (Plexus chorioideus lateralis), *amf* Ammonsfalte, *kh* Kleinhirn, *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels, *bb* Brückenbeuge, *mo* Medulla oblongata, *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge).

Wo Wurm und Hemisphären in die Deckentheile des verlängerten Marks und des Mittelhirnbläschens übergehen, wird nur wenig Nervensubstanz ausgebildet, und so entstehen dünne Markblättchen, welche einerseits zum hinteren Adergeflecht, andererseits zur Vierhügelplatte (*vh*) den Uebergang vermitteln, das hintere und das vordere Marksegel.

## 2. Umwandlung des Mittelhirnbläschens (Fig. 244, 249, 250, 251).

Das Mittelhirnbläschen ist der konservativste Abschnitt des embryonalen Nervenrohrs, der sich am wenigsten verändert; es lässt beim Menschen nur einen kleinen Hirntheil aus sich hervorgehen. Seine Wandungen verdicken sich ziemlich gleichmässig um den Hohlraum, der eng und zur Sylvischen Wasser-



leitung wird. Der Boden mit der unteren Hälfte der Seitenwandung (Grundplatte von His) liefert die Hirnstiele und die Substantia perforata posterior. Die Deckplatte nebst der oberen Hälfte der Seitenwandungen (Flügelplatte von His) (Fig. 250 *vh*) wird zu den Vierhügeln; im 3. Monat erscheint eine Medianfurche und im 5. eine sie rechtwinklig kreuzende Querfurche.

Während am Beginn der Entwicklung das Mittelhirnbläschen (Fig. 244 u. 251 *mh*) in Folge der Krümmungen des Nervenrohrs die höchste Stelle einnimmt und am Kopf den Scheitelhöcker (Fig. 169 *s*) hervorrufft, wird es später von oben her von den anderen voluminöser werdenden Hirntheilen, wie Kleinhirn und Grosshirn, überwachsen und in die Tiefe an die Basis des Gehirns gedrängt. (Vergl. Fig. 244 *mh* mit Fig. 249 *vh*.)

### 3. Umwandlung des primären Vorderhirnbläschens.

In Folge von Metamorphosen, die schon früh einsetzen und auf S. 258 bereits ihre Darstellung gefunden haben, sondert sich das primäre Vorderhirnbläschen in die Augenblasen, deren Entwicklung in einem besonderen Abschnitt über die Sinnesorgane weiter verfolgt werden wird, und in die Anlagen für das Zwischenhirn und das Grosshirn, auf welche in diesem Abschnitt näher einzugehen ist.

Das **Zwischenhirn** entwickelt sich aus dem Abschnitt des primären Vorderhirnbläschens, aus dessen Seitenwandungen sich die Augenblasen ausgestülpt haben. Wie das Mittelhirnbläschen liefert er nur einen verhältnissmässig kleinen Hirntheil, geht aber eine Reihe interessanter Veränderungen ein, da zwei Anhänge von räthselhafter Bedeutung, die Zirbeldrüse und die Hypophyse, an ihm zur Entwicklung kommen.

Am Zwischenhirn wird ebenfalls eine beträchtliche Menge von Nervensubstanz nur an den Seitenwandungen gebildet, die sich dadurch zu den Sehhügeln mit ihren Ganglienlagern verdicken. Zwischen ihnen erhält sich der Hohlraum des Bläschens als enge, senkrechte Spalte, bekannt als dritter Ventrikel; er ist mit der Rautengrube durch die Sylvische Wasserleitung verbunden. Der Bodentheil bleibt dünn und wird frühzeitig nach unten ausgestülpt; er gewinnt so die Form eines kurzen Trichters (Infundibulum) (Fig. 244 u. 249 *tr*), mit dessen Spitze sich die gleich näher zu beschreibende Hypophyse verbindet.

Die Decke zeigt in ihrer Umbildung mit dem entsprechenden Theile des Hinterhirnbläschens (Fig. 249) eine auffällige Uebereinstimmung. Sie erhält sich als eine einfache, dünne Epithelschicht, verbindet sich mit der gefässreichen, weichen Hirnhaut, die wieder zottenförmige Wucherungen mit Gefässschlingen in den dritten Ventrikel hineinsendet, und stellt mit ihr zusammen das vordere Adergeflecht (*Tela chorioidea anterior* oder *superior*) dar. Wenn man beim Abziehen der weichen Hirnhaut auch das Adergeflecht entfernt, wird der dritte Ventrikel eröffnet; es entsteht der vordere grosse Hirnschlitz, durch welchen man, wie durch die gleichnamige Bildung am verlängerten Mark, in die Hohlräume des Gehirns eindringen kann.

Die Uebereinstimmung mit dem verlängerten Mark spricht sich noch in einem weiteren Punkte aus. Wie an diesem sich die Ränder der Deckplatte zu dünnen Markstreifen entwickeln, durch deren Ver-

mittlung der Ansatz an der Seite der Rautengrube erfolgt, so befestigt sich auch hier das Epithel des Adergeflechts auf der Oberfläche der Sehhügel vermittelst dünner, aus markhaltigen Nervenfasern bestehender Streifen (*Taeniae thalami optici*).

Ans dem hintersten Theil der Deckplatte des Zwischenhirnbläschens nimmt endlich sehr frühzeitig, beim Menschen im Laufe des 2. Monats, die Zirbeldrüse (*Glandula pinealis* s. *Conarium*) (Fig. 249 *z*) ihren Ursprung, ein eigenthümliches Gebilde, das bei keinem Wirbelthiere, den *Amphioxus lanceolatus* ausgenommen, vermisst wird. Ueberall legt sie sich in genau derselben Weise an. An der Decke des Zwischenhirns, und zwar am Uebergang in die Decke des Mittelhirns oder in die *Lamina quadrigemina*, entsteht eine Ausstülpung (Fig. 158 *zf* u. Fig. 249 *z*), welche die Form eines Handschuhfingers besitzt, der *Processus pinealis* oder Zirbelfortsatz, dessen Spitze anfänglich nach vorn, später nach hinten gerichtet ist. In seinen weiteren Umbildungen zeigen sich, soweit unsere heutigen Kenntnisse reichen, nicht unerhebliche Verschiedenheiten.

Bei den Vögeln und Säugethieren geht der Zirbelfortsatz Umwandlungen ein, welche ein Organ von drüsiger, folliculärer Structur entstehen lassen. Bei den Vögeln treibt er an seiner Oberfläche in einem bestimmten Stadium in das umgebende, mit Blutgefässen reich versehene Bindegewebe mehrere Epithelstränge

hinein, die sich weiter durch Sprossung vermehren und schliesslich in zahlreiche, kleine Follikel zerfallen (Fig. 252 *f*). Diese bestehen aus mehreren Lagen von Zellen, zu äusserst aus kleinen, rundlichen, kugeligen Elementen, zu innerst aus cylindrischen, flimmernden Zellen. Der Anfangstheil des Zirbelfortsatzes wird von der folliculären Umbildung nicht mit betroffen und erhält sich als eine trichterförmige Aussackung an der Decke des Zwischenhirns; mit seinem oberen Ende sind die einzelnen, vom Mutterboden abgeschnürten, folliculären Bläschen durch Bindegewebe verbunden. Bei den Säugethieren findet die Entwicklung in ähnlicher Weise wie beim Hühnchen statt: es entstehen auch Follikel, die zuerst eine kleine Höhlung einschliessen, später aber solid werden. Sie sind dann ganz von kugeligen Zellen ausgefüllt, welche eine gewisse Aehnlichkeit mit Lymphkörperchen besitzen. Beim Erwachsenen kommt es im Innern der einzelnen Follikel zur Abscheidung von Concrementen, dem Hirnsand (*Acervulus cerebri*).

Zu einem ausserordentlich merkwürdigen Organ hat sich der *Processus pinealis* bei mehreren Arten von Reptilien entwickelt; schon bei seiner ersten Anlage ist er zu einem Schlauch von bedeutender Länge (Fig. 253) ausgewachsen, welcher durch eine im Scheitelbein (*schb*) gelegene Oeffnung, dem *Foramen parietale*, durch die Schädeldecke nach aussen tritt und sich mit seinem blasenartig erweiterten Ende (*bl*) weitab vom Zwischenhirn unter die Epidermis einbettet.



Fig. 252. Schnitt durch die Zirbel des Truthahns. 180 fach vergrössert. Nach MIHALKOVICS.

*f* Follikel der Zirbel mit ihren Höhlungen, *b* Bindegewebe mit Blutgefässen.



Hier lässt sich seine Lage am Kopf des lebenden Thieres leicht daran erkennen, dass die Hornschuppen (*z*) eine besondere Form zeigen und vor allen Dingen pigmentfrei und durchsichtig sind.

Bei den meisten Reptilien bleibt die Zirbel ein kleines, von flimmernden Cylinderzellen ausgekleidetes Bläschen, das durch einen langen hohlen Stiel mit der Decke des Zwischenhirns verbunden ist; in anderen Fällen aber, bei Hatteria, Monitor, bei der Blindschleiche und der Eidechse, geht der blasenartige Endtheil der Zirbel eine auffallende Umbildung ein, durch welche er mit dem Auge mancher wirbellosen Thiere eine gewisse Aehnlichkeit erhält. Bei Hatteria (Fig. 254) z. B. ist derjenige Abschnitt der Blasenwand, welcher der Körperoberfläche am nächsten liegt, zu einem linsenartigen Körper (*l*), der gegenüber befindliche, in den faserigen Strang (*st*) übergehende Wandtheil dagegen zu einer retinaähnlichen Bildung (*r*) umgestaltet worden.

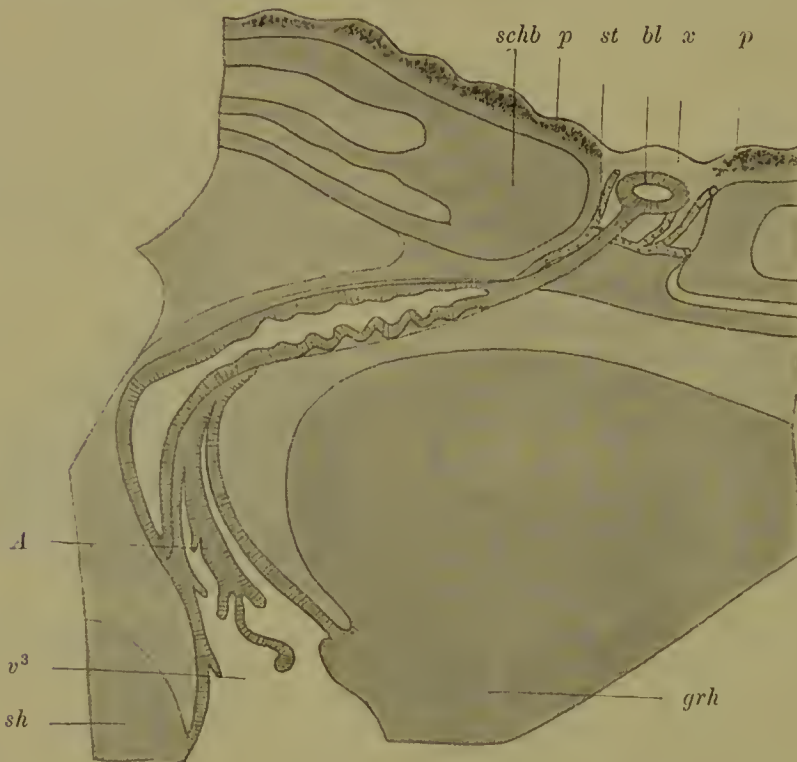


Fig. 253. Schematischer Längsschnitt durch das Gehirn von *Chamaeleo vulgaris* mit der Zirbel, die in drei Abschnitte, einen blasenartigen, strangartigen und schlauchartigen, gesondert ist. Nach BALDWIN SPENCER.

*schb* Scheitelbein mit dem Foramen parietale, *p* Pigment der Haut, *st* strangartiger, mittlerer Abschnitt der Zirbel, *bl* blasenartiger Endabschnitt der Zirbel, *x* durchsichtige Stelle der Haut, *grh* Grosshirn, *sh* Sehhügel, *v*<sup>3</sup> dritter Ventrikel, der sich nach oben in den schlauchartigen Anfangstheil (*A*) der Zirbel fortsetzt.

Die Linse (*l*) ist dadurch entstanden, dass sich an der vorderen Wand der Blase die Epithelzellen zu Cylinderzellen und einkernigen Fasern verlängert und dabei einen mit convexer Fläche in die Höhle der Blase vorspringenden Hügel hervorgerufen haben. Am hinteren Abschnitt sind die Epithelzellen in verschiedene Schichten gesondert, von denen sich die innerste durch reichlichen Gehalt an Pigment auszeichnet. Zwischen die pigmentirten Zellen sind andere eingebettet, die sich den Stäbchen der Sehzellen des paarigen Auges bei Wirbelthieren ver-

gleichen lassen und nach abwärts mit Nervenfasern in Zusammenhang zu stehen scheinen.

Viele Forscher sind denn auch der Ansicht, dass wir die Zirbel in diesen Fällen als ein unpaares Parietalauge bezeichnen müssen.

Dass das Organ für die Wahrnehmung von Licht eingerichtet ist, erscheint nicht unwahrscheinlich, wenn man in Betracht zieht, dass an der Stelle des Schädels, wo das Foramen parietale liegt, in Folge der Durchsichtigkeit der Hornschüppchen Lichtstrahlen durch die Haut hindurchzudringen vermögen.

Auch spricht hierfür die Anwesenheit des linsenförmigen Körpers und des Pigments. Ob aber das Organ zum Sehen dient, oder nur dazu, Wärmeindrücke zu vermitteln, ob es also mehr ein Wärmeorgan als ein Auge ist, muss augenblicklich wohl dahingestellt bleiben. Noch mehr aber ist es eine offene Frage, ob das Wärmeorgan eine Bildung ist, die sich als eine besondere Einrichtung nur an dem Zirbelfortsatz einiger Reptilien, wie z. B. das Hörbläschen am Schwanz von Mysis, einer Crustacee, entwickelt hat, oder ob es eine ursprünglich allen Wirbelthieren gemeinsame Einrichtung darstellt. In diesem Falle müssten weit verbreitete Rückbildungsprocesse angenommen werden. Denn

bis jetzt ist in den höheren Wirbelthierclassen etwas Aehnliches, wie bei den Reptilien, nicht aufgefunden worden.

Ein ebenso merkwürdiges Organ, wie die Zirbel an der Decke des Zwischenhirns, ist der Hirnanhang oder die Hypophysis, welche mit dem Boden des Zwischenhirns und zwar mit der Spitze seines Trichterfortsatzes verbunden ist.

Die Hypophyse hat einen doppelten Ursprung, welcher sich später auch noch in ihrem ganzen Aufbau zu erkennen gibt, da sie sich aus einem grösseren, vordern und aus einem kleineren, hinteren Lappen

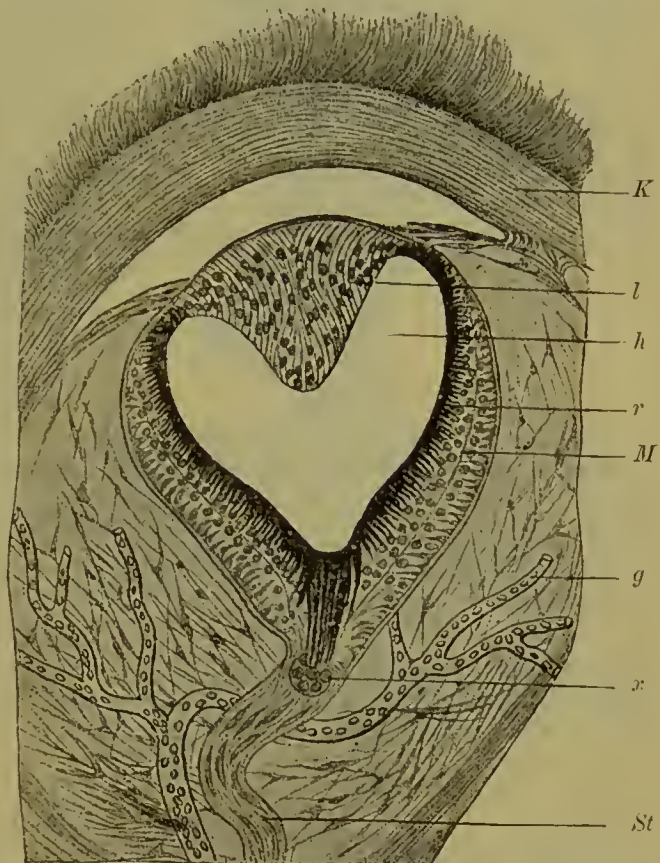


Fig. 254. Längsschnitt durch die Bindegewebskapsel mit dem Pinealauge von *Hatteria punctata*. Schwach vergrössert. Nach BALDWIN SPENCER. Der vordere Theil der Kapsel füllt das Scheitelloch (Foramen parietale) aus.

*K* bindegewebige Kapsel, *l* Linse, *h* mit Flüssigkeit gefüllte Höhle des Auges, *r* retinaähnlicher Theil der Augenblase, *M* Molecularschicht der Retina, *g* Blutgefässe, *x* Zellen im Stiel des Pinealanges, *St* dem Sehnerv vergleichbarer Stiel des Pinealanges.



zusammensetzt, die beide in ihren histologischen Eigenschaften grundverschieden sind.

Um ihre erste Anlage zu beobachten, ist es nothwendig, auf ein sehr frühes Stadium (Fig. 156) zurückzugehen, in welchem die Mund-

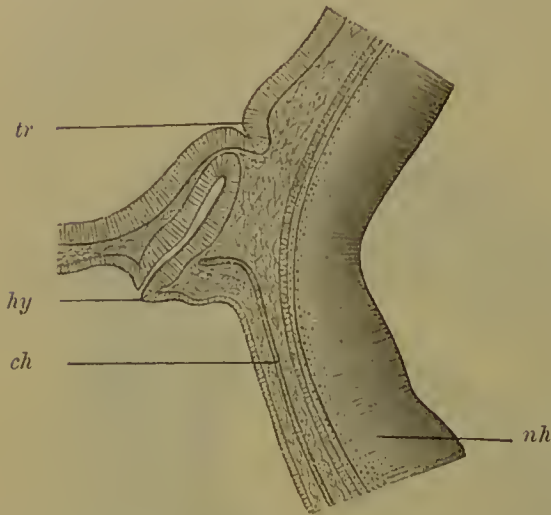


Fig. 255. Medianer Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 12 mm langen Kaninchen-Embryo. 50fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

*tr* Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *nh* Boden des Nachhirns, *ch* Chorda, *hy* Hypophysentasche.

genannten primitiven Gaumensegel vorübergehend erhalten bleiben. Nach vorn von diesen entwickelt sich nun (beim Hühnchen am 4. Tage

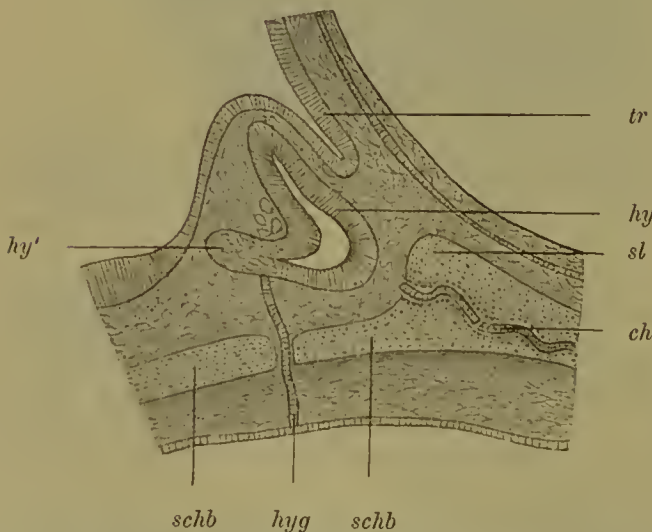


Fig. 256. Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 20 mm langen Kaninchen-Embryo. 55fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

*tr* Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *hy* Hypophysis, *hy'* Theil der Hypophysis, an welchem die Bildung der Drüsenläuche beginnt, *hyg* Hypophysengang, *schb* Schädelbasis, *ch* Chorda, *sl* Sattellehne.

bucht eben erst entstanden und durch die Rachenhaut (*rh*) von der Kopfdarmhöhle noch getrennt ist. In dieser Zeit ist an den Hirnbläschen bereits die Kopfkrümmung eingetreten, die Chorda dorsalis (*ch*) endet mit ihrer vorderen Spitze unmittelbar an dem Ansatz der Rachenhaut. Vor ihr liegt nun die wichtige Stelle, an welcher sich der Hirnanhang entwickelt, als ein Product des äusseren Keimblattes und nicht, wie früher immer angegeben wurde, als ein Erzeugniss der Kopfdarmhöhle.

Die ersten einleitenden Schritte zur Bildung der Hypophyse geschehen bald nach dem Durchreissen der Rachenhaut (Fig. 158 u. 255), von welcher noch einige unbedeutende Reste an der Schädelbasis als die so-

genannten primitiven Gaumensegel vorübergehend erhalten bleiben. Nach vorn von diesen entwickelt sich nun (beim Hühnchen am 4. Tage der Bebrütung, beim Menschen in der 4. Woche, His) eine kleine Ausstülpung, die der Basis des Zwischenhirns (*tr*)

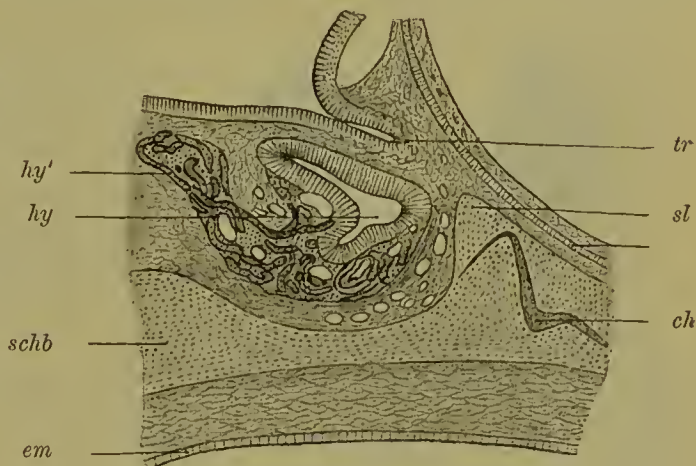
entgegenwächst, die RATHKE'sche Tasche oder die Hypophysentasche (*hy*). Sie vertieft sich darauf, beginnt sich von ihrem Mutterboden abzuschneiden und in ein Säckchen umzugestalten, dessen Wand aus mehreren Lagen von Cylinderzellen zusammengesetzt ist (Fig. 256).

Das Hypophysensäckchen (*hy*) bleibt noch längere Zeit mit der Mundhöhle durch einen engen Gang (*hyg*)

in Verbindung. Auf späteren Stadien aber wird die Verbindung bei den höheren Wirbelthieren gelöst, indem das embryonale Bindegewebe, welches die Grundlage für die Entwicklung des Kopfskelets hergibt, sich verdickt und das Säckchen von der Mundhöhle weiter abdrängt (Fig. 256 u. 257). Wenn dann in dem Bindegewebe der Verknorpelungsprocess erfolgt, durch welchen die knorpelige Schädelbasis (*schb*) angelegt wird, kommt das Hypophysensäckchen (*hy*) nach oben von ihr an die untere Fläche des Zwischenhirns (*tr*) zu liegen. Damit ist auch der Zeitpunkt gekommen, in welchem der Hypophysengang (*hyg*), der mittlerweile sein Lumen verloren hat, zu schrumpfen und sich rückzubilden beginnt (Fig. 256, 257); bei vielen Wirbelthieren indessen, wie bei den Sclachiern, erhält er sich zeitlebens und stellt einen hohlen Canal dar, der die knorpelige Schädelbasis durchbohrt und sich mit dem Epithel der Mundschleimhaut verbindet. In ausserordentlich seltenen Fällen findet sich auch beim Menschen ein Canal im Keilbeinkörper erhalten, der von der Sattelgrube zur Schädelbasis führt und eine Verlängerung der Hypophyse aufnimmt (SUCHANNECK).

Fig. 257. Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 30 mm langen Kaninchen-Embryo. 40 fach vergr. Nach MIHALKOVICS.

*tr* Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *hy* ursprünglicher, taschenartiger Theil der Hypophysis, *hy'* die aus der Hypophysentasche hervorgesprossenen Drüenschläuche, *sl* Sattel lehne, *ch* Chorda, *schb* knorpelige Schädelbasis, *em* Epithel der Mundhöhle.



Dem Hypophysensäckchen ist frühzeitig vom Zwischenhirn (Fig. 255 bis 257) her eine Ausstülpung, der Trichter (*tr*) genannt, entgegengewachsen und hat sich seiner hinteren Wand angelegt und sie nach der vorderen, entgegengesetzten Wand zu eingestülpt.

An dieses erste Stadium schliesst sich dann das zweite an, in welchem sich das Säckchen und das anliegende Trichterende zu den beiden, oben erwähnten Lappen des fertigen Organes umbilden.

Das Säckchen beginnt (beim Menschen in der zweiten Hälfte des 2. Monats, Hrs) an seiner Oberfläche hohle Schläuche zu treiben. Die Hypophysenschläuche (Fig. 256, 257 *hy'*) lösen sich dann von der Säckchenwandung ab, indem sie ringsum von blutgefässreichem Bindegewebe eingeschlossen werden. So gleicht der Entwicklungsgang im Grossen und Ganzen dem der Schilddrüse, nur dass hier die Stelle der kugeligen Follikel durch schlauchartige Bildungen ersetzt wird. Das drüsenförmige, lappige Gebilde legt sich hierauf dem unteren Ende des Trichters innig an, mit welchem es durch Bindegewebe verbunden wird.

Das Trichterende selbst gestaltet sich bei niederen Wirbelthieren zu einem kleinen Hirnlappen um, in welchem sich auch Ganglienzellen und Nervenfasern nachweisen lassen. Bei den höheren Wirbel-



thieren dagegen ist keine Spur von solchen Gewebstheilen im hinteren Lappen der Hypophyse aufzufinden; vielmehr besteht er hier aus dicht neben einander gelagerten, spindeligen Zellen, wodurch er eine grosse Aehnlichkeit mit einem Spindelzellensarkom gewinnt. —

Die **Grosshirn-Anlage** erfährt die bedeutendsten Veränderungen, deren Verständniss zum Theil mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Schon bald nach ihrer ersten Absonderung vom primären Vorderhirnbläschen (siehe S. 259) (Fig. 245) zerfällt sie in eine linke und eine rechte Abtheilung dadurch, dass von vorn und von oben her ihre Wandung durch einen senkrechten Fortsatz der bindegewebigen Umhüllung des Gehirns, durch die primitive Sichel, nach unten eingestülpt wird. Die beiden Abtheilungen oder die Hemisphärenbläschen (*hms*) stossen mit ihren medialen Flächen dicht an einander, nur getrennt durch die von der Sichel ausgefüllte, schmale Mantelspalte (*msp*); sie platten sich gegenseitig ab, während ihre seitlichen und unteren Flächen convex sind. Plane und convexe Fläche gehen an der scharfen Mantelkante in einander über.

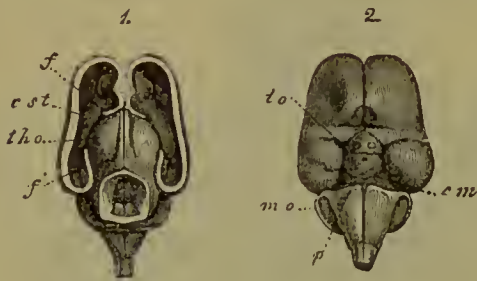


Fig. 258. Gehirn eines 3-monatlichen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse. Nach KÖLLIKER.

1. Von oben mit abgetragenen Hemisphären und geöffnetem Mittelhirn. 2. Dasselbe von unten. *f* vorderer Theil des abgeschnittenen Randbogens des Grosshirns, *f'* hinterer Theil des Randbogens (Ammonshorn), *tho* Sehhügel, *est* Streifenhügel, *to* Tractus opticus, *cm* Corpora mammillaria, *p* Varolsbrücke.

Die Hemisphärenblasen haben zuerst dünne, von mehreren Lagen spindeliger Zellen gebildete Wandungen (Fig. 258 1) und schliessen weite Hohlräume, die Seitenventrikel, ein, die sich aus dem Centralcanal des Nervenrohrs herleiten und in den ersten Monaten durch eine weite Oeffnung, das primitive MONRO'sche Loch (Fig. 246 *ML* und 259 *ML*), jederseits mit dem dritten Ventrikel in Verbindung stehen.

Vor dem MONRO'schen Loch liegt der Theil der Wandung des Grosshirnbläschens, welcher durch die Entstehung der Mantelspalte nach innen eingestülpt worden ist: er vermittelt einerseits die vordere Verbindung der beiden Hemisphärenbläschen, andererseits schliesst er den dritten Ventrikel nach vorn ab und heisst daher die vordere Verschlussplatte (Lamina terminalis). Nach abwärts geht diese in die vordere Wand vom Trichter des Zwischenhirns über.

In der weiteren Entwicklung jedes Hemisphärenbläschens greifen vier Processe in einander: 1) ein ausserordentliches Wachstum und eine dadurch herbeigeführte, nach allen Richtungen erfolgende Vergrösserung, 2) eine Einfaltung der Blasenwand, so dass äusserlich tiefe Spalten (die Totalfurchen oder Fissuren) und im Innern der Blase Vorsprünge in die Seitenventrikel zu Stande kommen, 3) die Entstehung eines Commissurensystems, durch welches rechte und linke Hemisphäre in engere Verbindung gebracht werden (Balken und Gewölbe). 4) die Bildung von Furchen, welche mehr oder minder weit von aussen in die Grosshirnrinde einschneiden, aber keine entsprechenden Hervorragungen an der Innenwand der Ventrikel veranlassen.

Was das embryonale Wachstum der Hemisphärenbläschen im Allgemeinen anlangt, so macht es sich besonders in einer Vergrösserung nach rückwärts geltend. Im 3. Monat überlagert der hintere Lappen schon vollständig den Sehhügel (Fig. 250), im 5. Monat beginnt er sich über die Vierhügel auszudehnen (Fig. 249), die er im 6. Monat ganz zudeckt. Von hier schiebt er sich über das Kleinhirn herüber (Fig. 260).

Eine grössere Gliederung erfahren die Hemisphärenblasen durch Einfaltungen ihrer dünnen, einen weiten Hohlraum einschliessenden Wandungen (beim Menschen im Laufe des 2. und 3. Monats). Dadurch entstehen auf der Aussenfläche tiefe Furchen, welche grössere Bezirke von einander abgrenzen, die Totalfurchen oder Fissuren (HIS). Den an der Oberfläche sichtbaren Furchen entsprechen mehr oder minder bedeutende Vorsprünge an der Innenfläche der Seitenventrikel, welche dadurch eingeengt und verkleinert werden. Die Totalfurchen der Grosshirnhemisphären sind die SYLVI'sche Grube (Fossa Sylvii), die Bogen- oder Ammonsfurche (Fissura hippocampi), die Fissura chorioidea, die Fissura calcarina und die Fissura parieto-occipitalis. Die durch sie bedingten Vorsprünge heissen der Streifenhügel (Corpus striatum), Gewölbe (Fornix) und Ammonshorn (Pes hippocampi), Tela chorioidea, die Vogelklaue (Calcar avis). Ein Vorsprung, welcher beim Embryo der Fissura parieto-occipitalis entspricht, wird beim Erwachsenen durch eine bedeutendere Verdickung der Hirnwandung wieder ausgeglichen, so dass keine bleibende Bildung aus ihm hervorgeht.

Am frühzeitigsten legt sich die SYLVI'sche Grube an (Fig. 247 *Sy.g*). Sie erscheint als ein flacher Eindruck an der convexen äusseren Fläche, etwa in der Mitte der unteren Kante jeder Hemisphäre. Der hierdurch in die Tiefe gerückte Wandtheil verdickt sich bedeutend (Fig. 251 und 258 *est*) und bildet einen am Boden des Grosshirns jederseits nach innen vorspringenden Hügel (das Corpus striatum), in welchem mehrere Kerne grauer Substanz (der Nucleus caudatus, N. lentiformis und das Claustrum) zur Entwicklung kommen. Da der Hügel an der Basis des Hirns liegt und die unmittelbare Fortsetzung der Sehhügel nach vorn und nach der Seite zu bildet, wird er noch mit zum Hirnstamm hinzugerechnet und als Stammtheil der Grosshirnhemisphären dem übrigen als dem Manteltheil entgegengestellt. Die äussere Oberfläche des Stammtheils, welche eine Zeit lang beim Embryo, solange die SYLVI'sche Grube noch flach ist, von aussen zu sehen ist (Fig. 247 *Sy.g*), dann aber bei fortschreitender Vertiefung der Grube von deren Rändern ganz umwachsen und verdeckt wird, erhält später mehrere Rindenfurchen und wird zur REIL'schen Insel (Insula Reilii) oder dem Stammlappen.

Um die Insel breitet sich, gleichsam wie um einen festen Punkt, der Manteltheil bei seiner Vergrösserung aus und umgibt sie in Form eines nach unten geöffneten Halbrings (Fig. 247); er hat deshalb auch den Namen des Ringlappens erhalten. An ihm lassen sich jetzt auch schon recht gut die allerdings noch nicht scharf abgegrenzten Bezirke der vier Hauptlappen unterscheiden, in welche man später die convexe Oberfläche jeder Hemisphäre eintheilt. Das nach vorn gerichtete und über der SYLVI'schen Grube (*Sy.g*) gelegene Ende des Halbrings ist der Stirnlappen (*st.l*) (Lobus frontalis), das entgegengesetzte, die Grube von unten und hinten umfassende Ende ist der Schläfenlappen (*sch.l*), die nach oben gerichtete Uebergangsstelle beider



ist der Scheitellappen (*schei.l.*). Ein Höcker, der sich vom Ringlappen aus nach hinten entwickelt, wird zum Hinterhauptslappen (*h.l.*).

Der äusseren Form jeder Hemisphäre entsprechend, hat sich auch der Seitenventrikel verändert (Fig. 251). Auch er stellt einen Halbring dar, welcher den Streifenkörper (*c.st.*), den durch die SYLVI'sche Grube nach innen gedrängten Wandtheil der Blase, von oben umfasst. Später, wenn die einzelnen Lappen der Hemisphären schärfer von einander gesondert sind, erfährt auch der Seitenventrikel eine den Lappen entsprechende Gliederung. An seinen beiden Enden weitete er sich ein wenig kolbenartig aus, nach vorn zu dem im Stirnlappen gelegenen Vorderhorn, nach hinten und unten zum Unterhorn, welches zum Schläfenlappen gehört. Vom Halbring entwickelt sich endlich noch nach rückwärts eine kleine Ausstülpung, die in den Hinterhauptslappen eindringt, das Hinterhorn. Die zwischen den Hörnern befindliche Strecke verengt sich und wird zur *Cella media*.

Die ausser der SYLVI'schen Grube bereits oben aufgezählten Totalfurchen kommen alle an der planen Fläche der Hemisphärenblase zur Entwicklung. Sehr frühzeitig (beim Menschen in der 5. Woche, Hrs) entstehen an ihr zwei mit der Mantelkante beinahe parallel verlaufende Furchen, die Ammonsfurche oder Bogenfurche und die Adergeflechtfurche (*Fissura hippocampi* und *Fissura chorioidea*); beide schliessen sich in ihrem Verlauf dem Ringlappen auf das genaueste an und um-



Fig. 259. Querschnitt durch das Gehirn eines 3,8 cm langen Kaninchen-Embryo. Vergr.  $\frac{9}{1}$ . Nach MIHALKOVICS. Der Schnitt geht durch die MONRO'schen Löcher.

*hs* grosse Hirnsichel, welche die Mantelspalten ausfüllt, *h¹*, *h²* plane Innenwand, convexe Aussenwand der Grosshirnhemisphäre, *agf* Adergeflechtfalte, *amf* Ammons-falte, *f* Gewölbe (Fornix), *sv* Seitenventrikel, *ML* MONRO'sches Loch, *v³* dritter Ventrikel, *ch* Chiasma (Sehnervenkreuzung), *frx'* absteigende Wurzel des Gewölbes.

fassen gleich ihm von oben her halbmondförmig den Stammtheil des Grosshirns, den Streifenhügel. Sie beginnen am MONRO'schen Loch und reichen von da bis zur Spitze des Schläfenlappens. Sie umgrenzen einen Bezirk, der an der medianen Oberfläche der Hemisphäre als ein Wulst hervortritt, als Randbogen bezeichnet wird und bei der Entwicklung des Commissurensystems eine Rolle spielt. Die durch die Fissuren bedingten Einstülpungen der medialen Ventrikelwand, die Ammons-

falte und die seitliche Adergeflechtfalte erkennt man am besten, wenn man bei einem Embryo die seitliche Hemisphärenwand abträgt und so die mediale Fläche des noch ausserordentlich weiten, ringförmig gestalteten Seitenventrikels überschauen kann (Fig. 251). Man sieht dann die Höhle zum Theil ausgefüllt durch eine röthliche, gekräuselte Falte (*agf*), welche, halbmondförmig gekrümmt, von oben her dem Streifenhügel (*c.st.*) aufliegt. Im Bereich der Falte erfährt die Hirnwand

ähnliche Veränderungen (Fig. 259 *agf*), wie an der Decke des verlängerten Marks und des Zwischenhirnbläschens. Sie verdünnt sich, anstatt sich zu verdicken und Nervensubstanz zu entwickeln, und geht in eine einfache Lage platter Epithelzellen über, welche sich mit der weichen Hirnhaut fest verbinden. Diese wird dann längs der ganzen Falte sehr blutgefässreich und wuchert mit Zotten in den Seitenventrikel hinein, das Epithel vor sich ausstülpend. So entsteht das seitliche Adergeflecht (Plexus chorioideus lateralis) (Fig. 259 *agf*), das später beim Erwachsenen einen Theil der Cella media und des Unterhorns ausfüllt. Am MONRO'schen Loche (Fig. 251 *ML*) beginnend, hängt es hier mit dem vorderen, unpaaren Adergeflecht zusammen, welches sich an der Decke des Zwischenhirnbläschens entwickelt hat. Wenn man aus der Adergeflechtfurche die weiche, blutgefässreiche Hirnhaut herauszieht, zerstört man gleichzeitig die zu einem Epithel verdünnte Hirnwand und erzeugt an der medialen Fläche der Hemisphäre die seitliche Hirn- oder die grosse Hemisphärenspalte (Fissura cerebri transversa), welche vom MONRO'schen Loche bis zur Spitze des Schläfenlappens reicht und in den Seitenventrikel von aussen hinein- führt.

Parallel zum Adergeflecht und in geringer Entfernung von ihm sieht man bei der oben angegebenen Präparationsweise die Ammons- falte, welche (Fig. 251 und 259 *amf*) beim ausgebildeten Gehirn das Ammonshorn (Cornu Ammonis oder Pes hippocampi) liefert.

Da sich der Hinterhauptslappen mit seiner Höhle als eine Aus- stülpung des Ringlappens anlegt, so wird auch die ihm angehörende Fissura calcarina etwas später entwickelt als die Bogenfurche (Fig. 249 *fc*). Sie erscheint als eine Zweigfurche der letzteren am Ende des 3. Monats und verläuft in horizontaler Richtung bis nahe zur Spitze des Hinterhauptslappens. Sie stülpt seine mediale Wand ein und erzeugt die Vogelklaue (Calcar avis), welche in derselben Weise, wie das Ammonshorn das Unterhorn, so das Hinterhorn ein- engt. Am Anfang des 4. Monats gesellt sich dann noch zu ihr die Fissura occipitalis (Fig. 249 *fo*). Sie steigt vom vorderen An- fang der Fissura calcarina in verticaler Richtung zur Mantelkante empor und grenzt Hinterhaupts- und Scheitellappen scharf von einander ab.

Ein dritter Factor von grosser Bedeutung in der Entwick- lung des Grosshirns ist die Bildung eines Commissuren- systems, welches sich zu der ursprünglich nur durch die embryonale Schlussplatte hergestellten Verbindung beider Hemisphärenblasen noch hinzugesellt. Diejenigen Forscher, welche sich mit diesen schwierigen Verhältnissen beschäftigt haben, geben an, dass im 3. embryonalen Monat Verwachsungen zwischen den einander zugekehrten medialen Wänden der Hemisphären erfolgen. Die Verschmelzung beginnt vor dem MONRO'schen Loch innerhalb eines dreiseitigen Gebietes. Indem sie hier nur in der Peripherie erfolgt, in der Mitte aber unterbleibt, entstehen drei Hirnthteile des Erwachsenen, nach vorn das Balkenknie, nach hinten die Säulen des Gewölbes und zwischen ihnen das Septum pellucidum mit seinem Ventrikel, in dessen Bereich die an einander grenzenden, hier stark verdünnten Hemisphärenwände von einander getrennt geblieben sind. Der Ventriculus septi pellucidi darf mit den übrigen Hohlräumen des Gehirns nicht auf eine Stufe gestellt werden; denn während diese auf den Centralcanal des embryonalen Nervenrohrs zurückzuführen sind, ist jener eine Neubildung, entstanden



durch Abkapselung eines Theils der ausserhalb des Gehirns zwischen den beiden Hemisphärenblasen gelegenen Mantelspalte.

Eine weitere Vergrösserung des Commissurensystems vollzieht sich im 5. und 6. Monat. Die Verwachsung schreitet jetzt von vorn nach hinten weiter fort und ergreift das Gebiet der Hemisphäreninnenwand, welches, zwischen Bogenfurche und seitlicher Adergeflechtfurche gelegen, schon als Randbogen beschrieben wurde. Durch Verschmelzung des vorderen Abschnittes der beiderseitigen Randbögen, welche bis zur hinteren Grenze des Zwischenhirns erfolgt, entstehen Balkenkörper und Balkenwulst, sowie das unter ihnen gelegene Gewölbe. Die den Balken von oben her begrenzende Furche (Sulcus corporis callosi) ist daher der vordere Abschnitt der Bogenfurche, während der hintere Abschnitt am Schläfenlappen später als Ammons-*spalte* (Fissura hippocampi) bezeichnet wird.

Seiner Vollendung wird der Aufbau des Grosshirns endlich entgegengeführt durch das Auftreten zahlreicher Rindenfurchen. Diese nehmen den schon beschriebenen Totalfurchen gegenüber eine besondere Stellung ein, weil sie, nur auf die Hirnoberfläche beschränkt, auf der Ventrikelinnenfläche keine entsprechenden Hervorragungen veranlassen. Ihre Entwicklung beginnt, sowie die Hirnwand durch Entstehung weisser Marksubstanz vom 5. Monat sich in höherem Maasse verdickt; sie wird dadurch veranlasst, dass die graue Rinde mit ihren Ganglienzellen sich rascher in die Fläche ausbreitet als die weisse Substanz und sich daher in Falten, die Hirnwindungen oder Gyri, erhebt, in welche nur schmale Fortsätze weisser Substanz eindringen. Anfangs sind denn auch die Furchen ganz seicht und werden in demselben Maasse tiefer, als sich die Hemisphäre verdickt und die Rindenfalten mehr nach aussen hervorspringen.

Von den zahlreichen Furchen, welche das ausgebildete Gehirn darbietet, erscheinen während der Entwicklung einige früher, andere später und gewinnen hierdurch einen verschiedenen Werth für die Architektur der Gehirnoberfläche. Denn „je früher eine Furche auftritt, um so tiefer wird sie, je später, um so seichter erscheint sie“ (PANSCH). Die ersteren sind daher die bedeutungsvolleren und constanteren und sind passender Weise als Haupt- oder Primärfurchen von den später entwickelten und mehr variirenden, secundären und tertiären Furchen zu unterscheiden. Sie beginnen vom Anfang des 6. Monats an aufzutreten. Unter ihnen erscheint am frühesten und ist eine der wichtigsten die Centralfurche (Fig. 260 *cf*), da sie Stirn- und Scheitellappen von einander abgrenzt. „Im 9. Monat sind alle Hauptfurchen und Windungen ausgebildet, und da zu dieser Zeit die Nebenfurchen noch fehlen, so gibt ein Gehirn aus dem 9. Monat ein typisches Bild der Furchen und Windungen.“ (MIHALKOVICS.)

Bei der Entwicklung des Grosshirns ist zum Schluss noch eines Anhangsorgans desselben, des Riechnerven, zu gedenken. Seiner ganzen Entstehung nach unterscheidet sich der Riechnerv ebenso wie der Sehnerv von den peripheren Nerven und muss als ein besonders modificirter Abschnitt der Wand des Grosshirnbläschens aufgefasst werden. Die ältere Bezeichnung Nerv wird daher jetzt öfters auch durch den zutreffenderen Namen Riechlappen (Lobus olfactorius, Rhinencephalon) ersetzt. Schon sehr frühzeitig (beim Hühnchen am

7. Tage der Bebrütung, beim Menschen in der 5. Woche, Hrs) bildet sich am Boden und am Vorderende eines jeden Stirnlappens eine kleine, nach vorn gerichtete Anstülpung (Fig. 247, 249 *nn*). Sie nimmt allmählich die Form eines Kolbens an, dessen erweiterten, der Siebplatte des Siebbeins anfliegenden Theil man als Bulbus olfactorius, dagegen den Stiel als Tractus olfactorius bezeichnet. Der Kolben schliesst im Innern eine Höhle ein, die mit dem Seitenventrikel in Zusammenhang steht.

In den ersten Monaten der Entwicklung ist der Riechlappen auch beim Menschen relativ gross und mit einer centralen Höhlung versehen. Später beginnt er, wie denn auch der Geruchssinn beim Menschen nur wenig entwickelt ist, gewissermassen zu verkümmern; er bleibt im Wachsthum stehen, wobei auch seine Höhle verschwindet. Bei

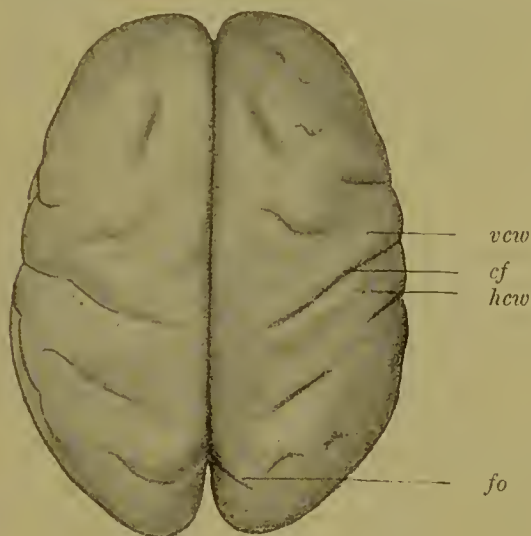


Fig. 260.

Fig. 260. Gehirn eines menschlichen Embryo aus dem Anfang des 8. Monats. Vergrößerung  $\frac{3}{4}$ . Nach MIHALKOVICS.

*cf* Centralfurche, *vcw*, *hcw* vordere und hintere Centralwindung, *fo* Fissura occipitalis.

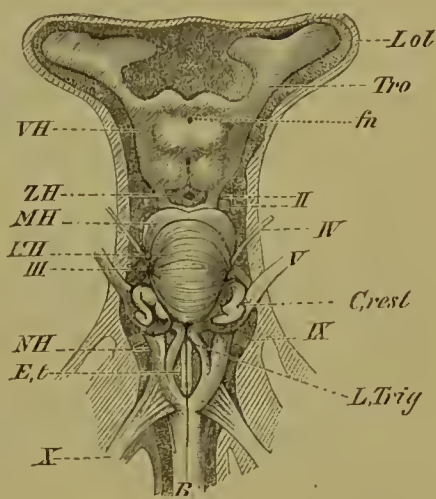


Fig. 261.

Fig. 261. Gehirn von *Galeus canis* in situ, Dorsalansicht. Nach ROHON.

*Lol* Lobus olfactorius, *Tro* Tractus nervi olfactorii, *VH* Vorderhorn, bei *fu* mit einem Foramen nutritium (Gefässloch) versehen, *ZH* Zwischenhirn, *MH* Mittelhirn, *III* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *II* N. opticus, *III* N. oculomotorius, *IV* N. trochlearis, *V* Trigeminus, *L.Trig* Lobus trigemini, *Crest* Corpus restiforme, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *Et* Eminentiae teretes.

den meisten Säugethieren dagegen, deren Geruchssinn ja bekanntlich viel schärfer als beim Menschen ist, erreicht der Riechlappen beim erwachsenen Thier eine bedeutendere Grösse und lässt uns noch viel deutlicher die Charaktere eines Hirnthteils erkennen; denn er schliesst dauernd im Bulbus eine Höhle ein, die öfters sogar (Pferd) durch einen engen Canal im Tractus olfactorius mit dem Vorderhorn in Verbindung steht.

Eine ganz ansserordentliche Entfaltung (Fig. 261) gewinnt der Riechlappen (*Lol* + *Tro*) bei den Haien, bei denen er an Grösse das Zwischen- (*ZH*) und Mittelhirn (*MH*) übertrifft. Hier gehen vom vorderen Ende des wenig entwickelten Grosshirns zwei lange, hohle



Fortsätze aus (Tractus olfactorius, *Tro*) und enden in ziemlicher Entfernung vom Vorderhirn in zwei grossen, zuweilen mit Furchen versehenen, gleichfalls hohlen Lappen (*Lol*).

## B. Die Entwicklung des peripheren Nervensystems.

So leicht die Entstehung von Gehirn und Rückenmark zu verfolgen ist, so gross sind die Schwierigkeiten, welche das periphere Nervensystem den auf seinen Ursprung gerichteten Untersuchungen entgegensetzt. Handelt es sich doch um histologische Vorgänge feinsten Art, um das erste Auftreten markloser Nervenfibrillen und ihre Endigungsweise in zarten, aus mehr oder minder undifferenzierten Zellen zusammengesetzten Embryonen. Wer nun weiss, wie schwierig es schon ist, bei einem ausgewachsenen Thiere marklose Nervenfibrillen in Epithellagen oder im glatten Muskelgewebe zu verfolgen und über ihre Endigungsweise ins Reine zu kommen, wird es verständlich finden, dass hinsichtlich der Entwicklung der peripheren Nerven manche und gerade die interessantesten Fragen nicht spruchreif sind, weil die zu ihrer Beantwortung nothwendigen Beobachtungen noch fehlen. Nur in einem Punkt herrscht Klarheit. Er betrifft die Entwicklung der Spinalknoten.

Bei vielen Wirbelthieren (Hühnchen, Mensch etc.) ist ihre Anlage schon zu einer Zeit zu erkennen, wo die Medullarplatte sich eben zu einer Rinne einzufalten begonnen hat. Man kann dann an der Stelle, an welcher die Medullarplatte in das Hornblatt umbiegt, Gruppen von Zellen bemerken, die sich durch ihre mehr rundliche Beschaffenheit auszeichnen und von Anfang an segmental angeordnet sind.

Wenn im weiteren Verlauf die Medullarfalten sich in der Medianebene zum Verschluss zusammenlegen, kommen die beiden „Gangliensstreifen“ an die Firsten der Falten zu liegen. Hier verschmelzen sie vorübergehend zu einem einheitlichen Strang (LENHOSSÉK) und lösen sich mit dem Nervenrohr von dem Hornblatt ab.

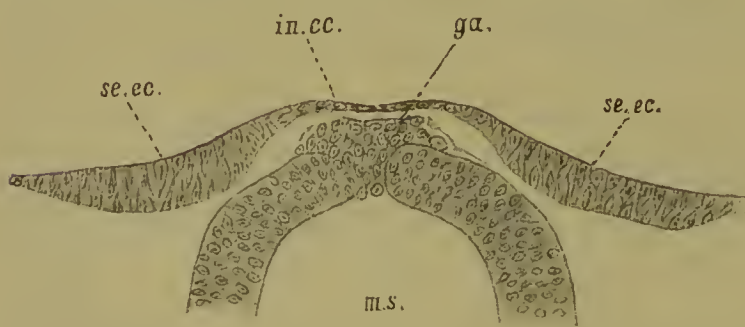


Fig. 262. Durchschnitt durch einen Hühner-Embryo nach 29 Stunden Bebrütung. Nach GOLOWINE.

Der Schnitt hat die Gegend des dritten Ursegments getroffen. *ga* Ganglienleiste, *ms* Rückenmark, *in.ec* verdünnter Theil, *se.ec* verdickter Theil des äusseren Keimblattes.

In diesem Zustand zeigt uns Figur 262, ein Durchschnitt durch einen 29 Stunden bebrüteten Hühner-Embryo, die Ganglienanlage. Sie schiebt sich wie ein Keil in die dorsale Verschlussstelle des Nervenrohrs hinein. „Allein diese Lage ist keine definitive; bald veranlasst ihre lebhaft Vermehrung, unterstützt durch das Bestreben der sie einfassenden Medullarplatten nach gegenseitiger Vereinigung, ein successives Herauswandern ihrer Elemente, wodurch die ursprünglich bilaterale Anordnung wieder zum Vorschein kommt“ (LENHOSSÉK).

Es wächst jetzt nämlich eine dünne, ein bis zwei Lagen dicke

Zellenleiste, wie Querschnittsserien lehren, zu beiden Seiten der Verwachsungsnaht aus dem Nervenrohr heraus und schiebt sich zwischen ihm und dem dicht anliegenden Hornblatt nach abwärts (Fig. 263, *spg*). Sie erreicht bald die dorsale Kante der zu dieser Zeit gut ausgebildeten Ursegmente. Während des Herabwachsens sondert sich die Nerven- oder die Ganglienleiste immer deutlicher in einzelne, hinter einander gelegene Abschnitte. Es bleiben nämlich immer die zwischen zwei Ursegmenten gelegenen Strecken im Wachstum zurück, während die in der Mitte der Segmente gelegenen Theile stärker wuchern, sich verdicken und gleichzeitig noch weiter zwischen Ursegmenten und Nervenrohr ventralwärts vordringen.

Von den Spinalknoten unterscheiden sich die im Bereich des Kopfes gelegenen Ganglien in mehreren Einzelheiten ihrer Entwicklung. Der wesentlichste Unterschied besteht darin, dass schon zur Zeit, wo sich die Hirnanlage noch nicht zum Rohr geschlossen hat, die Ganglienanlagen am Umschlagsrande der Medullarfalten in eine stärkere Wucherung eintreten, sich von ihrem Mutterboden abtrennen und zwischen Hirnwand und Epidermis nach abwärts zu wachsen beginnen. Wahrscheinlich wird diese frühzeitigere Entwicklung durch die beträchtlichere Grösse einzelner Ganglienanlagen im Bereich des Kopfes bedingt.

Ueber die weiteren Veränderungen, welche an den Anlagen der Spinalganglien eintreten, bestehen verschiedene Ansichten:

Nach HIS, SAGEMEHL und LENHOSSÉK sollen sich die einzelnen Ganglienanlagen vom Nervenrohr vollständig ablösen und zu seiner Seite ohne jeglichen Zusammenhang mit ihm eine Zeit lang liegen bleiben. Eine Verbindung soll erst secundär wieder durch Entwicklung der hinteren Nervenwurzeln hergestellt werden in der Weise, dass Nerven-fibrillen entweder vom Rückenmark in das Ganglion oder vom Ganglion in das Rückenmark hineinwachsen oder in beiden Richtungen entstehen. Andere Forscher lassen die Ganglienanlage, während sie sich verdickt und spindelig wird (Fig. 264 *g*), mit dem Rückenmark dauernd verbunden sein durch einen dünnen Zellenstrang, der sich zur hinteren Wurzel umbildet.

Die Verschiedenheit in diesen Angaben hängt mit den verschiedenen Auffassungen zusammen, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven überhaupt bestehen.

Zwei Hauptgegensätze machen sich in der Literatur geltend, wenn man die verschiedenen Ansichten durchgeht, welche über die Ent-

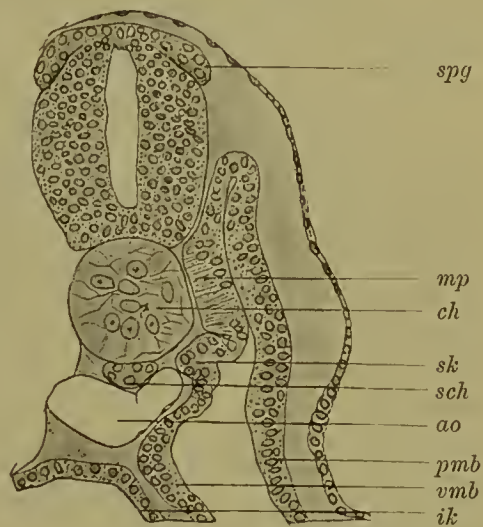


Fig. 263. Querschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus*. Nach RABL.

Die Ursegmente hängen noch mit dem übrigen Theil des mittleren Keimblattes zusammen. An der Uebergangsstelle sieht man eine Ausbuchtung *sk*, von welcher aus sich das skeletogene Gewebe entwickelt, *ch* Chorda, *spg* Spinalknoten, *mp* Muskelplatte des Ursegments, *sch* subchordaler Strang, *ao* Aorta, *ik* inneres Keimblatt, *pmb*, *vmb* parietales, viscerales Mittelblatt.



wicklung der peripheren Nerven aufgestellt worden sind. Die Majorität der Forscher nimmt an, dass das periphere Nervensystem sich aus dem centralen entwickelt, dass die Nerven aus dem Gehirn, dem Rückenmark und den Ganglien hervowachsen und ununterbrochen bis in die Peripherie dringen, wo sie erst mit ihren specifischen Endorganen in Verbindung treten.

In den hervorsprossenden Nervenfasern erblickt man nur die Ausläufer der im Centralorgan gelegenen Ganglienzellen, die zu colossaler Länge auswachsen müssen, damit sie ihren Endapparat erreichen. An ihnen finden sich zunächst keine

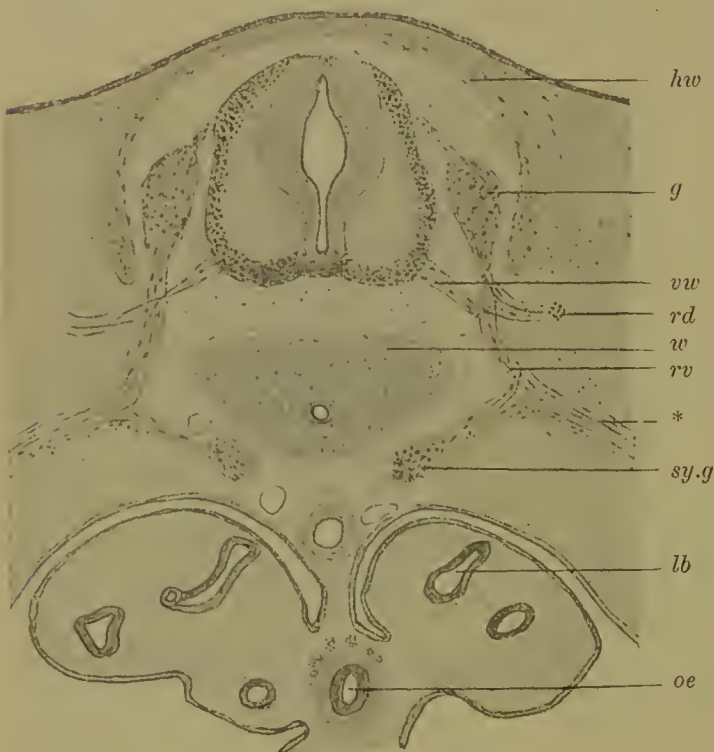


Fig. 264. Querschnitt durch die Rückengegend der Brustregion eines menschlichen Embryo.

Man sieht das Rückenmark mit dorsalen Wurzeln und Spinalknoten (*g*), mit ventralen Wurzeln (*vw*) und der Theilung der Spinalnerven in Ramus dorsalis (*rd*), Ramus ventralis (*rv*) und Ramus visceralis mit sympathischem Ganglion (*sy.g*). Ferner erkennt man den knorpeligen Wirbelkörper (*w*) mit Chordarest und den noch häutigen Wirbelbogen (*hw*). Unten findet sich im Mesenterium oder Mediastinum eingebettet der Oesophagus (*oe*) und links und rechts die Lungenanlage mit Lungenbläschen (*lb*).

deutet vielmehr darauf hin, dass die Fibrillen als Ausläufer von Zellen entstehen, aber nicht allein von Zellen der Ganglien und des Centralorgans, sondern auch derjenigen Zellen, die, in Ketten an einander gereiht, die ersten Anlagen peripherer Nerven bilden. Dieses angenommen, erscheint es mir weiter am wahrscheinlichsten, dass das Wachstum der Fibrillen an den dorsalen Nerven in beiden Richtungen sich vollzieht, centripetal

Kerne und keine Zellen vor. Diese sollen erst in zweiter Linie von dem umgebenden Bindegewebe geliefert werden. Aus dem Mesenchym sollen zellige Elemente zu den Bündeln von Nervenfasern herantreten, sie umhüllen, dann zuerst spärlich, später immer reichlicher in das Innere der Nervenstämmen hereindringen und um die Achsen-cylinder die SCHWANNschen Scheiden bilden.

Dagegen sollen nach einer zweiten entgegengesetzten Ansicht an der Entwicklung der peripheren Nerven auch Zellen beteiligt sein, die in Reihen oder Ketten zwischen den nervösen Central- und Endorganen angeordnet sind. In diesem Sinne bemerkt KUPFFER (1891):

„Keiner meiner Beobachtungen (am Ammonoetes) widerstreitet die Anschauung, Alles

sowohl wie centrifugal. Denn wenn die Anlagen die Ausbildung erreicht haben, dass sie neben den Zellen auch Fibrillen aufweisen, erscheinen die Zellen auseinandergerückt und an beiden Enden, dem centralen wie dem peripheren, in feine Fäden auslaufend etc. Eins glaube ich mit Bestimmtheit aussprechen zu dürfen, dass die Anlagen der dorsalen Nerven sowohl in der frühesten Phase der Zellenketten, wie auch später, wenn bereits Fibrillen erschienen sind, stets den Zusammenhang mit dem Centralorgan bewahren.“

Bei dem jetzigen Stande der Untersuchungen ist die Entwicklung des peripheren Nervensystems für eine kurze Darstellung in den „Elementen der Entwicklungslehre“ noch nicht geeignet und muss, bis das Gebiet erst mehr durchgearbeitet ist, am besten ganz übergangen werden. Im Uebrigen sei auf das ausführlichere Lehrbuch des Verfassers (S. 449—459) verwiesen.

### C. Die Entwicklung des Sympathicus.

Wie die meisten Forscher, die sich mit dem schwierigen Gegenstand beschäftigt haben, angeben (und wie am besten bei den Fischen zu beobachten ist), stammen die sympathischen Ganglien (Fig. 264 *sy.g*) direct von den spinalen (*g*) ab. Die Spinalganglien wuchern an ihrem ventralen Ende. Die gewucherte Partie löst sich ab und rückt als Anlage eines sympathischen Ganglions mehr ventralwärts. Die Anlagen der einzelnen Segmente sind anfangs von einander isolirt. Der Grenzstrang ist demnach ein secundäres Product, dadurch entstanden, dass die einzelnen Ganglien einander entgegenwachsen und sich verbinden. Von ihm leiten sich dann ferner die sympathischen Ganglien und Geflechte der Brust- und Leibeshöhle ab. Wenn diese Angaben richtig sind, so ist auch das sympathische Nervensystem wie das cerebrospinale in letzter Instanz vom äusseren Keimblatt abzuleiten.

## II. Die Entwicklung der Sinnesorgane. Auge, Gehör- und Geruchsorgan.

Wie für das Centralnervensystem, so bildet das äussere Keimblatt auch den Mutterboden für die höheren Sinnesorgane: für das Auge, für das Gehör- und das Geruchsorgan. Zwar liefert es nur das Sinnesepithel, einen Bestandtheil, der im Vergleich zu den übrigen Theilen, die vom Mesenchym abstammen, an Volumen sehr zurücktritt; dafür ist aber der epitheliale Bestandtheil sowohl in functioneller als in morphologischer Hinsicht weitaus der wichtigste. Denn ob ein Sinnesorgan zum Sehen, Hören, Riechen oder Schnecken geeignet ist, hängt in erster Linie vom Character des Sinnesepithels, d. h. davon ab, ob es aus Seh-, Hör-, Riech- oder Geschmackszellen zusammengesetzt ist. Aber auch in morphologischer Hinsicht steht der epitheliale Theil im Vordergrund, indem er vorzugsweise die Grundform der Sinnesorgane bestimmt und den festen Mittelpunkt abgibt, um welchen sich die übrigen, mehr accessorischen Bestandtheile herum anordnen. Am deutlichsten lässt sich der genetische Zusammenhang mit dem äusseren Keimblatt bei manchen Wirbellosen erkennen, insofern hier noch dauernd die Sinnesorgane in der Epi-



dermis gelegen sind, während sie sich bei den Wirbelthieren bekanntlich zum Schutze in tiefere Gewebsschichten einbetten. Ich beginne mit dem Auge und wende mich dann zum Gehör- und Geruchsorgan.

### A. Die Entwicklung des Auges.

Wie bereits bei der Beschreibung des Gehirns hervorgehoben wurde, wachsen aus der Seitenwand des primären Vorderhirns (Fig. 244, 265, 266) die Augenblasen (*au*) hervor und bleiben später, indem sie sich mehr und mehr abschnüren, nur noch durch einen engen Stiel in Verbindung (Fig. 265 u. 266 *st*). Sie besitzen im Innern eine Höhle, die durch den engen Canal des Augenblasenstiels mit dem Ventrikelsystem des Gehirns in Zusammenhang steht. Mit ihrer lateralen Fläche legen sie sich an das Hornblatt, die spätere Epidermis des Kopfes, bei ihrer Hervorstülpung entweder unmittelbar an, wie beim Hühnchen, oder werden, wie bei den Säugethieren, von ihm nur durch eine sehr dünne Zwischenschicht getrennt.

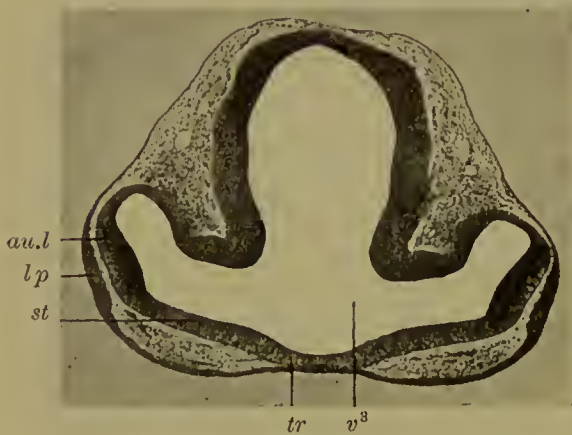


Fig. 265. Querschnitt durch das vordere Kopfende des am Anfang der 4. Woche stehenden menschlichen Embryo, der in Fig. 141 abgebildet ist. Der Schnitt geht durch das primäre Vorderhirnbläschen, aus dessen Seitenwänden sich die primären Augenblasen ausgestülpt haben.

*au.l* laterale Wand der Augenblase, *st* ihre untere Wand, welche in den Sehstiel (*st*) übergeht, *lp* Linsenplatte, *v*<sup>3</sup> Hohlraum im Vorderhirnbläschen (dritter Ventrikel), der sich in den Hohlraum des Augenstiels (*st*) und der Augenblase fortsetzt, *tr* Boden des Vorderhirnbläschens, der, zwischen den beiden Seh-

stielen gelegen, sich später nach unten zum Trichter ausstülpt. Da in dieser Gegend kein Mesenchym entwickelt ist, liegt dem Hirnboden das äussere Keimblatt dicht an und liefert später die RATHKE'sche Tasche.

Bald darauf wird die primäre Augenblase durch Einstülpung in einen Becher in ähnlicher Weise umgewandelt, wie die Keimblase des Amphioxus in die Gastrula. Die Einstülpung findet von zwei Stellen statt, einmal an ihrer lateralen, dem Hornblatt anliegenden Wand, und zweitens an ihrer unteren Fläche, welche mit der Basis der Hirnblasen in einer Flucht liegt. Die eine Einstülpung hängt mit der Entwicklung der Linse, die andere mit der Entwicklung des Glaskörpers zusammen.

Die erste Anlage der Linse erfolgt beim Hühnchen schon am 2. Tage der Bebrütung, beim Kaninchen etwa 10 Tage nach der Befruchtung des Eies, beim Menschen am Anfang der 4. Woche (Fig. 265). An der Stelle, wo das Hornblatt über die Oberfläche der primären Augenblase lünzt, verdickt es sich ein wenig und liefert die Linsenplatte (*lp*), welche sich bald darauf zu einer kleinen Grube einstülpt (Fig. 266 *lg*). Indem die Linsengrube sich vertieft, wobei ihre Ränder sich entgegenwachsen und sich endlich berühren, wandelt sie sich in das Linsensäckchen (Fig. 267 *ls*) um, welches noch eine Zeit lang durch einen soliden Epithelstrang (*lst*) den Zusammen-

hang mit seinem Mutterboden, dem Hornblatt, bewahrt. Bei seiner Abschnürung treibt natürlich das Säckchen die ihm dicht anliegende, laterale Wand der Augenblase vor sich her und stülpt sie gegen die mediale Wand zu ein.

Gleichzeitig mit der Linsenentwicklung wird die primäre Augenblase auch von unten her eingestülpt längs einer Linie, die von der Gegend der Linsenplatte (Fig. 265 *lp*) zum Augenblasenstiel (*st*) reicht und sich auf diesen selbst eine Strecke weit noch fortsetzt. Es wuchert hier vom einhüllenden embryonalen Bindegewebe eine Blutgefässschlinge, in weiche, gallertige Substanz eingebettet, gegen die untere Fläche der primären Augenblase und ihres Stieles vor und drängt sie nach oben und medianwärts vor sich her (Fig. 268 *aus*).

In Folge beider Einstülpungen (Fig. 267 u. 268) gewinnt die Augenblase die Form eines Bechers oder einer Schale, zu welcher ihr Stiel (*Sn*) gleichsam den Fuss abgibt. Der Augenbecher, wie wir von jetzt ab die Bildung bezeichnen können, zeigt aber zwei Eigenthümlichkeiten. Einmal besitzt er an seiner unteren Wand noch

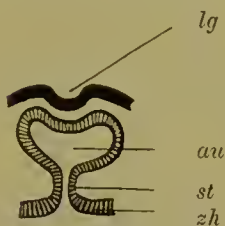


Fig. 266.



Fig. 267.

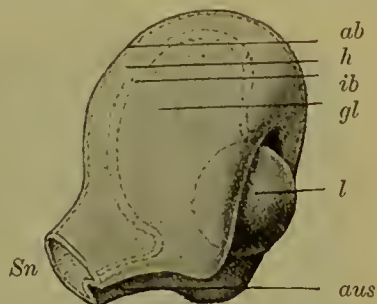


Fig. 268.

Fig. 266 u. 267. Zwei Schemata zur Entwicklung des Auges.

Fig. 266. Die primäre Augenblase *au*, durch einen hohlen Stiel *st* mit dem Zwischenhirn *zh* verbunden, wird in Folge der Entwicklung der Linsengrube *lg* eingestülpt.

Fig. 267. Die Linsengrube hat sich zum Linsensäckchen (*ls*) abgeschnürt. Aus der Augenblase ist der Augenbecher mit doppelten Wandungen, einer inneren *ib* und einer äusseren *ab*, entstanden. *lst* Linsenstiel, *gl* Glaskörper.

Fig. 268. **Plastische Darstellung eines Augenbechers mit Linse und Glaskörper.** *ab* äussere Wand des Bechers, *ib* innere Wand desselben, *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, welcher später ganz verschwindet, *Sn* Anlage des Sehnerven (Augenblasenstiel mit Rinnenbildung an seiner unteren Fläche), *aus* Augenspalte, *gl* Glaskörper, *l* Linse.

einen Defect (Fig. 268 *aus*); denn es verläuft hier eine Spalte (*aus*) vom Rande der weiten, die Linse (*l*) umfassenden Oeffnung bis zum Ansatz des Stiels (*Sn*). Sie wird durch die Entwicklung des Glaskörpers (*gl*) bedingt und führt den Namen der fötalen Augenspalte. Anfänglich ist sie ziemlich weit, verengert sich dann aber immer mehr, indem die Ränder der Spalte zusammenrücken, und schliesst sich endlich vollständig. Zweitens ist der Augenbecher, ähnlich dem als Spielzeug gebräuchlichen Vexirbecher, mit doppelten Wandungen versehen, die längs der vorderen Oeffnung und der unteren Spalte in einander übergehen. Sie sollen im Folgenden als inneres (Fig. 267 u. 268 *ib*) und äusseres Blatt (*ab*) unterschieden werden; ersteres ist der eingestülpte, letzteres der nicht eingestülpte Theil der primären Augenblase.

Beim Beginn der Einstülpung (Fig. 268) sind beide Blätter (*ab*



u. *ib*) noch durch einen Zwischenraum (*h*) getrennt, der durch den Augenblasenstiel (*Sn*) in den dritten Ventrikel führt, in der Folgezeit aber in demselben Maasse enger wird, als sich im Innern der Glaskörper (*gl*) vergrössert. Auch auf dem Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo (Fig. 269) ist noch ein kleiner Zwischenraum zwischen den doppelten Wandungen des Bechers zu sehen. Schliesslich kommen äusseres und inneres Blatt dicht auf einander zu liegen. Den Inhalt des Auges bilden dann die Anlagen der Linse (*le* u. *lf*) und des Glaskörpers (*gl*). Letzterer füllt den Grund, die Linse die Oeffnung des Bechers aus.

Bei dem Einstülpungsprocess hat auch der Augenblasenstiel seine Form verändert. Ursprünglich ist er ein enges Rohr mit epithelialer Wandung, geht dann aber in einen mit doppelter Epithelwand versehenen Halbcanal über, indem seine untere Fläche durch die Bindegewebswucherung, welche nach vorn den Glaskörper liefert, auch mit eingestülpt wird. Später legen sich die Ränder des Halbcanals zusammen und verwachsen unter einander. Hierdurch wird der Bindegewebsstrang mit der in ihm verlaufenden Arteria centralis retinae in das Innere des Stiels, der nun eine ganz compacte Bildung darstellt, aufgenommen.

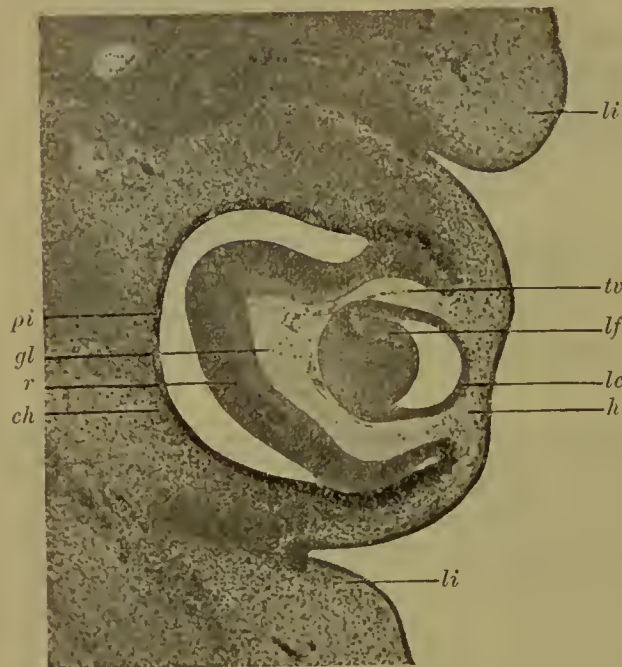


Fig. 269. Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo aus dem 2. Monat.

*pi* Pigmentepithel = äussere Lamelle des Augenbechers, *r* Retina = innere Lamelle des Augenbechers; zwischen beiden Lamellen des Bechers ist noch ein schmaler Hohlraum vorhanden. *gl* Anlage des Glaskörpers mit Gefässen, *ch* Mesenchym, Anlage der Chorioidea und Sclera, *tv* Tunica vasculosa lentis, *lf* hintere verdickte Wand des Linsensäckchens, deren Zellen zu den Linsenfasern ausgewachsen sind, *le* dünnere, vordere Wand, Linsenepithel, *h* Anlage der Hornhaut, *li* Augenlider.

An der Entwicklung des ganzen Auges nimmt endlich auch das Mesenchym, abgesehen davon, dass es den Glaskörper liefert, noch weiteren regen Antheil, indem seine an den Augenbecher angrenzende Schicht sich zur Blutgefässhaut (Fig. 269) und zur Faserhaut des Auges differenzirt.

Die hier in aller Kürze gegebene Skizze von der Entwicklung des Auges ist jetzt im Einzelnen noch weiter zu vervollständigen.

### 1. Die Entwicklung von Linse und Glaskörper.

Das vom Hornblatt vollständig abgeschnürte Linsensäckchen (Fig. 267 *ls*) besitzt eine dicke Wandung, die von zwei bis drei Lagen von Epithelzellen zusammengesetzt wird, und schliesst einen von Flüssigkeit erfüllten Hohlraum ein. Nach aussen wird es durch eine dünne

Membran, welche sich später zur Linsenkapsel (Capsula lentis) verdickt, scharfer abgegrenzt. Bald treten in der Ausbildung seiner vorderen und hinteren Wand erhebliche Differenzen auf (Fig. 269). Im Bereich der vorderen Wand flacht sich das Epithel (*le*) mehr und mehr ab und wandelt sich in eine einfache Lage cubischer Elemente um, die in der Linse des Erwachsenen das sogenannte Linsenepithel bilden (*le*). An der hinteren Wand dagegen nehmen die Zellen an Länge sehr bedeutend zu und wachsen zu langen Fasern aus, die einen hügelartigen Vorsprung in die Höhle des Säckchens bedingen (Fig. 269). Die Fasern stehen senkrecht auf der hinteren Wand und werden nach dem Linsen-Aequator (Fig. 270 *l'*) zu kürzer und schliesslich zu gewöhnlichen Cylinderzellen, und diese gehen wieder, indem sie noch niedriger werden, in die cubischen Zellen des Linsenepithels über, so dass zwischen letzterem und den Linsenfasern eine am Aequator gelegene Uebergangszone zu Stande kommt.

Fig. 270. Theil eines Durchschnitts durch die Augenanlage eines Mäuse-Embryo. Nach KESSLER.

Man sieht einen Theil der Linse, den Rand des Augenbechers, die Hornhaut und Augenkammer. *pi* Pigmentepithel des Auges, *r* Retina, *rz* Randzone des Augenbechers, *g* Gefässe des Glaskörpers in der Gefässkapsel der Linse, *tv* Tunica vasculosa lentis, *x* Zusammenhang der Aderhaut des Auges mit der Tunica vasculosa lentis, *l'* Uebergang des Linsenepithels in die Linsenfasern, *le* Linsenepithel, *k* Augenkammer, *d* DESCHEMET'sche Membran, *h* Hornhaut, *he* Hornhautepithel.



Das weitere Linsenwachsthum ist ein appositionelles. Um die zuerst entstandenen Fasern, die, weiter in die Länge wachsend, bald den ursprünglichen Hohraum des Säckchens ganz ausfüllen und den Linsen Kern liefern, lagern sich immer neue Fasern herum. Ihre Neubildung findet am Linsen-Aequator in der oben beschriebenen Uebergangszone statt, wo sich die cubischen Zellen des Linsenepithels durch Theilung längere Zeit vermehren und zu Cylinderzellen werden, die ihrerseits wieder zu langen Fasern auswachsen und sich zwischen Linsen Kern und Linsenepithel dazwischenschieben. Parallel zu einander angeordnet verbinden sich die neu entstehenden Fasern zu Blättern, die in Schichten über einander liegen und sich



an macerirten Linsen wie die Schalen einer Zwiebel ablösen lassen. Alle Fasern (Fig. 271  $lf'$ ,  $lf''$ ) reichen von der vorderen bis zu der hinteren Fläche und treffen an ihnen mit ihren vorderen, resp. hinteren Enden in regelmässigen Linien zusammen, welche beim Embryo und beim Neugeborenen zwei dreistrahligte Figuren, die sogenannten Linsensterne (Fig. 271  $vst$  u.  $hst$ ) darstellen. Diese zeigen die Eigenthümlichkeit, dass ihre Strahlen an der vorderen und an der hinteren Linsenfläche alternirend gestellt sind, derart, dass die drei Strahlen des einen Sterns die Zwischenräume der drei Strahlen des anderen Sterns halbiren. Beim Erwachsenen wird die Figur eine complicirtere, indem an jedem der drei Hauptstrahlen noch seitliche Strahlen entstehen.

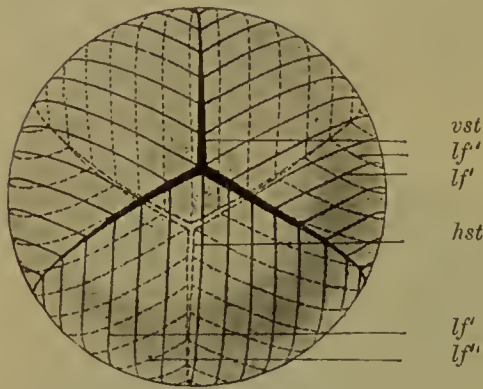


Fig. 271. Schema zur Anordnung der Linsenfasern.

Man sieht die entgegengesetzte Lage des vorderen ( $vst$ ) und des hinteren Linsensternes ( $hst$ ),  $lf'$  Verlauf der Linsenfasern an der vorderen Linsenfläche und Ende am vorderen Linsenstern,  $lf''$  Fortsetzung derselben Fasern zum hinteren Linsenstern an der hinteren Fläche.

der Entwicklung bereits deutlich vorhanden. Ihre Gefässe stammen von den Glaskörpergefässen ab. Sie sind daher an der hinteren Wand stärkere Stämmchen, die, in zahlreiche, feinere Zweige aufgelöst, sich um den Linsen-Aequator herumbiegen und nach der Mitte der vorderen Fläche verlaufen, wo sie mit Endschlingen aufhören und auch Verbindungen mit Gefässen der mittleren Augenhaut eingehen (Fig. 270  $x$ ).

Ihre grösste Ausbildung erreicht die Gefässhaut im 7. Monat, von welcher Zeit an sie sich zurückzubilden beginnt. Gewöhnlich ist sie vor der Geburt vollständig verschwunden; nur in Ausnahmefällen bleibt der Theil bestehen, welcher, auf der vorderen Linsenfläche gelegen, das Sehloch ausfüllt und auch besonders als Membrana pupillaris unterschieden worden ist. Seine Erhaltung beim Neugeborenen bezeichnet man als Atresia pupillae congenita. Gegen Ende des embryonalen Lebens hat übrigens auch die Linse selbst ihr Hauptwachsthum beendet. Denn nach Wägungen, die vom Anatomen HUSCHKE angestellt worden sind, hat sie beim Neugeborenen ein Gewicht von 123 mg, beim Erwachsenen 190 mg, so dass die gesammte Zunahme, die das Organ während des Lebens erfährt, nur 67 mg beträgt.

Etwa zu derselben Zeit wie die Linse beginnt sich auch der Glas-

Beim Erwachsenen bestehen bekanntlich keine besonderen Ernährungsvorrichtungen für die Linse, welche sich nach erlangter Grösse nur wenig verändert und jedenfalls einen nur geringen Stoffwechsel besitzt. Anders liegt die Sache beim Embryo. Hier besteht zur Zeit des lebhafteren Wachsthums auch ein besonderer Ernährungsapparat; die Linse ist mit einer besonderen Gefässhaut (Tunica vasculosa lentis) versehen (Fig. 269  $tv$ , 270). Darunter versteht man eine an Blutgefässen reiche Bindegewebsmembran, welche, nach aussen von der Linsenkapsel gelegen, sie allseitig einschliesst. Beim Menschen ist sie im 2. Monat

körper zu entwickeln. Das durch die fötale Augenspalte in den Becher hineingewachsene Gallertgewebe (siehe S. 283) wandelt sich zum Glaskörper um. Seine Grundsubstanz zeichnet sich durch ihre ausserordentlich geringe Consistenz und ihren grossen Wasserreichthum aus. In ihr finden sich auch hier und da einzelne sternförmige Bindegewebszellen; diese schwinden aber später und lassen an ihre Stelle Wanderzellen (Leukocyten) treten.

Der beim Erwachsenen ganz blutgefässleere Glaskörper ist beim Embryo mit Blutgefässen reichlich versehen, die von der oben beschriebenen Gefässschlinge abstammen, von einem Ausläufer der *Arteria centralis retinae*, des in die Achse des Sehnerven sich einbettenden Astes der *Arteria ophthalmica*.

Die *Arteria centralis retinae* verlängert sich von der Papille des Sehnerven an in einen Ast, welcher als *Arteria hyaloidea* bezeichnet wird. Dieser verläuft, in mehrere Zweige aufgelöst, nach vorn durch den Glaskörper zu der hinteren Fläche der Linse, wo sich seine zahlreichen Endäste in der *Tunica vasculosa* ausbreiten und am Äquator auf die vordere Linsenfläche übergehen. In dem letzten Monat des Embryonallebens bilden sich auch die Gefässe des Glaskörpers mit der Ernährungshaut der Linse zurück; sie schwinden vollständig bis auf ein Rudiment des Hauptstammes, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn zur hinteren Fläche der Linse verläuft und bei der Rückbildung sich in einen mit Flüssigkeit erfüllten Hohlcanal, den *Canalis hyaloideus*, umwandelt.

## 2. Die Entwicklung der Augenhäute und des Sehnerven.

Der Augenbecher wird gleichzeitig mit der ihn umhüllenden Mesenchymschicht, welche sich in die mittlere und die äussere Augenhaut sondert, weiter umgebildet, so dass eine gemeinsame Besprechung beider geboten erscheint. Zum Ausgang diene das in Fig. 269 dargestellte Stadium, auf welchem der Augenbecher mit einer noch weiten Oeffnung das Linsensäckchen umfasst. Zwischen letzteres und das Hornblatt, von dem es sich abgeschnürt hat, ist bei den Säugthieren und dem Menschen schon gleich während der Abschnürung eine dünne Mesenchymschicht dazwischengetreten. Sie verdickt sich bei ihnen jetzt rasch, indem Zellen aus der Umgebung in sie einwandern, und sondert sich dabei in zwei verschiedene Lagen. Die eine wird gefässhaltig, liegt der vorderen Linsenfläche unmittelbar auf und stellt den vorderen Abschnitt der früher erwähnten Gefässhaut der Linse dar und zwar jenen Bezirk, der die Oeffnung des Augenbeckers verschliesst und daher auch als *Membrana pupillaris* besonders unterschieden wird. Die andere Lage ist gefässlos, grenzt an das Hornblatt an und stellt die Anlage für die Hornhaut des Auges dar. Bald werden beide Schichten schärfer von einander abgegrenzt dadurch, dass sich zwischen ihnen ein schmaler, mit Flüssigkeit erfüllter Spaltraum ausbildet, welcher nichts anderes als die mit Humor aqueus erfüllte Augenkammer ist.

Währenddem hat auch der epitheliale Augenbecher selbst seine Beschaffenheit verändert. Seine äussere und seine innere Lamelle werden immer verschiedenartiger von einander. Die erstere (Fig. 269 u. 270 *pi*) bleibt dünn und stellt eine einfache Lage cubischer Epithelzellen dar. In ihnen lagern sich schwarze Pigmentkörnchen in immer reicherm Maasse ab, bis schliesslich die ganze Lamelle auf dem



Durchschnitt als ein schwarzer Streifen erscheint. Die innere Schicht (*r*) dagegen bleibt mit Ausnahme eines Theils der Randzone ganz frei von Pigment; sie verdickt sich bedeutend, indem die Zellen, wie in der Wand der Hirnblasen, mehrfach über einander liegen, sich strecken und spindelige Form annehmen.

Ferner treten Bechergrund und Becherrand in einen Gegensatz zu einander und eilen verschiedenen Bestimmungen entgegen; denn der eine wandelt sich zur Netzhaut um, der andere ist in hervorragendem Maasse an der Bildung des Ciliarkörpers und der Iris betheilig.



*ck 1. 2. 3. lp sch D h he*

Fig. 272.

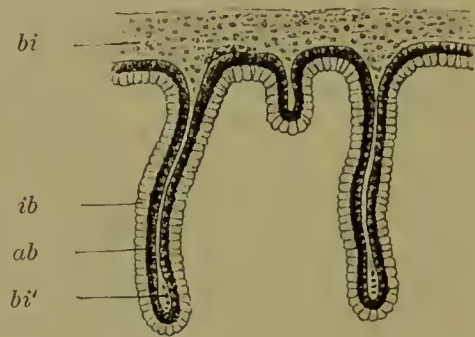


Fig. 273.

Fig. 272. **Durchschnitt durch den Randtheil des Augenbeckers von einem Embryo der Singdrossel (*Turdus musicus*).** Nach KESSLER.

*r* Retina, *pi* Pigmentepithel der Retina (äussere Lamelle des Augenbeckers), *bi* bindegewebige Umhüllung des Augenbeckers (Chorioidea und Sclera). \* Ora serrata (Grenze zwischen Randzone und Grund des Augenbeckers), *ck* Ciliarkörper, 1. 2. 3. Iris, 1. u. 2. äussere und innere Lamelle der Pars iridis retinae, 3. Bindegewebsplatte der Iris, *lp* Ligamentum pectinatum iridis, *sch* SCHLEMM'scher Canal, *D* DESCHEMET'sche Membran, *h* Hornhaut, *he* Hornhautepithel.

Fig. 273. **Querschnitt durch den Ciliartheil des Auges von einem Kaninchen-Embryo von 10 cm Länge.** Nach KESSLER.

Man sieht drei durch Einfaltung des Augenbeckers entstandene Ciliarfortsätze (Processus ciliares), *bi* bindegewebiger Theil des Ciliarkörpers, *ib* inneres Blatt, *ab* äusseres pigmentirtes Blatt des Augenbeckers, *bi'* Bindegewebsblatt, das in die Epithelfalte eingedrungen ist.

Der Becherrand (Fig. 270 *rz*, Fig. 272\* u. Fig. 273) verdünnt sich stark, indem sich die Zellen seines inneren Blattes in einfacher Schicht anordnen, eine Zeit lang noch cylindrisch sind, dann eine cubische Form annehmen. Mit seiner Verdünnung geht gleichzeitig eine Ausdehnung in der Fläche einher. In Folge dessen wächst jetzt der Rand des Beckers in die oben beschriebene, mittlerweile noch grösser gewordene Augenkammer zwischen Hornhaut und vordere Linsenfläche hinein, bis er nahezu die Mitte derselben erreicht hat. Er umgrenzt dann schliesslich nur noch eine Oeffnung, die in die

Höhle des Augenbeckers hineinführt, das Sehloch oder die Pupille. Von dem Randbezirk des Beckers leitet sich die Pigmentschicht der Iris her (Fig. 272 1 u. 2). Wie in der äusseren, lagern sich jetzt auch in der inneren Epithellamelle Pigmentkörnchen ab, so dass schliesslich beide nicht mehr als getrennte Lagen zu unterscheiden sind.

Mit der Flächenausbreitung der beiden Epithellamellen hält die ihnen von aussen anliegende Mesenchymhülle gleichen Schritt. Sie verdickt sich und liefert das mit glatten Muskelzellen und Gefässen reich versehene Stroma der Iris (Fig. 272 3). Dieses geht bei Säugethieren (Fig. 270 x) eine Zeit lang in die Tunica vasculosa lentis (*lv*) über, in Folge dessen das Schloch bei den Embryonen durch eine feine, blutgefässführende Bindegewebshaut verschlossen ist, wie schon früher (S. 286) erwähnt wurde.

Eine interessante Veränderung erfährt der an die Pigmentschicht der Iris angrenzende und den Aequator der Linse umgebende Theil des Augenbeckers, der ebenfalls noch mit zur verdünnten Randzone hinzugehört (Fig. 272 *ck*). Er bildet sich gemeinsam mit der angrenzenden Mesenchymschicht zu dem Ciliarkörper des Auges um. Der Process beginnt beim Hühnchen am 9. oder 10. Tage der Bebrütung (KESSLER), beim Menschen am Ende des 2. oder Anfang des 3. Monats (KÖLLIKER). Die verdünnte, epitheliale Doppellamelle des Beckers legt sich in Folge eines besonders intensiven Flächenwachstums in zahlreiche kurze Falten, die, parallel zu einander gestellt, in radiärer Richtung den Linsenäquator umgeben. Am Wucherungsprocess theiligt sich die angrenzende Mesenchymschicht, wie an der Iris, so auch hier und dringt mit feinen Fortsätzen zwischen die Faltenblätter hinein. Ueber ihre ursprüngliche Form bei Säugethieren gibt ein Querschnitt durch den eingefalteten Theil des Augenbeckers von einem 10 cm langen Katzen-Embryo (Fig. 273) Aufschluss. Er zeigt, dass die einzelnen Falten sehr schmal sind und in ihrem Innern nur eine sehr geringfügige Menge embryonalen Bindegewebes (*bi'*) mit feinen Capillaren einschliessen, dass von den beiden Epithellagen im Unterschied zum Pigmentepithel der Iris nur die äussere (*ab*) pigmentirt ist, während sich die innere (*ib*) auch später unpigmentirt erhält und aus kurzen, cylindrischen Zellen zusammensetzt.

Später nehmen die Ciliarfortsätze durch Vermehrung des an Blutgefässen sehr reichen Bindegewebsgerüsts an Dicke bedeutend zu und gehen eine festere Verbindung mit der Linsenkapsel durch Ausbildung der Zonula Zinnii ein. Diese entsteht nach den Angaben KÖLLIKER's beim Menschen im 4. Monat durch einen Vorgang, der hier wie bei anderen Säugethieren noch wenig aufgeklärt ist.

Der Grund des Beckers (Fig. 269, 270, 272) liefert den wichtigsten Theil des Auges, die Netzhaut. Seine innere Lamelle (*r*) verdickt sich hier in sehr hohem Grade und gewinnt, indem ihre Zellen zu langen Spindeln werden und sich in mehreren Lagen in einander schieben, ein ähnliches Aussehen, wie die embryonale Hirnwand. Gegen den angrenzenden, verdünnten Theil des Augenbeckers, welcher die Ciliarfalten bildet, setzt sie sich später mit einer gezackten Linie, der Ora serrata, ab (in Fig. 272 an der mit einem Kreuz bezeichneten Stelle). Frühzeitig gewinnt sie auch an ihren beiden Flächen eine schärfere Begrenzung durch Annscheidung zweier feiner Häutchen: gegen die Anlage des Glaskörpers zu grenzt sie sich durch die Mem-



brana limitans interna, gegen die äussere Lamelle, die zum Pigmentepithel wird, durch die Membrana limitans externa ab.

Im Fortgang der Entwicklung differenziren sich ihre gleichartigen Zellen in sehr verschiedener Weise, wodurch die bekannten, von MAX SCHULTZE unterschiedenen Schichten zu Stande kommen. Ihre Gefässe erhalten sie dadurch, dass von der in den Augenblasenstiel eingeschlossenen Arteria centralis retinae einzelne Gefässschlingen in sie hineinwachsen, eingehüllt von ausserordentlich dünnen, bindegewebigen Scheiden.

Von den einzelnen Schichten der Netzhaut entwickelt sich am spätesten die so bemerkenswerthe Stäbchen- und Zapfenschicht. Nach den Untersuchungen von KÖLLIKER, BABUCHIN, MAX SCHULTZE und W. MÜLLER entsteht sie als ein Bildungsproduct der äusseren Körnerschicht, welche als das eigentliche, aus feinen, spindeligen Elementen zusammengesetzte Sinnesepithel des Auges gedeutet werden kann. Beim Hühnchen macht sich die Entwicklung der Stäbchen und Zapfen am 10. Tage der Bebrütung bemerkbar. Wie MAX SCHULTZE von blindgeborenen Jungen von Katze und Kaninchen angibt, ist ihre Anlage in den ersten Tagen nach der Geburt nachzuweisen: bei anderen Säugethieren und beim Menschen erfolgt sie dagegen vor der Geburt.

Solange Stäbchen und Zapfen noch nicht vorhanden sind, ist bei allen Wirbelthieren das innere Blatt des Augenbeckers gegen das äussere durch einen vollkommen glatten Contour abgegrenzt, der von der Membrana limitans externa herrührt. Dann erscheinen auf dieser zahlreiche, kleine, glänzende Höcker, die von den peripheren Enden der äusseren Körner oder der Sehzellen ausgeschieden worden sind. Die Höcker, welche aus einer protoplasmatischen Substanz bestehen und sich in Carmin roth färben, strecken sich mehr in die Länge und erhalten die Form des Innengliedes. Zuletzt setzen sie an ihrer Oberfläche noch das Aussenglied an, welches MAX SCHULTZE und W. MÜLLER wegen seiner lamellosen Structur einer Cuticularbildung vergleichen.

Indem die Stäbchen und Zapfen der Sehzellen in dieser Weise über die Membrana limitans externa hervorwachsen, dringen sie in die dicht anliegende, äussere Lamelle des Augenbeckers hinein, welche zum Pigmentepithel der Retina (Fig. 272 *pi*) wird; sie kommen mit ihren Aussengliedern in kleine Nischen der grossen, hexagonalen Pigmentzellen zu liegen, so dass die einzelnen Elemente ringsum durch pigmentirte Scheidewände von einander isolirt werden.

Noch einige Worte über die bindegewebige Umhüllung, die dem Grunde des Augenbeckers zugetheilt ist. Sie gewinnt hier ebenso wie am Ciliarkörper und an der Iris ein besonderes, für diesen Abschnitt charakteristisches Gepräge. Sie sondert sich in Gefäss- und Faserhaut, die beim Menschen in der 6. Woche (KÖLLIKER) unterscheidbar werden. Die erstere zeichnet sich früh durch ihren Gefässreichtum aus und entwickelt nach dem Augenbecher zu eine besondere, mit engen Maschen capillarer Gefässe ausgestattete Schicht, die Chorio-capillaris, die zur Ernährung der Pigment-, Stäbchen- und Zapfenschicht des Auges dient, da diese eigener Blutgefässe entbehren. Eine weitere Verschiedenheit im Vergleich zum Ciliarkörper besteht noch darin, dass am Grunde des Augenbeckers die Aderhaut von den angrenzenden Häuten des Auges leicht trennbar ist, während am Ciliarkörper zwischen allen ein fester Zusammenhang stattfindet.

Wenn wir jetzt noch auf die zuletzt besprochenen Entwicklungsprocesse einen Rückblick werfen, so wird uns aus der kurzen Skizze das Eine klar hervortreten, dass für die Entstehung der einzelnen Augenabschnitte die Formveränderungen des secundären Augenbeckers von hervorragender Bedeutung sind. Durch verschiedenartige Wachstumsprocesse, die im 5. Kapitel eine allgemeine Besprechung gefunden haben, sondern sich an ihm drei verschiedene Abschnitte. Durch Wachstum in die Dicke und verschiedenartige Differenzirung der mehrfachen Zellenlagen wird die Netzhaut, dagegen durch Ausdehnung in die Fläche ein vorderer, verdünnter Theil gebildet, welcher das Sehloch umgrenzt und durch Faltenbildung in der Umgebung der Linse eine neue Sonderung in zwei Abschnitte eingeht. Aus dem eingefalteten, an der Ora serrata von der Netzhaut sich abgrenzenden Abschnitt entwickelt sich der innere Epithelüberzug des Ciliarkörpers, aus dem glatt bleibenden, verdünnten, das Sehloch umgebenden Abschnitt das Pigmentepithel (Uvea) der Iris. An dem secundären Augenbecher hat man mithin jetzt drei Bezirke als Retina-, Ciliar- und Iris-theil zu unterscheiden. Jedem Bezirk passt sich das angrenzende Bindegewebe und namentlich der Theil, der zur mittleren Augenhaut wird, in eigenartiger Weise an und liefert hier die Bindegewebsplatte der Iris mit ihrer glatten Musculatur, dort das Bindegewebsgerüst des Ciliarkörpers mit dem Ciliarmuskel, dort die blutgefässreiche Chorioidea mit der Choriocapillaris und Lamina fusca.

Am Augenbecher war bei seiner Entwicklung eine Spalte an seiner unteren Wand entstanden (Fig. 268 *aus*). Sie bezeichnete die Stelle, an welcher die Anlage des Glaskörpers in das Innere lineingewachsen war. Was ist schliesslich ihr Schicksal? Die Spalte, welche in der Literatur meist als Chorioidealspalte aufgeführt wird, ist eine Zeit lang leicht kenntlich, wenn sich in der äusseren Lamelle des Augenbeckers Pigment abgelagert hat. Dann nämlich erscheint sie an der unteren, inneren Seite des Augapfels als ein heller, unpigmentirter Streifen, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn bis zum Pupillarrande reicht. Später geht der helle Streifen verloren. Die Augenspalte schliesst sich, indem ihre Ränder verwachsen und in der Naht sich Pigment ablagert. Beim Hühnchen geschieht dies am 9. Tage, beim Menschen in der 6. bis 7. Woche.

Zuweilen wird beim Menschen der normale Entwicklungsprocess gehemmt, so dass die Ränder der Augenspalte offen bleiben. Dies hat dann meist auch eine mangelhafte Ausbildung der Gefässhaut des Auges an der entsprechenden Stelle zur Folge, ein Zeichen, wie sehr die Entwicklung der bindegewebigen Umhüllung — was schon früher betont wurde — von den Bildungsprocessen der beiden Epithelblätter abhängig ist. Es fehlt daher längs eines vom Sehnerven beginnenden Streifens sowohl das Retina-, als auch das Chorioidealpigment, so dass nach innen die weisse Faserhaut des Auges durchschimmert und bei der Untersuchung mit dem Augenspiegel wahrgenommen werden kann. Wenn der Defect sich ganz bis nach vorn zum Rande der Pupille erstreckt, kommt es zu einer Spaltbildung in der Iris, welche bei äusserlicher Besichtigung des Auges leicht auffällt. Die beiden Hemmungsbildungen werden als Chorioideal- und Irisspalte (*Coloboma chorioideae* und *Coloboma iridis*) von einander unterschieden.

**Die Entwicklung des Sehnerven.** Dadurch, dass die primäre Augenblase durch die Anlage des Glaskörpers von unten her ein-



gestülpt worden ist, steht der Augenblasenstiel (Fig. 268), der die Verbindung mit dem Zwischenhirn vermittelt, mit beiden Blättern des Bechers in directem Zusammenhang. In das äussere Blatt oder das Pigmentepithel der Retina geht seine dorsale Wand über, in das innere Blatt, welches zur Netzhaut wird, verlängert sich seine ventrale Wand. So hat die Entwicklung einer unteren Augenspalte, abgesehen von der Anlage des Glaskörpers, auch noch eine Bedeutung dafür, dass Retina und Sehnerv in directer Verbindung bleiben. Denn wenn wir uns die Augenblase allein an ihrer vorderen Fläche durch die Linse eingestülpt denken, so würde die Wandung des Sehnerven sich nur in das äussere, nicht eingestülpte Blatt fortsetzen, dagegen mit der Retina selbst oder dem eingestülpten Theil ohne directen Zusammenhang sein.

Ursprünglich stellt der Sehnerv eine Röhre mit enger Höhlung dar, welche den Hohlraum der Augenblase mit dem dritten Ventrikel verbindet (Fig. 265). Allmählich geht er in einen soliden Strang über. Bei den meisten Wirbelthieren geschieht dies einfach in der Weise, dass die Wandungen des Stiels durch Wucherung der Zellen sich verdicken, bis der Hohlraum zum Schwund gebracht ist. Bei den Säugthieren wird in dieser Art nur der grössere, an das Gehirn grenzende Abschnitt umgeändert, der kleinere, an die Augenblase sich ansetzende Theil dagegen wird eingestülpt, indem sich die Augenspalte noch eine Strecke weit nach rückwärts verlängert und die ventrale gegen die dorsale Wand eindrückt. Hier nimmt demnach der Sehnerv die Form einer Rinne an, in welche sich ein bindegewebiger Strang einbettet mit einem Blutgefäss, das zur Arteria centralis retinae wird. Das Gefäss wird später durch Verwachsung der Rinnenränder ganz in das Innere aufgenommen.

Eine Zeit lang besteht der Sehnerv einzig und allein aus spindelförmigen, geschichteten, radiär gestellten Zellen und gleicht in seinem feineren Aufbau der Wandung des Gehirns und der Augenblase. Ueber seine weiteren Umwandlungen und vor allen Dingen über die Entstehung der Nervenfasern in ihm machen sich ähnliche verschiedene Ansichten wie über die Entstehung der peripheren Nervenfasern geltend. Indessen geht die Meinung der meisten Forscher dahin, dass die Nervenfasern als Achsencylinderfortsätze der Ganglienzellen der Retina entstehen und im Sehstiel, den sie gewissermaassen als Leitbahn benutzen und dessen Zellen nur ein Gliagerüst liefern, nach dem Gehirn zu auswachsen.

Nach aussen wird der embryonale Sehnerv von einer Bindegewebshülle umgeben, die sich wie am Gehirn und secundären Augenbecher, in eine innere weiche, blutgefässreiche und in eine äussere derbfaserige Schicht sondert. Die erstere oder die Pialscheide verbindet die weiche Hirnhaut und die Aderhaut des Auges, die letztere oder die Duralscheide ist eine Fortsetzung der Dura mater und geht am Augapfel in die Sclera über. Später gewinnt der Sehnerv eine noch complicirtere Structur dadurch, dass die Pialscheide mit gefässhaltigen Fortsätzen in das Innere hineinwächst und die Nervenbündel und die ihnen zugetheilten, epithelialen Stützzellen mit bindegewebigen Umhüllungen versorgt.

### 3. Die Entwicklung der Hilfsapparate des Auges.

Mit dem Augapfel treten Hilfsapparate in Verbindung, die in verschiedener Weise zum Schutz der Hornhaut dienen: die Augenlider mit den MEIBOM'schen Drüsen und den Wimpern, die Thränenendrüse und der Thränen canal.

Frühzeitig entwickeln sich das obere und das untere Augenlid, indem die Haut in einiger Entfernung vom Hornhantrande zwei über die Oberfläche hervorragende Falten bildet. Die Falten wachsen von oben und unten über die Hornhaut herüber, bis sie sich mit ihren Rändern berühren, und erzeugen so vor dem Augapfel den durch die Lidspalte geöffneten Conjunctivalsack. Letzterer Name rührt daher, dass das innerste Blatt der Lidfalten, das sich am Fornix auf die vordere Fläche des Augapfels umschlägt, als Conjunctiva oder Bindehaut des Auges besonders unterschieden wird.

Bei manchen Säugethieren und ebenso beim Menschen kommt es während des embryonalen Lebens zu einem vorübergehenden Verschluss des Conjunctivalsackes. Die Lidränder vereinigen sich in ganzer Ausdehnung und verwachsen mit ihrem Epithelüberzug. Beim Menschen beginnt die Verwachsung im 3. Monat und bildet sich meist kurze Zeit vor der Geburt wieder zurück, welchen Vorgang man als die Lösung der Augenlider bezeichnet. Bei manchen Reptilien aber (Schlangen) wird der Verschluss ein bleibender. Dadurch entsteht bei ihnen noch vor der Hornhaut eine dünne, durchsichtige Haut.

Während der Verwachsung der Augenlider entwickeln sich an ihrem Rande beim Menschen die MEIBOM'schen Drüsen. Die Zellen des Rete Malpighii fangen an zu wuchern und in die mittlere, bindegewebige Platte der Augenlider solide Zapfen zu treiben, die sich etwas später mit seitlichen Knospen bedecken. Eine Höhlung erhalten die anfangs vollständig soliden Drüsen dadurch, dass die central gelegenen Zellen verfetten und sich auflösen.

Etwa zur Zeit, wo sich die MEIBOM'schen Drüsen bilden, erfolgt auch die Anlage der Augenwimpern, welche mit der Entwicklung der gewöhnlichen Haare übereinstimmt und daher bei diesen in einem späteren Kapitel besprochen werden wird.

Bei den meisten Wirbelthieren gesellt sich zu dem oberen und dem unteren Augenlid noch ein drittes hinzu, die Nickhaut oder Membrana nictitans, welche sich an der inneren Seite des Auges als eine senkrechte Falte der Bindehaut (Conjunctiva) anlegt. Beim Menschen ist sie nur in verkümmertem Zustand als Plica semilunaris vorhanden. Eine Anzahl kleiner Drüsen, die sich in ihr entwickeln, bedingt ein kleines, röthliches Knötchen (die Caruncula lacrimalis).

Ein weiteres Hilfsorgan des Auges, welches dazu bestimmt ist, den Conjunctivalsack feucht und die vordere Fläche der Hornhaut rein zu erhalten, ist die Thränenendrüse. Sie entwickelt sich beim Menschen im 3. Monat durch Sprossenbildung des Epithels des Conjunctivalsacks an der Aussenseite des Auges an der Stelle, wo die Bindehaut des oberen Augenlides in die Bindehaut des Augapfels übergeht. Die Sprossen verzweigen sich vielfach, sind zunächst, wie die MEIBOM'schen Drüsen, solid und höhlen sich nach und nach vom Hauptausführgang nach den feineren Zweigen zu aus.



Um das im Conjunctivalsack sich ansammelnde Secret der verschiedenen Drüsen, vornehmlich aber die Thränenflüssigkeit, zu entfernen, hat sich ein besonderer Thränen-Ausführrapparat entwickelt, der von dem inneren Augenwinkel in die Nasenhöhle führt und von den Amphibien an in allen Wirbelthierclassen vorgefunden wird.

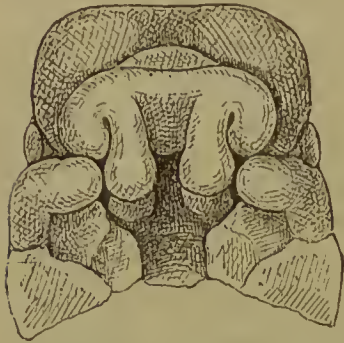


Fig. 274. Kopf eines menschlichen Embryo, von welchem die Unterkieferfortsätze entfernt sind, um die Decke des primitiven Mundraums überblicken zu können.

Bei den Vögeln, den Säugethieren und dem Menschen (Fig. 274) ist die Stelle, an welcher sich der Thränencanal anlegt, schon äusserlich frühzeitig gekennzeichnet durch eine Furche, welche vom inneren Augenwinkel zur Nasenhöhle führt. Durch sie werden zwei Wülste schärfer abgegrenzt, welche als Oberkieferfortsatz und als äusserer Nasenfortsatz bei der Bildung des Gesichts eine Rolle spielen, wo sie uns später noch weiter beschäftigen werden. Am Grund der Furche entsteht hierauf durch Wucherung der Epidermis eine Epithelleiste, die sich ablöst und später zu einem Canal aushöhlt. Von den beiden Thränenröhrchen soll das obere auf das Anfangsstück der Epithelleiste zurückzuführen sein, während das untere aus dem oberen nachträglich hervorsprosst. (BORN, LEGAL.)

## B. Die Entwicklung des Gehörorgans.

Die drei Hauptabschnitte, in welche man bei der anatomischen Beschreibung das Gehörorgan zerlegt, werden zweckmässiger Weise auch bei der Darstellung seiner Entwicklungsgeschichte zur Eintheilung benutzt. Wir besprechen daher 1) die Entwicklung des inneren Ohres, 2) des Mittelohres (Paukenhöhle und Ohrtrompete) und 3) des äusseren Ohres.

### 1. Die Entwicklung des inneren Ohres.

Das innere Ohr nimmt frühzeitig seinen Ursprung aus dem äusseren Keimblatt, also aus demselben Mutterboden, von welchem auch die Anlage des Centralnervensystems und das Sinnesepithel von allen übrigen



Fig. 275. Kopf eines menschlichen Embryo (7,5 mm Nackenlänge). Aus His, Menschliche Embryonen.

Oberhalb der ersten Schlundspalte liegt das Ohrbläschen. In der Umgebung der Schlundspalte sieht man sechs mit Ziffern bezeichnete Höcker, aus denen sich das äussere Ohr entwickelt.

Sinnesorganen abstammen. So gross beim Erwachsenen seine Complication ist, welche ihm auch den Namen Labyrinth eingetragen hat, so einfach verhält sich seine früheste Anlage. Sie entsteht an der Rückenfläche des Embryo in der Gegend des Nachhirns (Fig. 244 gb),

oberhalb der ersten Schlundspalte und des Ansatzes des zweiten Schlundbogens (Fig. 275 oberhalb der Ziffer 3). Hier verdickt sich das äussere Keimblatt in einem kreisförmigen Bezirk und senkt sich

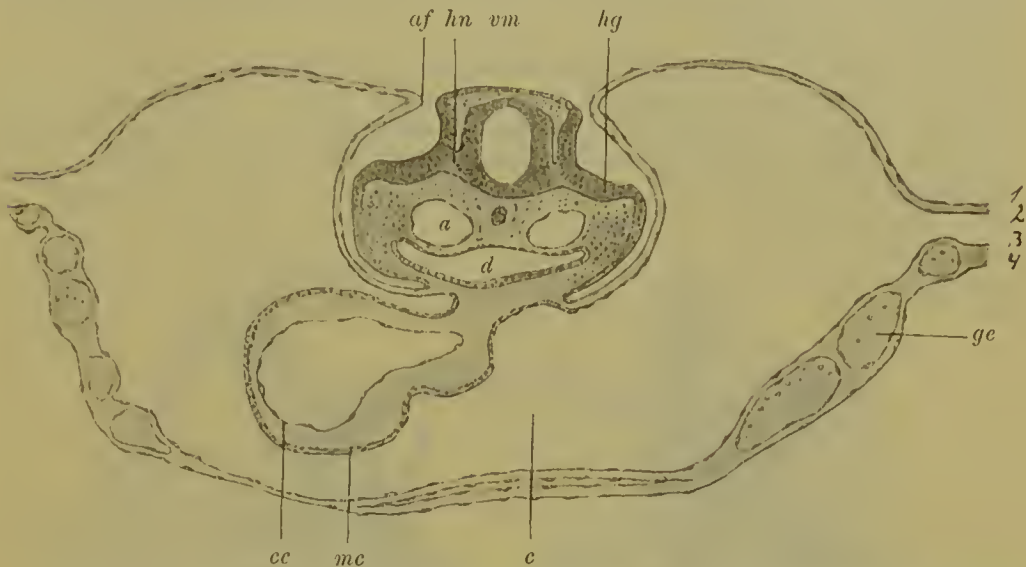


Fig. 276. Querschnitt durch die Hörgrübchen eines Hühner-Embryo am 2. Tage der Bebrütung.

*hg* Hörgrübchen, *vm* verlängertes Mark, *hn* Anlage des Hörnervs und Ganglion acusticum zwischen Hörgrübchen und verlängertem Mark, *a* die primitiven Aorten, *d* Kopfdarmhöhle, *cc* Endothelhäutchen des Herzens (Endocard), *mc* Anlage der Muskelwand des Herzens, *c* Keimblasencöloin, *ge* Gefässe in der Wand des Dottersackes, *af* Amnionfalte, 1 äusseres Keimblatt, 2 Hautfaserblatt, 3 Darmfaserblatt, 4 Darmdrüsenblatt.

alsbald zu einem Hörgrübchen ein (Fig. 276). Es lässt sich dieser Vorgang bei Hühner-Embryonen vom Ende des 2. Brüttagess an und bei 15 Tage alten Kaninchen-Embryonen auf das leichteste verfolgen. Das Hörgrübchen liegt der Wand des verlängerten Markes fast unmittelbar an und ist an seinem Grund mit ihr durch einen kurzen, faserigen Strang, welcher auch viele Zellen einschliesst, verbunden. Der Strang (*hn*) ist die schon auf diesem frühen Stadium deutlich ausgeprägte Anlage des Hörnervs mit dem Ganglion acusticum.

Nach kurzem Bestand wandelt sich das Epithelgrübchen zu einem Hörbläschen *nm*, indem seine Einstülpungsänder einander entgegenwachsen und verschmelzen (Fig. 248 *hb*).

Allseitig abgeschlossene, ringsum in Mesenchym eingebettete Gehörbläschen (Fig. 277 *hb*) zeigt auch der vierwöchentliche, menschliche Embryo, mit dessen Augenanlage wir schon früher durch Fig. 265 bekannt geworden

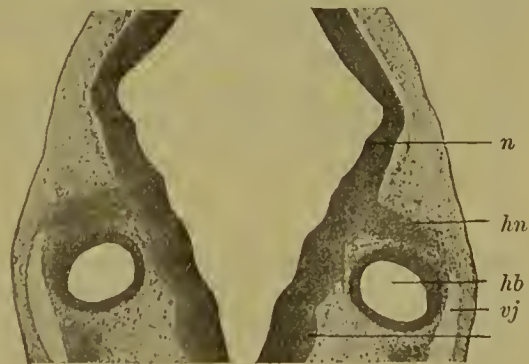


Fig. 277. Frontalschnitt durch die Gegend des verlängerten Markes und durch die Hörbläschen des in Fig. 141 abgebildeten menschlichen Embryo, dessen Augenanlage in Fig. 265 dargestellt ist.

*n* verlängertes Mark mit gut ausgeprägten Neuromeren, *hn* Hörnerv, *hb* Hörbläschen, *vj* Vena jugularis.



sind. Vom verlängerten Mark, an dessen Wand die Neuromerie (vergl. S. 263) gut ausgeprägt ist, sind die beiden Bläschen durch eine kleine Mesenchymhülle getrennt bis auf eine Stelle, wo die Anlage des Hörnerven als ein breiter und zellenreicher, faseriger Streifen (*hn*) die Verbindung herstellt.

In seiner ersten Anlage gleicht das Gehörorgan der Wirbelthiere im höchsten Grade den Einrichtungen, welche bei den meisten Wirbellosen als Gehörorgane gedeutet werden. Es sind dies unter der Haut gelegene, mit Endolympe gefüllte Bläschen, welche ihre Entwicklung ebenfalls von

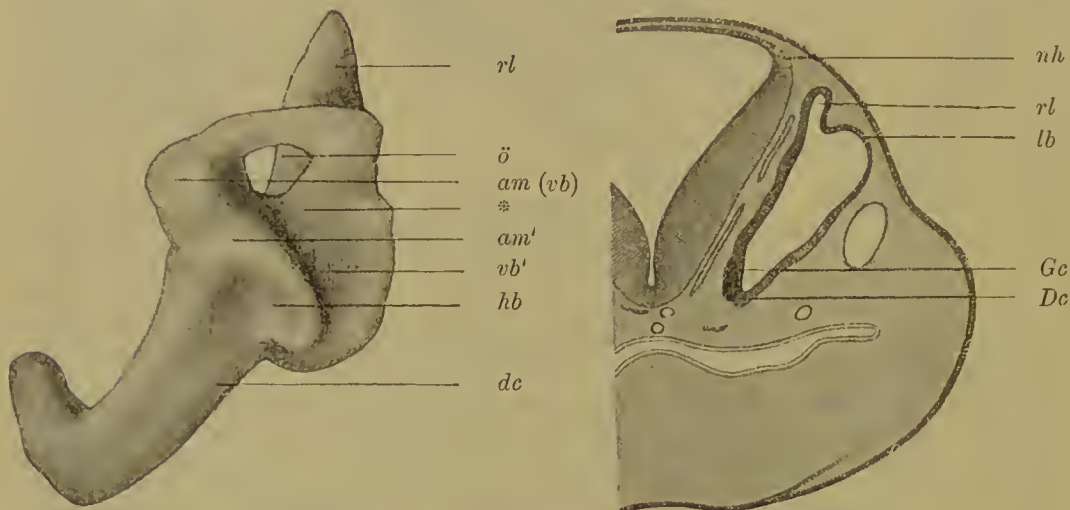


Fig. 278.

Fig. 279.

Fig. 278. Häutiges Labyrinth der linken Seite eines Schweine-Embryo. Nach einem Wachsmo-  
dell von R. KRAUSE.

*rl* Recessus labyrinthi, *dc* Ductus cochlearis (häutiger Schneckengang), *hb* Tasche, aus der sich der horizontale Bogengang entwickelt, *am'* Erweiterung der Tasche, die zur Ampulle des horizontalen Bogenganges wird, *am (vb) vb' \** gemeinsame Tasche, aus der sich die beiden verticalen Bogengänge bilden, *am (vb)* Erweiterung der gemeinsamen Tasche, aus der die Ampulle des vorderen verticalen Bogenganges entsteht. In der Tasche ist die Oeffnung (*ö*) entstanden, durch die man den Recessus labyrinthi hindurch erblickt. \* Strecke der Tasche, die zum gemeinsamen Einmündungsschenkel (Sinus superior) wird. *vb'* Theil der gemeinsamen Tasche, der den hinteren verticalen Bogengang liefert.

Fig. 279. Senkrechter Durchschnitt durch die Labyrinthblase eines Schaf-Embryo von 1.3 cm Länge. 30fach vergrößert. Nach BÖTTCHER.

*nh* Wand des Nachhirns, *rl* Recessus labyrinthi, *lb* Labyrinthbläschen, *Gc* Ganglion cochleare, welches einem Theil des Labyrinthbläschens (*Dc*) anliegt, der zum Schneckengang auswächst.

der Epidermis nehmen. Sie sind im Innern von Epithel ausgekleidet, welches aus zwei verschiedenen Arten von Zellen besteht: erstens aus niedrigen, platten Elementen, die gewöhnlich flimmern und dadurch die Flüssigkeit im Innern des Bläschens in Bewegung setzen, und zweitens aus längeren, cylindrischen oder fadenförmigen Hörzellen mit steifen Haaren, die in die Endolympe hineinragen und, meistens zu Gruppen vereint, eine Macula oder Crista acustica herstellen. Zu allen Hörbläschen der Wirbellosen tritt ferner ein Nerv heran, welcher an den Sinneszellen mit feinen Fäserchen endet. Endlich findet sich noch als eine charakteristische Bildung ein fester, krystallinischer Körper vor, der Hörstein oder Otolith, der mitten in der Endolympe schwebt

und durch den Schlag der Flimmerhaare gewöhnlich in eine vibrirende Bewegung versetzt wird. Er besteht aus Krystallen von phosphor- oder kohlensaurem Kalk.

Bei den Wirbelthieren wandelt sich das Hörbläschen, das in der ersten Anlage, wie wir gesehen haben, mit dem Gehörorgan der Wirbellosen übereinstimmt, durch Metamorphosen, bei denen Faltenbildungen und Abschnürungen die Hauptrolle spielen, in ein sehr complicirtes Gebilde, das häutige Labyrinth, um, dessen Entstehung ich für die Säugethiere näher beschreiben werde.

Bald nach seiner Abschnürung von der Epidermis erhält es eine nach oben gerichtete, kleine Hervorragung, den Labyrinthanhang (Recessus labyrinthi oder Ductus endolymphaticus [Fig. 279 *rl*]); auch beginnt es jetzt mehr in die Länge zu wachsen und noch etwas später

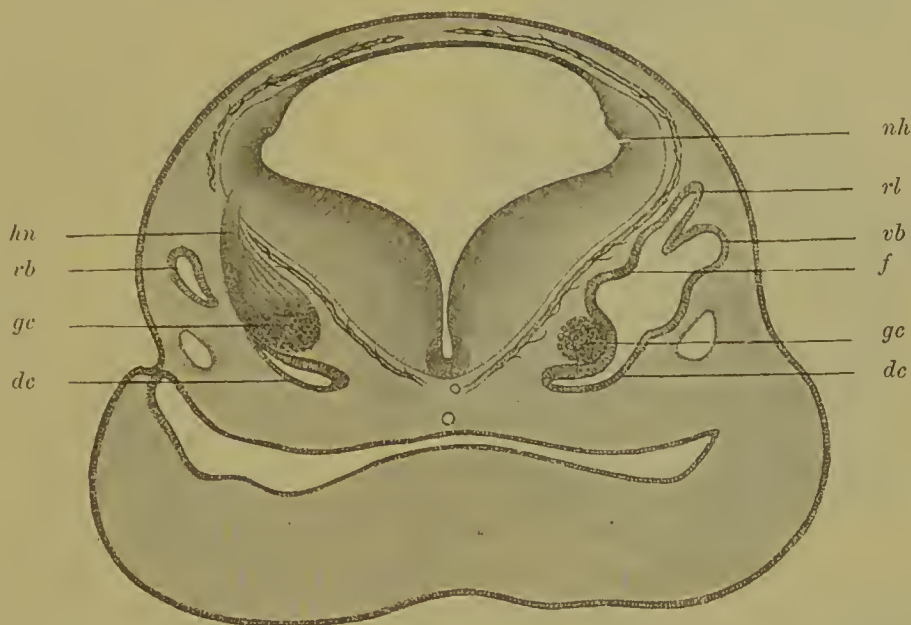


Fig. 280. Querschnitt durch den Kopf eines 1.6 cm langen Schaf-Embryo in der Gegend der Labyrinthblase. Auf der rechten Seite ist ein mitten durch die Labyrinthblase geführter Schnitt gezeichnet, links ein etwas mehr nach vorn fallender. Nach BÖTTCHER.

*hn* Hörnerv, *vb* verticaler Bogengang, *gc* Ganglion cochleare (spirale), *dc* Ductus cochlearis, *f* einspringende Falte, wodurch die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird, *rl* Recessus labyrinthi, *nh* Nachhirn.

sich nach abwärts in einen kegelförmigen Fortsatz (*dc*), die erste Anlage des Schneckenanges (Ductus cochlearis), zu verlängern. Derselbe ist nach dem Gehirn zu (Fig. 280 *nh*) ein wenig eingekrümmt und liegt mit seiner concaven Seite dem schon oben erwähnten Hörnerven dicht an, der mittlerweile sich auch weiter entwickelt hat und an dieser Stelle eine gangliöse Anschwellung (*gc*) zeigt.

Zur besseren Uebersicht der folgenden Darstellung wird es dienen, wenn wir jetzt eine obere und eine untere Abtheilung am Labyrinth unterscheiden. Zwar sind dieselben noch nicht deutlich von einander abgegrenzt, werden aber auf späteren Stadien durch eine nach innen vorspringende Falte (Fig. 280, 281, 282 *f*) immer schärfer gesondert.



Die obere Abtheilung (*pars superior*) liefert den Utriculus mit den halbkreisförmigen Canälen. Von diesen entstehen am frühesten die beiden senkrecht gestellten Canäle, während der horizontal liegende eine etwas spätere Bildung ist.

Wie an den verschiedenen Durchschnitten (Fig. 280 u. 281), noch besser aber an dem durch Constriction gewonnenen Modell (Fig. 278) zu erkennen ist, entwickeln sich die halbkreisförmigen Canäle dadurch, dass von der Blasenwand mehrere Ausstülpungen hervorgetrieben werden, welche die Form von dünnen Taschen oder Scheiben (*hb*, *vb*) und einen halbkreisförmigen Umriss besitzen. An jeder derartigen Ausstülpung weitet sich nun der Randtheil in bedeutenderem Maasse

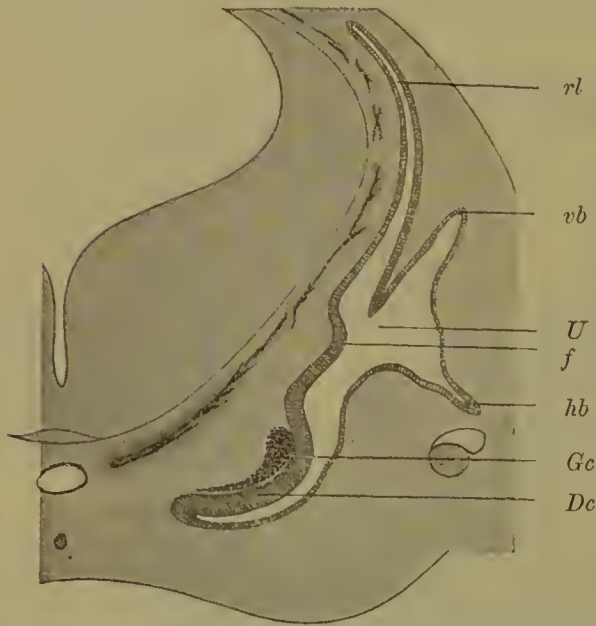


Fig. 281. Querschnitt durch eine Kopfhälfte eines Schaffoetus von 2 cm Länge in der Gegend des Labyrinth. 30fach vergrößert. Nach BÖTTCHER.

*rl* Recessus labyrinthi, *vb*, *hb* verticaler, horizontaler Bogengang, *U* Utriculus, *f* einspringende Falte, durch welche die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird, *Dc* Ductus cochlearis, *Ge* Ganglion cochleare.

gänge besteht eine interessante, von KRAUSE entdeckte Verschiedenheit. Während nämlich der horizontale Bogengang für sich als eine kleine Tasche angelegt wird (Fig. 278 *hb*), nehmen die beiden verticalen Gänge aus einer einzigen grösseren, taschenförmigen Anlage (Fig. 278 *am* [*vb*] \* *vb'*) gemeinsam ihren Ursprung. An der grossen Tasche legen sich an zwei verschiedenen Stellen die Wandungen auf einander und verschmelzen. An einer dieser Stellen hat sich an dem Präparat, nach welchem das Modell (Fig. 278) construirt worden ist, schon eine Oeffnung (*ö*) in der Tasche durch Resorption der verlötheten Epithelstrecke gebildet, während an der zweiten Stelle (*vb'*) die Epithelmembran noch erhalten ist. Zwischen den verklebten Theilen der Tasche bleibt eine mittlere Strecke, die mit einem Stern im Modell bezeichnet ist, offen und wird zum gemeinsamen Ausmündungsschenkel (Sinus superior) der beiden

aus, während im übrigen Bezirke die beiden Epithelblätter sich fest auf einander legen und zu verkleben beginnen. In Folge dieses einfachen Vorganges, der am Rande stattfindenden Ausweitung und der in der Mitte vor sich gehenden Verklebung der Wandungen, erhält man einen halbkreisförmigen Canal, der an zwei Stellen mit dem ursprünglichen Hohlraum des Bläschens communicirt und sich an einer der Mündungen frühzeitig zur Ampulle ausweitet (Fig. 278 *am* u. *am'*). Bald verschwindet der mittlere Theil, in welchem die Verklebung stattgefunden hat, indem das Epithelhäutchen durch Wucherung des Bindegewebes durchbrochen wird (Fig. 278 *ö*).

Zwischen der Entwicklung des horizontalen und der beiden verticalen Bogen-

verticalen Bogengänge. So liefert auch für diese Eigenthümlichkeit die Entwicklungsgeschichte eine einfache, befriedigende Erklärung.

Was von der oberen Abtheilung des Hörbläschens übrig bleibt, nachdem aus seiner Wandung die drei halb-kreisförmigen Canäle hervorgewuchert sind, nennen wir den Utriculus (Fig. 281 — 283 *U*).

Währendem gehen nicht minder bedeutungsvolle und ein-greifende Verände-rungen auch an dem unteren Theile der Laby-rinthblase vor sich und führen zur Ent-stehung des Sacculus und der Schnecke.

Die untere Abtheilung (Fig. 282 *S*) grenzt sich durch eine immer tiefer werdende Ein-schnürung (*f*) gegen den Utriculus (*U*) ab und bleibt schliesslich mit ihm nur noch durch ein sehr enges Röhr-chen (Canalis utriculo-saccularis) in Verbin-dung (Fig. 283 *R*). Da die Einschnürung ge-rade die Stelle des Laby-rinthbläschens trifft, von welcher der Labyrinthanhang entspringt, so kommt später die Ein-mündung des letzteren in den Bereich des Canalis utriculo-saccularis, etwa in seine Mitte, zu liegen (Fig. 283 *R*). Es entsteht auf diese Weise ein Bild, als ob der Labyrinthanhang an seinem Ur-sprung sich in zwei feine Röhr-chen spaltet, von denen das eine in den Sacculus, das andere in den Utriculus führt.

Durch eine zweite, tiefe Einschnürung (Fig. 282, 283) sondert sich der Sacculus (*S*) von dem noch in Entwicklung be-griffenen Schneckengang (*De*); und auch hier erhält sich noch ein Zusammenhang nur durch

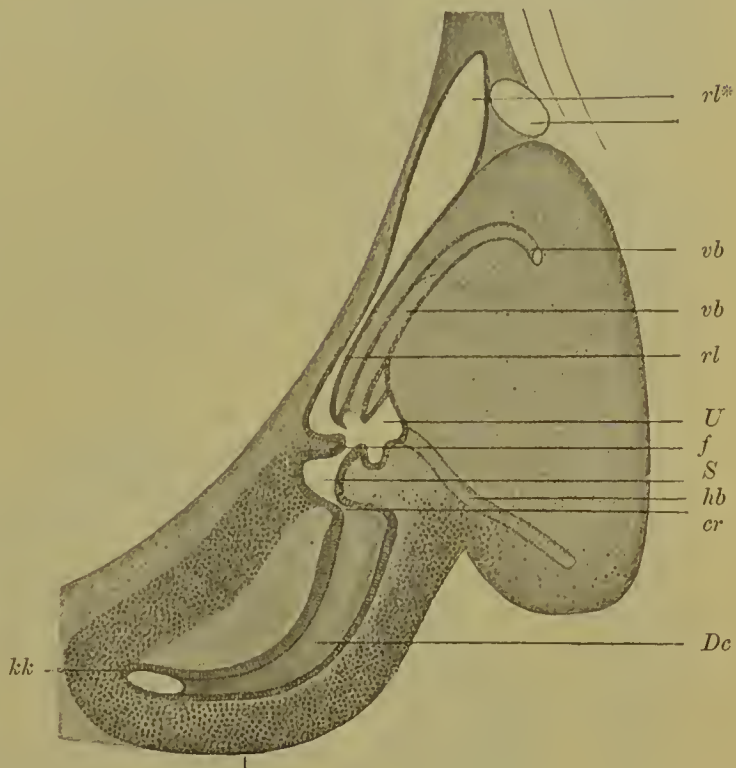


Fig. 282. Nach zwei Durchschnitten durch das Labyrinth eines 2,8 cm langen Schaf-Embryo Nach BÖTTCHER.

*rl* Recessus labyrinthi, *rl\** ampullenartige Erweiterung desselben, *vb*, *hb* verticaler, horizontaler Bogengang, *U* Utriculus, *S* Sacculus, *f* Falte, durch welche das Labyrinth in Sacculus und Utriculus zerlegt wird, *cr* Canalis reuniens, *De* Ductus cochlearis, *kk* Knorpelkapsel der Schnecke.

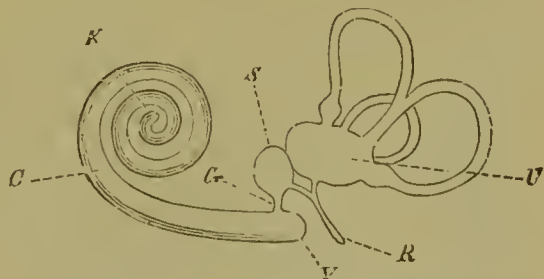


Fig. 283. Schema zur Erläuterung des häutigen ausgebildeten Labyrinths.

*U* Utriculus, *S* Sacculus, *Cr* Canalis reuniens, *R* Recessus labyrinthi, Labyrinthanhang, *C* Schnecke, *K* Kuppelblindsack, *V* Vorhofsblindsack des Schneckengangs.



ein ganz ausserordentlich dünnes Verbindungscanälchen (*cr*), den *Canalis reuniens* (HENSEN). Der Schneckengang selbst wächst bedeutend in die Länge und beginnt sich dabei in dem weichen, embryonalen Gallertgewebe in Spiraltouren aufzurollen, und zwar so, dass er beim Menschen zwei und eine halbe Windung beschreibt (Fig. 283 *C*). Indem die erste Windung die grösste ist, und die nächsten immer enger werden, gewinnt er eine grosse Aehnlichkeit mit dem Gang eines Schneckengehäuses.

Mit den äusseren Formveränderungen des Bläschens gehen auch Veränderungen in der Beschaffenheit seines Epithels einher. Das Epithel sondert sich in die indifferenten, nur als Ueberzug dienenden Epithelzellen und in die eigentlichen Hörzellen. Die ersteren platten sich ab, werden cubisch oder schüppchenartig und überziehen den grössten Theil der Oberfläche der halbkreisförmigen Canäle, des Sacculus, des Utriculus, des Labyrinthanhangs und der Schnecke. Die Hörzellen dagegen verlängern sich, werden cylindrisch und spindelförmig und erhalten auf der freien Oberfläche Haare, die in die Endolympe hineinragen. Dadurch, dass das Bläschen sich in die verschiedenen Abtheilungen sondert, wird auch das Hörepithel in ebenso viele einzelne Flecke zerlegt, zu denen sich dann der Hörnerv begibt. Das Hörepithel zerfällt mithin in je eine *Macula acustica* im Sacculus und Utriculus, in je eine *Crista acustica* in den Ampullen der drei halbkreisförmigen Canäle und in eine besonders complicirt gestaltete Endigung im Schneckengang. Hier wächst das Hörepithel zu einem langen, spiraligen Bande aus, das unter dem Namen des *CORTI'schen Organes* bekannt ist.

Der ursprünglich einfache Hörnerv, der zum Bläschen herangetreten war, wird mit der Sonderung des Hörepithels in *Maculae*, *Cristae* und *CORTI'sches Organ* ebenfalls in einzelne Zweige aufgelöst. Wir unterscheiden am Hörnerven den *N. vestibuli*, der wieder in verschiedenen Zweigen zu den *Maculae* und *Cristae* tritt, und den *N. cochleae*.

Auch das zum Hörnerv gehörige, ursprünglich einfache Ganglion *acusticum* wird in zwei von einander räumlich getrennte Abschnitte gesondert. Der dem *N. vestibuli* zugetheilte Abschnitt liegt bei Erwachsenen, vom Endgebiet weiter entfernt, im inneren Gehörgang und bildet hier die bekannte *Intumescencia gangliiformis Scarpae*; der zum *N. cochleae* gehörige Theil dagegen schliesst sich der Endausbreitung des Nerven an; beim Embryo ist er der Anlage des Schneckengangs eng verbunden (Fig. 280, 281 *Gc*) und wächst dann in demselben Maasse, wie sich dieselbe vergrössert, zu einem dünnen Bande aus, welches bis zum blinden Ende des Ganges reicht und unter dem Namen des *Ganglion spirale* bekannt ist (Fig. 285 *Gsp*).

Um die Bildungsgeschichte des inneren Ohres zu vollenden, bleibt uns jetzt noch zu verfolgen, in welcher Weise sich aus dem Gallertgewebe, das die aus dem Hörbläschen entstandenen epithelialen Theile ringsum einschliesst, das knöchernerne Labyrinth und die perilymphatischen Räume entwickeln. Es findet hier Aehnliches statt, wie bei der Entwicklung des Nervenrohrs und des Auges, bei denen sich auch im Anschluss an die epithelialen Theile die bindegewebige Umgebung in besonderer Weise umgestaltet.

Die Vergleichung lässt sich bis in Einzelheiten durchführen. Wie das Nervenrohr und der epitheliale Augenbecher, so werden auch die

vom primitiven Hörbläschen herrührenden Abschnitte zunächst von einer weichen, blutgefässführenden Bindegewebsschicht umhüllt. Der Pia mater des Gehirns entspricht die Gefässhaut des Auges und die weiche Ohrkapsel oder die bindegewebige Wand des häutigen Labyrinths. Um alle drei Organe hat sich dann eine feste Hülle nach aussen zum Schutze entwickelt: am Gehirn die Dura mater mit der Schädelkapsel, am Auge die Faserhaut (Sclera), am Gehör das knöcherne Labyrinth mit seinem Periost. Dazu gesellt sich noch eine dritte beachtenswerthe Uebereinstimmung. In allen drei Fällen sind die weichen und festen Umhüllungen durch mehr oder minder weite Spalträume getrennt, welche zum Lymphsystem hinzu zu rechnen sind. Am Nervenrohr begegnen wir dem Subdural- und Subarachnoidealraum, am Auge dem Perichorioidealspalt, am Gehörorgan den perilymphatischen Räumen, die an der Schnecke den besonderen Namen der Treppen (Scalae) (Fig. 285 *ST* u. *SV*) erhalten haben.

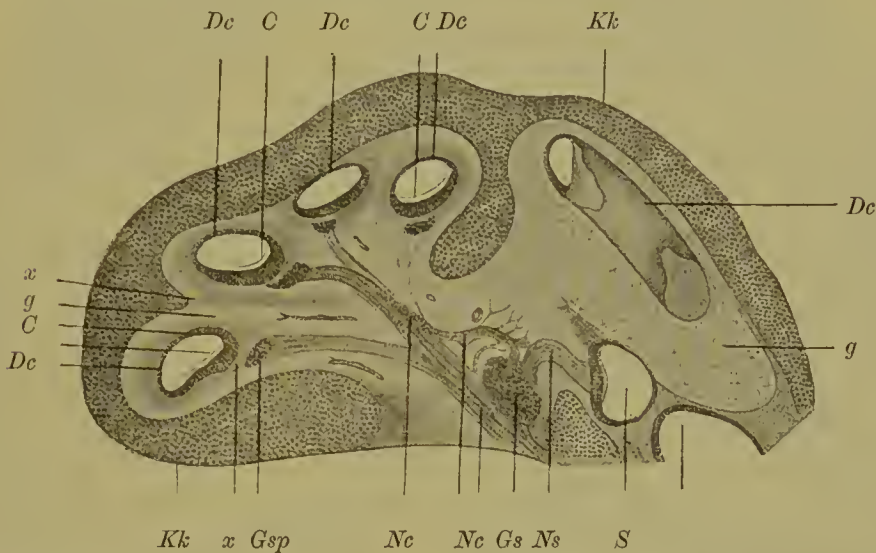


Fig. 284. Durchschnitt durch die Schnecke eines 7 cm langen Schaf-Embryo. 39fach vergrössert. Nach BÖTTCHER.

*Kk* Knorpelkapsel der Schnecke, *S* Sacculus mit dem hinzutretenden Nerven (*Ns*), *Gs* das mit dem Schneckenerven (*Nc*) in Verbindung stehende Ganglion, aus welchem Nervenfasern (*Ns*) für den Sacculus entspringen, *Gsp* Ganglion spirale, *Dc* Ductus cochlearis, *C* CORTI'sches Organ desselben, *g* Gallertgewebe in der Umgebung des Ductus cochlearis, *x* dichtere Bindegewebsschichten.

Im Einzelnen vollzieht sich die Bildung der Hüllen um das epitheliale Gehörbläschen in folgender Weise:

Bald nach seiner Abschnürung vom Hornblatt breitet sich um das Hörbläschen ringsum ein zellenreiches Mesenchym, die häutige Ohrkapsel, aus. Allmählich sondert sie sich in zwei Lagen (Fig. 282 u. 284). In der Umgebung der epithelialen Canäle nimmt die weiche Zwischensubstanz zwischen den Zellen zu, die theils sternförmig, theils spindelig werden und im ersten Fall längere Ausläufer nach verschiedenen Richtungen entsenden. Es entsteht hier die als Schleim- oder Gallertgewebe (Fig. 284 u. 285 *g*) bekannte Modification der Bindesubstanz, in der auch einzelne Blutgefässe ihren Weg nehmen. Nach aussen davon bleiben die Zellen kleiner und dichter zusammengedrängt und sind durch dünne Scheidewände einer festeren Zwischen-



substanz von einander getrennt. Indem diese zunimmt, gewinnt das Gewebe bald den Charakter des embryonalen Knorpels (*Kk*).

Die weiteren Veränderungen sind für die Bogengänge, den Utriculus und Sacculus und den Schnecken canal gesondert zu verfolgen. Die drei halbkreisförmigen Canäle liegen nicht genau in der Mitte der von Gallertgewebe angefüllten Hohlräume des embryonalen Knorpels, sondern so, dass sie mit ihrem convexen Rande an den Knorpel fast unmittelbar anstossen, an der concaven Seite dagegen von ihm durch eine dickere Schicht von Gallertgewebe getrennt werden. Dieses sondert sich in drei Schichten: in eine mittlere Lage, in welcher die gallertige Zwischensubstanz erheblich zunimmt und dabei mehr und mehr flüssig wird, und in zwei dünne Grenzlagen, die sich in fibrilläres Bindegewebe umwandeln. Von diesen verbindet sich die eine innig mit dem Epithelrohr, zu dessen Ernährung sie dient, indem sich in ihr ein dichtes Blutgefässnetz ausbreitet, die andere liegt der Innenfläche der knorpeligen Umhüllung an, zu deren Perichondrium sie wird.

Das Gallertgewebe der mittleren Lage ist nur von kurzem Bestand. Bald zeigt es Merkmale einer beginnenden Rückbildung. Die sternförmigen Zellen werden mit Fettkörnchen in der Umgebung ihrer Kerne und in ihren langen Ausläufern erfüllt; später zerfallen sie. In der gallertigen Grundsubstanz bilden sich durch eine immer mehr zunehmende Erweichung kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Räume; dieselben vergrössern sich und verschmelzen darauf unter einander, bis schliesslich zwischen der bindegewebigen Hülle des halbkreisförmigen Canals und dem Perichondrium ein grosser, mit Perilymphe erfüllter Raum an Stelle des Gallertgewebes entstanden ist. Hier und da gehen bindegewebige Stränge von einer Bindegewebsschicht zur anderen und dienen als Brücke den Nerven und Blutgefässen, welche sich zum halbkreisförmigen Canal begeben.

Eine letzte Veränderung tritt endlich noch an der knorpeligen Umhüllung ein, indem sie durch endochondrale Verknöcherung in Knochensubstanz übergeführt wird. Somit sind nun die häutigen in die knöchernen, halbkreisförmigen Canäle eingeschlossen, welche das vergrösserte Abbild der ersteren sind.

Entsprechende Veränderungen vollziehen sich in der Umgebung von Utriculus und Sacculus und führen 1) zur Entstehung eines perilymphatischen Hohlraumes, der mit den perilymphatischen Hohlräumen der halbkreisförmigen Canäle in Verbindung steht, und 2) zur Entstehung einer knöchernen Umhüllung, welche den Vorraum oder das Vestibulum begrenzt und den mittleren Abschnitt des knöchernen Labyrinths darstellt.

In complicirter Weise verändert sich die Umhüllung des epithelialen Schneckengangs, welche zur knöchernen Schnecke mit ihren Treppen wird. Sie ist zur Zeit, wo der Gang (Fig. 282 *Dc*) nur eine halbe Spiralwindung beschreibt, schon in eine innere, weiche und in eine äussere, festere Schicht, die zum Knorpel (*k*) wird, gesondert. Die Knorpelkapsel (Fig. 284 *Kk*), die mit der knorpeligen Masse der übrigen Theile des Labyrinths zusammenhängt und mit ihnen einen Theil der Anlage des Felsenbeins ausmacht, schliesst später eine linsenförmige Höhle ein und besitzt eine weite Oeffnung, durch welche der Schneckenerv (Fig. 284 *Nc*) eintritt. Eine Aehnlichkeit mit einem Schneckengehäuse ist noch nicht zu erkennen. Sie tritt erst allmählich ein und wird durch zwei Momente hervorgerufen,

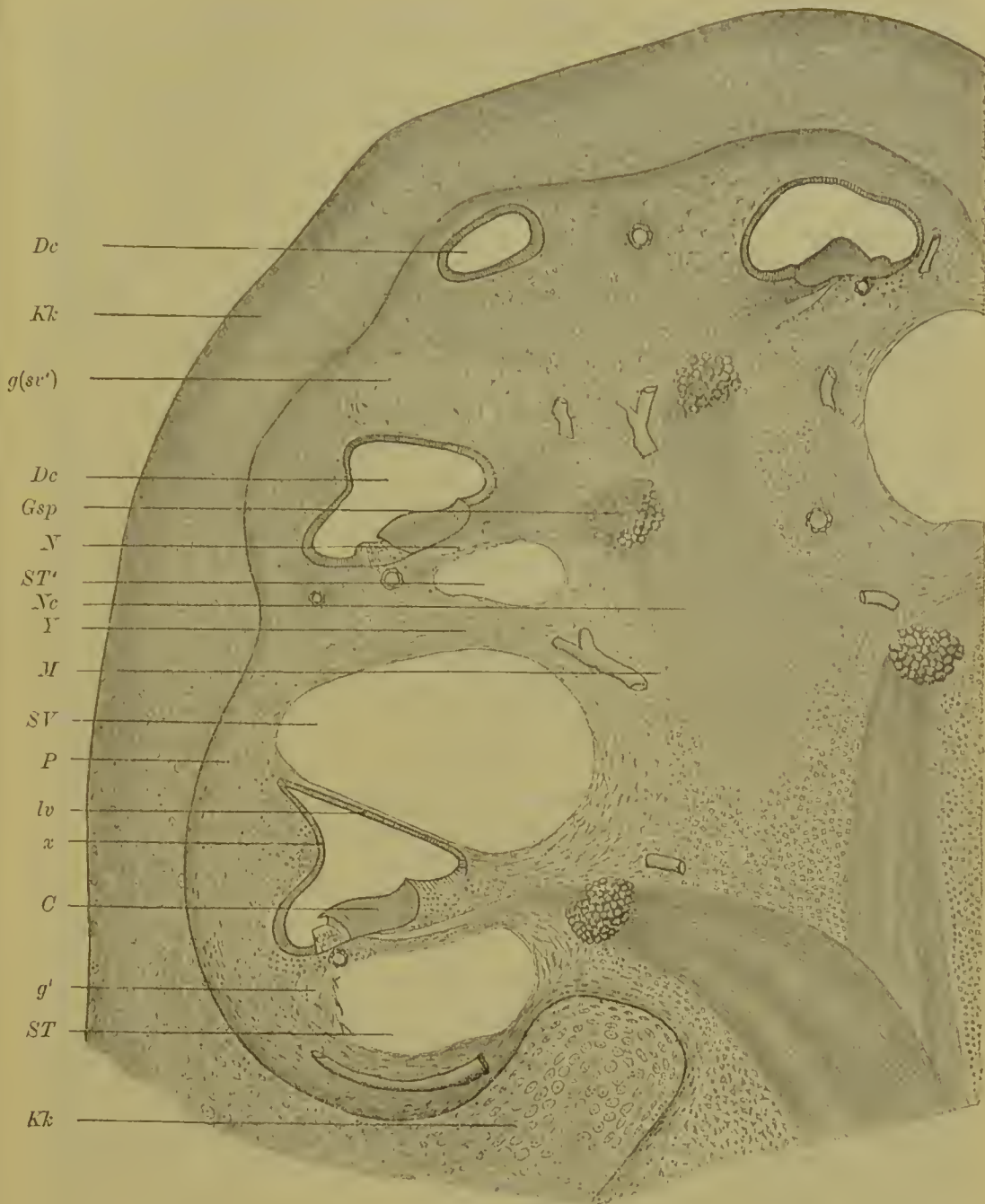


Fig. 285. Theil eines Durchschnitts durch die Schnecke eines 9 cm langen Katzen-Embryo. Nach BÖTTCHER.

*Kk* Knorpelkapsel, in welcher der Schneckengang sich in Spiraltouren aufgewunden hat, *Dc* Ductus cochlearis, *C* die beiden Epithelwülste der tympanalen Wand, von welcher der breitere die Membrana tectoria absondert, der kleinere, von der Schneckenachse weiter abgelegene Wulst sich in das CORTI'sche Organ umwandelt. *lv* Lamina vestibularis, *x* äussere Wand des häutigen Schneckengangs mit Ligamentum spirale, *SV* Scala vestibuli, Vorhofstreppe, *ST*, *ST'* Scala tympani, Paukentreppe, *g* Gallertgewebe, welches noch die letzte Windung der Scala vestibuli (*sv'*) ausfüllt, *g'* Rest des noch nicht verflüssigten Gallertgewebes, *M* festeres Bindegewebe in der Umgebung des Schneckenerven (*Nc*), *Gsp* Ganglion spirale, *N* zum CORTI'schen Organ in der späteren Lamina spiralis ossea herantretender Nerv, *Y* dichtere Bindegewebsschicht, die verknöchert und den knöchernen Schneckengang begrenzen hilft, *P* Perichondrium.



durch Auswachsen des epithelialen Ganges und durch Sonderung des ihm umhüllenden, weichen Gewebes in flüssige und in fester werdende Theile.

Beim Auswachsen beschreibt der epitheliale Schneckengang in seiner Kapsel die schon früher beschriebenen, in Fig. 285 auf dem Querschnitt getroffenen Spiralwindungen (*De*), wobei er immer der Innenfläche der Kapsel (*Kk*) ziemlich dicht angeschmiegt bleibt. In der Mitte seiner Windungen, mithin in der Achse der Kapsel, steigt der Schneckenerv (*Nc*) von der Eintrittsöffnung aus gerade in die Höhe, gibt zahlreiche seitliche Aeste ab zur concaven Seite des Schneckengangs (*De*), wo sie zum Ganglion (*Gsp*) anschwellen, welches jetzt gleichfalls zu einem spiralen Bande mit ausgewachsen ist. Dem Verlauf der Nerven haben sich auch die ernährenden Blutgefäße angeschlossen.

Wenn die Entwicklung so weit fortgeschritten ist, bedarf es nur noch einer histologischen Sonderung im weichen Mesenchym, welches die Knorpelkapsel ausfüllt, um die noch fehlenden Theile des ausgebildeten Schneckengehäuses, die Schneckenachse (Modiolus), die Lamina spiralis ossea, den knöchernen Schneckengang, die Vorhofs- und die Paukentreppe, zum Vorschein zu bringen (Fig. 285). Wie in der Umgebung der halbkreisförmigen Canäle, des Utriculus und des Sacculus, sondert sich das Mesenchym in festere, faserig werdende Binde substanz und in ein immer weicher werdendes Gallertgewebe (*g*). Faserige Binde substanz entwickelt sich erstens in der Umgebung der in die Knorpelkapsel eintretenden Nerven- (*Nc*) und Blutgefäße stämme und liefert die Grundlage der späteren, knöchernen Schneckenachse (*M*); zweitens liefert sie eine Umhüllung der von der Achse zum epithelialen Schneckengang hinziehenden Nervenfasern (*N*), Ganglienzellen (*Gsp*) und Blutgefäße und stellt eine Bindegewebsplatte dar, die später zur Lamina spiralis ossea verknöchert. Drittens überzieht sie in dünner Schicht den epithelialen Schneckengang, an welchem sie zur Ausbreitung der Blutgefäße dient, und wird mit ihm als häutiger Schneckengang zusammengefasst. Viertens kleidet sie die Innenfläche der Knorpelkapsel als Perichondrium (*P*) aus. Fünftens endlich bildet sich eine Bindegewebsplatte (*Y*) zwischen der spiralen Knorpelleiste, die, wie oben beschrieben, von der Kapsel nach innen vorspringt, und der bindegewebigen Schneckenachse (*M*). Sie spannt sich zwischen den einzelnen Windungen des häutigen Schneckengangs aus, so dass der letztere nunmehr in einen weiteren Canal, dessen Wandung theils knorpelig, theils häutig ist, zu liegen kommt. Der Canal ist die Grundlage des knöchernen Schneckengangs.

Der nicht in fibrilläres Bindegewebe umgewandelte Rest des Mesenchyms wird Gallertgewebe (*g* u. *g'*). Es bildet zwischen den eben aufgezählten Theilen zwei spirale Streifen, von denen der eine oberhalb des häutigen Schneckengangs und der häutigen Lamina spiralis, der andere unterhalb von ihnen gelegen ist. Die Streifen nehmen daher die Stelle der Vorhofstreppe (*SV*) und der Paukentreppe (*ST*) ein. Die Treppen entstehen, noch ehe der Verknöcherungsprocess beginnt, genau in derselben Weise, wie die perilymphatischen Räume in der Umgebung der halbkreisförmigen Canäle und des Vestibulum. Im Gallertgewebe wird die Grundsubstanz weicher, die Zellen beginnen unter Bildung von Fettkörnchen zu zerfallen. Es werden kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Hohlräume sichtbar; diese verbinden

sich unter einander; schliesslich ist der ganze von Gallertgewebe eingenommene Raum von Perilymphe erfüllt. Der Erweichungsprocess beginnt an der Basis der Schnecke im Gebiet der ersten Windung (*ST* u. *SV*) und schreitet nach der Kuppel langsam fort. Hier treten zuletzt Vorhofs- und Pankentreppe in Verbindung, nachdem der letzte Rest des Gallertgewebes aufgelöst ist. Die Figur 285 zeigt uns ein Stadium, in welchem an der Schneckenbasis die perilymphatischen Räume (*SV* u. *ST*) angelegt und nur noch geringe Reste Gallertgewebe (*g'*) vorhanden sind, während an der Schneckenspitze der Verflüssigungsprocess des Gallertgewebes (*g*) noch nicht erfolgt ist.

Seiner Vollendung wird der verwickelte Aufbau der Schnecke schliesslich mit Eintritt des Verknöcherungsprocesses entgegen geführt. Dieser vollzieht sich in einer zweifachen Weise. Einmal verknöchert die Knorpelkapsel auf endochondralem Wege, wie das ganze knorpelige Felsenbein, von dem sie einen kleinen Theil ausmacht. Das so entstehende Knochengewebe ist längere Zeit spongiös und mit grösseren Markräumen versehen. Zweitens verknöchern auf directem Wege die oben angeführten, faserigen Bindegewebslagen, die Scheidewände der Schneckenanäle, die bindegewebige Achse oder der Modiolus und die Lamina spiralis. Gleichzeitig lagern sich compacte Knochenlamellen von innen her auf das spongiöse, aus der Knorpelkapsel entstandene Gewebe ab; sie sind vom ursprünglichen Perichondrium, das zum Periost wird, abgeschieden worden. In Folge dessen lässt sich auch die knöcherne Schneckenkapsel in jüngeren Lebensjahren leicht aus dem lockeren Knochengewebe endochondralen Ursprungs herauschälen.

## 2. Die Entwicklung des Mittelohrs.

Paukenhöhle und Eustachische Röhre, Trommelfell und Gehörknöchelchen, welche in der Reihe der Wirbelthiere nur bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren vorgefunden werden, nehmen bei ihnen in der Region der schon früher besprochenen Schlundspalten und Schlundbogen ihren Ursprung. Während die letzteren Gebilde bei den wasserbewohnenden Wirbelthieren, den Fischen, sich ansehnlich entfalten, der Kiemenathmung dienen und dauernd bestehen bleiben, verkümmern sie frühzeitig bei den höheren Wirbelthieren und dem Menschen, wobei Theile von ihnen in anderer Form eine Verwendung im Organismus finden. So tritt namentlich die erste Schlundspalte mit ihrer Umgebung in den Dienst des Gehörorgans. Eine Beziehung zwischen beiden ist ja schon dadurch angebahnt, dass das Gehörbläschen sich, wie schon früher bemerkt wurde, oberhalb der ersten Schlundspalte und des Ansatzes des zweiten Schlundbogens von der Epidermis abschnürt und dann auch während seiner Umwandlung zum häutigen Labyrinth in ihrer nächsten Nachbarschaft liegen bleibt. Bald nach ihrer Anlage schliesst sich die erste Schlundspalte durch Verwachsung ihrer Ränder. (Ueber diesen Punkt vergleiche man das früher Mitgetheilte, S. 171.)

Der Verschluss wird noch dadurch ein festerer und vollkommenerer, dass auch eine Bindegewebschicht zwischen innere und äussere Epithelplatte hineinwächst. Zu beiden Seiten derselben erhalten sich Reste der ersten Schlundspalte als mehr oder minder tiefe Buchten, eine innere, nach der Rachenhöhle zu gelegene und eine äussere, die von Wülsten des ersten und zweiten Schlundbogens umfasst wird.



Die innere Bucht, die als *Canalis* oder *Sulcus tubo-tympanicus* (*pharyngo-tympanicus*) bezeichnet wird, ist wie das Spritzloch zwischen *N. trigeminus* und *N. acustico-facialis* gelagert. Sie wird zum Mittelohr; sie vergrössert sich durch eine nach oben, aussen und hinten gerichtete Aussackung. Diese schiebt sich zwischen Labyrinth und Verschlussstelle der ersten Schlundspalte hinein und stellt einen seitlich plattgedrückten Hohlraum dar, welcher jetzt als Paukenhöhle von dem röhrenförmigen Rest des *Sulcus tympanicus* oder der Eustachischen Ohrtrumpete zu unterscheiden ist. Die Paukenhöhle ist, namentlich bei älteren Embryonen von Mensch und Säugethieren, eine sehr enge; laterale und mediale Wand liegen daher fast unmittelbar an einander. Es rührt dies hauptsächlich daher, dass unter der Epithelauskleidung des Mittelohrs sich ein reichlich entwickeltes Gallertgewebe vorfindet. In ihm sind zu dieser Zeit auch noch Gebilde eingeschlossen, welche in dem Schlundbogen ihren Ursprung genommen haben und später gleichsam frei innerhalb der Paukenhöhle liegen, die Gehörknöchelchen und die *Chorda tympani*. Sie seien hier nur erwähnt, da wir uns mit ihrer Entwicklungsgeschichte erst später beim Skelet ausführlicher beschäftigen werden.

Auch das Trommelfell ist jetzt noch dem späteren Zustand sehr unähnlich. Seine Bildungsgeschichte ist keine so einfache, wie man früher glaubte. Denn es leitet sich nicht nur aus der schmalen Verschlussstelle der ersten Schlundspalte her, vielmehr betheiligen sich auch noch angrenzende Theile des ersten und des zweiten häutigen Schlundbogens. Das embryonale Trommelfell ist daher anfangs eine dicke, bindegewebige Platte und schliesst an seinen Rändern die Gehörknöchelchen, den *Tensor tympani* und die *Chorda tympani* in sich ein. Spät erst erfolgt die Verdünnung des Trommelfells, gleichzeitig mit einer zunehmenden Erweiterung der Paukenhöhle. Beides wird herbeigeführt durch Schrumpfung des Gallertgewebes und durch eine damit Hand in Hand gehende Wucherung der die Paukenhöhle auskleidenden Schleimhaut. Diese schiebt sich an den Stellen, wo das Gallertgewebe schwindet, zwischen die einzelnen Gehörknöchelchen und die *Chorda* hinein, welche so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen kommen. In Wirklichkeit aber liegen sie ausserhalb derselben. Denn sie werden noch allseitig von der gewucherten Schleimhaut überzogen und durch Schleimhautfalten (*Hammer-*, *Ambossfalten* etc.) mit der Wand der Paukenhöhle in Verbindung gesetzt in gleicher Weise, wie die in die Leibeshöhle hineingewachsenen Unterleibsorgane vom Bauchfell überzogen und durch Bauchfellfalten an den Wandungen festgehalten werden.

Mit der Verdünnung des Trommelfells geht eine Verdichtung seiner bindegewebigen Substanz einher, wodurch es zu seiner späteren Aufgabe als schwingende Membran befähigt wird.

Ueber die Entwicklung der Gehörknöchelchen wird erst in einem späteren Abschnitt, welcher die Entstehung des Skelets zum Gegenstand hat, ausführlicher gesprochen werden. Jetzt nur noch einige Worte über

### 3. Die Entwicklung des äusseren Ohrs.

Das äussere Ohr leitet sich, wie schon bemerkt, von einer Bucht an der Aussenseite der Verschlussstelle der ersten Schlundspalte her. Wie die seitliche Ansicht eines sehr jungen menschlichen Embryo

(Fig. 275) lehrt, wird die erste Schlundspalte von wulstigen Rändern umgeben, die dem ersten und dem zweiten Schlundbogen angehören und sich frühzeitig in 6 mit Ziffern bezeichnete Höcker gliedern. Von ihnen leitet sich die Ohrmuschel ab, welche demnach ein ziemlich umfangreiches Gebiet des embryonalen Kopfes (die Pars auricularis) für sich in Anspruch nimmt. Die Tasche zwischen den Wülsten, an deren Grund man auf die Trommelfellanlage stösst, wird zum äusseren Gehörgang. Sie wird dadurch immer tiefer, dass sich die umgebende Gesichtswand in hohem Maasse verdickt; schliesslich ist sie zu einem längeren Canal mit theils knöchernen, theils knorpeligen Wandungen ausgewachsen. Die 6 oben erwähnten Höcker, welche die Oeffnung des äusseren Gehörgangs umsäumen, bilden zusammen einen plumpen Ring. Ueber ihre Umwandlung zum äusseren Ohr gibt die folgende Abbildung (Fig. 286) genügenden Aufschluss. Sie zeigt, dass sich aus den mit Nr. 1 und 5 bezeichneten Höckern der Tragus und Antitragus, aus 2 und 3 der Helix und aus 4 der Anthelix entwickeln. Das Ohrläppchen bleibt lange Zeit klein und wird erst im 5. Monat deutlicher. Es leitet sich von dem mit der Zahl 6 versehenen Hügel ab. Am Schluss des 2. Monats sind alle wesentlichen Theile des Ohrs leicht erkennbar; vom 3. Monat an wächst der hintere und der obere Theil der Ohrmuschel mehr aus der Kopffläche heraus und gewinnt eine grössere Festigkeit mit der Differenzirung des Ohrknorpels, die schon am Schluss des 2. Monats begonnen hat.

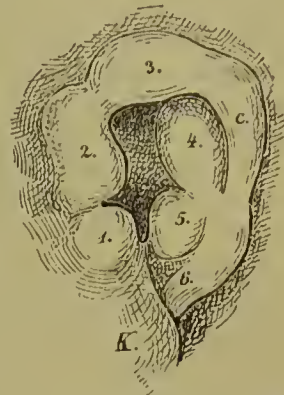


Fig. 286. Ohranlage an einem menschlichen Embryo. Nach His.

Der mit 1. bezeichnete Höcker liefert den Tragus, 5. den Antitragus. Die Höcker 2. u. 3. liefern den Helix, Höcker 4. den Anthelix. Aus dem Streifen 6. wird das Ohrläppchen; K Unterkiefer.

### C. Die Entwicklung des Geruchsorgans.

Das Geruchsorgan ist ebenfalls wie Auge und Ohr eine Bildung des äusseren Keimblattes, aus welchem es sich ein wenig später als die beiden höheren Sinnesorgane entwickelt. — Es macht sich zuerst zu beiden Seiten des schon früher beschriebenen, breiten Stirnfortsatzes (Fig. 275) bemerkbar als eine Verdickung des äusseren Keimblattes, welche His bei menschlichen Embryonen als Nasenfeld bezeichnet hat. Die beiden Anlagen werden bald deutlicher, indem der Boden eines jeden Nasenfeldes muldenartig einsinkt und seine Ränder sich faltenartig nach aussen erheben (Fig. 160). Zum verdickten Epithel einer jeden Anlage tritt der Riechlappen heran, der durch Ausstülpung aus dem Hemisphärenbläschen mittlerweile entstanden ist, und endet daselbst mit seinen Nervenfibrillen.

Die beiden Riechgrübchen, die in ähnlicher Weise mit Ausnahme der Cyclostomen, bei denen nur eine unpaare Grube entsteht, bei allen Wirbelthieren angelegt werden, sind durch einen beträchtlichen Abstand von einander getrennt. Sie erscheinen daher jetzt auf das Deutlichste als paarige Bildungen, während sie bei den höheren Wirbelthieren im fertigen Zustand zu einem anscheinend unpaaren Organ, der Nase, in der Medianebene zusammengedrückt sind.



Das Studium der Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans gewinnt an Interesse, wenn man auch auf vergleichend-anatomische Verhältnisse Rücksicht nimmt. Man wird dann finden, dass die verschiedenartigen Stadien, welche das Geruchsorgan der Säugethiere zum Beispiel während des embryonalen Lebens durchläuft, sich als bleibende Bildungen in niederen Wirbelthierclassen erhalten haben. So erhält sich das Geruchsorgan gleichsam auf dem Anfangsstadium in Form paariger Grübchen in vielen Abtheilungen der Fische.

Die weitere Entwicklung des Geruchsorgans wird vor allen Dingen dadurch characterisirt, dass die Grübchen zur Mundhöhle in Beziehung treten. An einem jeden (Fig. 160) entwickelt sich eine Furche, welche nach abwärts zum oberen Mundrand verläuft und an ihrer äusseren Seite die vom Auge in schräger Richtung herkommende, schon früher besprochene Thränenfurche aufnimmt. Das Stadium mit der Nasenrinne findet sich bei vielen Selachiern als ein dauernder Zustand vor. Bei ihnen liegen die tiefen, in Knorpelkapseln eingeschlossenen Nasengruben, deren Schleimhaut in viele parallel gestellte Falten erhoben ist, an der unteren Fläche der zu einem Rostrum verlängerten Schnauze und stehen durch tiefe Rinnen, die von Hautfalten mit Muskeln begrenzt werden, mit den Mundwinkeln in Verbindung.

Nasengrube und Nasenfurche werden bei älteren Embryonen (Fig. 274) tiefer, indem ihre Ränder nach aussen wulstartig

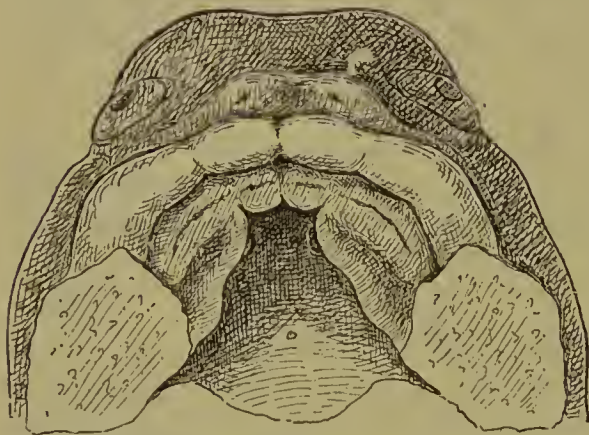


Fig. 287. Mundhöhlendecke eines menschlichen Embryo mit Anlage der Gaumenfortsätze. 10fach vergrössert. Nach Hrs.

vorspringen und die sogenannten inneren und äusseren Nasenfortsätze darstellen. Die beiden inneren Nasenfortsätze werden durch eine seichte, von oben nach unten verlaufende Furche von einander getrennt, stellen zusammen eine breite, später bei den höheren Wirbelthieren immer schmaler werdende Scheidewand zwischen beiden Geruchsgruben her und begrenzen die Mitte der Mundhöhle von oben. Die äusseren Nasenfortsätze (von Hrs auch die seitlichen Stirnfortsätze genannt) bilden jederseits

einen vorspringenden Wulst zwischen Auge und Geruchsorgan und liefern das Bildungsmaterial für die seitliche Nasenwand und die Nasenflügel. Mit ihrem unteren Rand treffen sie auf die vorderen Enden der quergestellten Oberkieferfortsätze, von denen sie äusserlich durch die Thränenrinne abgegrenzt werden.

An der medialen Wand der Nasengrube findet sich noch eine besondere kleine Vertiefung, die Anlage des JACOBSON'schen Organs. Sie wächst später in die Nasenscheidewand tiefer hinein und empfängt vom Riechnerven einen besonderen Zweig, der bei Embryonen sogar von auffallender Stärke ist.

Das nächste Stadium, welches bei menschlichen Embryonen in die zweite Hälfte des 2. Monats fällt, zeigt uns das Geruchsorgan in zwei Canäle umgewandelt, welche durch Verwachsung der Ränder der

beiden Rinnen, besonders des inneren Nasenfortsatzes mit dem medial sich vorschiebenden Oberkieferfortsatz entstanden sind. Die Canäle besitzen zwei Oeffnungen, das äussere und das innere Nasenloch (Fig. 287). Die beiden äusseren Nasenlöcher liegen nur wenig oberhalb des Mundrandes, die inneren an der Decke der primitiven Mundhöhle, daher sie auch von DURSÝ primitive Gaumenspalten genannt worden sind. Sie finden sich weit nach vorn gelagert, nur wenig entfernt vom Mundrand, eine Lage, welche sie bei Dipneusten und Amphibien dauernd beibehalten. Anfangs rundlich, verlängern sie sich später und stellen einen von vorn nach hinten verlaufenden Spalt dar.

Indem sich das Geruchsorgan bei allen durch Lungen athmenden Wirbelthieren zu einem in die Mundhöhle führenden Canal umbildet, hat es noch eine zweite Function übernommen; denn es dient jetzt auch noch dazu, den Luftstrom in die Mund- und Rachenhöhle und in die Lungen aus- und einzuleiten. Es ist zu einer Art respiratorischer Vorkammer für den Athmungsapparat geworden. Die Uebernahme dieser Nebenleistung drückt den späteren Entwicklungsstadien des Geruchsorgans ein bestimmtes Gepräge auf und ist die Ursache, dass sich fortan die Oberfläche der Geruchshöhlen in einem bedeutenden Maasse zu vergrössern beginnt. Die Oberflächenvergrösserung betrifft nun aber nicht die eigentliche Riechschleimhaut oder das Sinnesepithel, zu welchem der Riechnerv ansstrahlt, sondern die gewöhnliche, mit Flimmerzellen versehene Schleimhaut. Sie hängt daher auch mit einer Verbesserung des Geruchssinnes weniger zusammen als mit der Nebenleistung beim Athmungsprocess. Durch Vergrösserung der weichen, mit Blutgefässen reichlich versehenen Schleimhautflächen soll die an ihnen vorbeistreichende Luft erwärmt und von Staubtheilen, die an den feuchten Flächen hängen bleiben, gereinigt werden. Man hat daher von jetzt ab am Geruchsorgan eine *Regio olfactoria* und eine *Regio respiratoria* zu unterscheiden. Erstere, welche sich von dem Sinnesepithel des ursprünglichen Geruchsgrübchens ableitet, bleibt verhältnissmässig klein, nimmt die Endausbreitung des Riechnerven auf und ist beim Menschen auf die Gegend der oberen Muschel und auf einen Theil der Nasenscheidewand beschränkt. Die *Regio respiratoria* dagegen bedingt die gewaltigen Dimensionen, welche das Geruchsorgan bei den höheren Wirbelthieren erlangt.

Die Vergrösserung der Oberfläche der Nasenhöhle wird durch drei verschiedene Vorgänge herbeigeführt: 1) durch die Bildung des harten und des weichen Gaumens, 2) durch die Entwicklung der Muscheln, 3) durch das Auftreten der Nebenhöhlen der Nase.

Der erste Process beginnt beim Menschen gegen das Ende des 2. Monats. Es bildet sich dann an der Innenfläche der Oberkieferfortsätze (Fig. 287) eine Leiste, welche in die weite, primitive Mundhöhle vorspringt und in horizontaler Richtung zu einer Platte auswächst. Linke und rechte **Gaumenplatte** fassen anfangs eine weite Spalte zwischen sich, durch welche man die ursprüngliche Decke der Mundhöhle und an dieser die mehr und mehr schlitzförmig werdenden, inneren Nasenöffnungen erblickt, beide getrennt durch eine Substanzbrücke, die Nasenscheidewand, welche aus dem mittleren Stirnfortsatz hervorgegangen ist. Im 3. Monat verengt sich die embryonale Gaumenspalte mehr und mehr. Die horizontalen



Gaumenfortsätze der Oberkiefer vergrössern sich und treffen schliesslich mit ihren freien Rändern in der Medianebene auf den unteren Rand der noch immer breiten Nasenscheidewand, welche noch weiter nach abwärts in die Mundhöhle hineingewachsen ist. Dann beginnen die genannten Theile von vorn nach hinten unter einander zu verschmelzen.

Zwei Stadien dieses Vorgangs werden durch die folgenden Figuren (Fig. 288 u. 289) veranschaulicht, in denen Querschnitte durch das vordere Ende zweier Schweine-Embryonen dargestellt sind. Fig. 288 zeigt uns das Stadium, auf welchem vom Oberkieferfortsatz (*of*) die Gaumenplatten (*gf*) bis dicht an den unteren Rand der Nasenscheidewand vorgedrungen sind. Mund- und Nasenhöhlen hängen noch durch die sehr engen, mit einem Stern bezeichneten Gaumenspalten zusammen.

In Fig. 289 ist die Verschmelzung eingetreten. Auf diese Weise ist die primitive Mundhöhle in zwei über einander gelegene Etagen



Fig. 288. Querschnitt durch den Kopf eines Schweine-Embryo von 3 cm Steiss-Scheitellänge.

Man sieht die Nasenhöhlen an der mit \* bezeichneten Stelle mit der Mundhöhle in Zusammenhang. *K* Knorpel der Nasenscheidewand, *m* Knorpel der Nasenmuschel, *J* JACOBSON'Sches Organ, *J'* Einmündungsstelle desselben in die Nasenhöhle, *gf* Gaumenfortsatz, *of* Oberkieferfortsatz, *zl* Zahnleiste.

getrennt worden. Die obere Abtheilung gesellt sich zum Geruchsorgan hinzu, zu dessen Vergrösserung sie beiträgt; sie wird von dem Raum, der aus dem ursprünglichen Geruchsgrübchen entstanden ist, von dem Geruchslyabirinth, als Nasenrachengang unterschieden. Dieser mündet nach hinten durch die Choanen in die Rachenhöhle. Die untere Abtheilung wird zur secundären Mundhöhle. Die Scheidewand, die sich von den Oberkieferfortsätzen aus gebildet hat, ist der Gaumen, der später, wenn sich die Kopfknochen

entwickeln, sich in den harten und den weichen Gaumen scheidet.

Von der Gaumenspalte, welche bei jungen Embryonen den Gaumen von vorn nach hinten durchsetzt und Mund- und Nasenhöhle verbindet (Fig. 288\*), erhält sich bei den meisten Säugethieren ein kleiner Theil offen und stellt den Nasengaumengang oder den STENSON'Schen Gang dar. Durch ihn kann man mit einer Sonde aus der Nasenhöhle in die Mundhöhle gelangen. Beim Menschen schliesst sich der STENSON'Sche Gang noch während des embryonalen Lebens, doch erhält sich im Gaumenfortsatz des knöchernen Oberkiefers an der entsprechenden Stelle eine von Bindegewebe, Gefässen und Nerven ausgefüllte Lücke, der *Canalis incisivus*.

Wo STENSON'Sche Gänge vorhanden sind, finden sich auch in ihrer Nähe die JACOBSON'Schen Organe, von denen schon früher erwähnt wurde, dass sie sich sehr früh als besondere Vertiefungen

der beiden Riechgrübchen anlegen. Beim Menschen liefern sie einen feinen Schlauch, der etwas oberhalb des *Canalis incisivus* „dicht an der knorpeligen Nasenscheidewand in gerader Richtung nach hinten und ein wenig nach aufwärts zieht, um blind geschlossen zu enden“ (SCHWALBE). Bei Säugethieren ist das Organ viel besser entwickelt (Fig. 288 u. 289 *J*); es wird von einer besonderen Knorpelkapsel (JACOBSON'scher Knorpel *jk*) eingehüllt und empfängt einen besonderen Ast des Riechnerven, der in einem Sinnesepithel endet, welches mit dem der *Regio olfactoria* übereinstimmt. Häufig mündet es (z. B. bei Wiederkäuern) in den Anfang des STENSON'schen Canals ein, der sich hier als Verbindung von Nasen- und Mundhöhle offen erhält. Auch bei menschlichen Embryonen finden sich JACOBSON'sche Knorpel entwickelt, liegen aber hier in einiger Entfernung von dem gleichnamigen rudimentären Organ (RÖSE). Reste von ihnen kommen sogar noch im knorpeligen Nasengerüst des Erwachsenen vor (SPURGAT).

Als zweites Mittel, um die Innenfläche des Geruchsorgans zu vergrössern, führte ich die Bildung von Falten auf. Die Falten entwickeln sich bei den Säugethieren (Fig. 288 u. 289 *m*) und beim Menschen an der Seitenwand der Nasenhöhlen, verlaufen parallel zu einander von vorn nach hinten, wachsen mit ihrem freien Rande nach abwärts und werden der Form wegen, welche sie annehmen, als die drei

Nasenschnecken, sowie die Hohlräume zwischen ihnen als oberer, mittlerer und unterer Nasengang bezeichnet. Von der knorpeligen Schädelkapsel erhalten sie beim Menschen schon im 2. Monat eine Stütze,

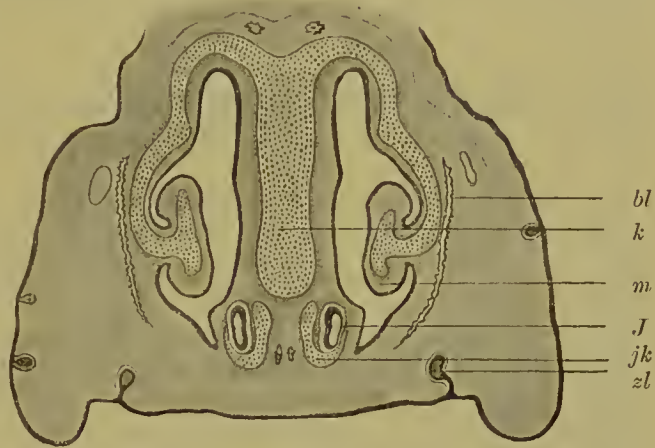


Fig. 289. Querschnitt durch den Kopf eines Schweine-Embryo von 5 cm Steiss-Scheitellänge.

*k* knorpelige Nasenscheidewand, *m* Nasenschnecke, *J* JACOBSON'sches Organ mit *jk* JACOBSON'schem Knorpel, *zl* Zahnleiste, *bl* Belegknochen.

Bei manchen Säugethieren gewinnen die Muscheln eine complicirte Gestalt, indem sich auf der ersten Falte noch zahlreiche secundäre und tertiäre, kleinere Falten anlegen, welche sich in eigenthümlicher Weise zusammenkrümmen und einrollen. Wegen dieser complicirteren, durch die Muschelbildung hervorgerufenen Gestaltung hat das Riechsäckchen denn auch den Namen des Geruchslabyrinths erhalten.

Drittens endlich vergrössert sich die Nasenschleimhaut dadurch, dass sie Aussackungen bildet, welche theils in die knorpelige Ethmoidalregion der Schädelkapsel, theils in eine Anzahl von Belegknochen hineinwachsen. Auf diese Weise entstehen die zahlreichen, kleinen Siebbeinzellen im knorpelig vorgebildeten Siebbein. Etwas später (beim Menschen im 6. Monat) entwickelt sich eine Ausstülpung im Oberkiefer zur Highmorshöhle. Nach der Geburt endlich dringen Aussackungen noch in den Keilbeinkörper und in das Stirnbein ein



und erzeugen die Sinus sphenoidales und Sinus frontales, welche aber erst ihre volle Grösse zur Zeit der Geschlechtsreife erlangen. Bei manchen Säugethieren findet die Vergrösserung der Nasenhöhle sogar noch weiter nach rückwärts bis in den Körper des Hinterhauptbeines statt (Sinus occipitales). Dadurch, dass die Nebenhöhlen der Nase Knochensubstanz verdrängen, tragen sie natürlich auch zur Verringerung des Gewichts des Kopfskelets bei.

Bei Besprechung der Geruchsorgane wäre jetzt auch noch der Entstehung der äusseren Nase mit wenigen Worten zu gedenken. Dieselbe entwickelt sich aus dem Stirnfortsatz und den als Nasenfortsätzen unterschiedenen Theilen (Fig. 160, 274, 287) dadurch, dass diese sich aus dem Niveau ihrer Umgebung immer mehr erheben. Anfangs breit und plump, wird die Nase später dünner und länger und gewinnt charakteristische Formen. Die Nasenlöcher, die bei ihrer Anlage weit auseinanderstehen, rücken in der Medianebene zusammen. Während ihr Abstand, wie HIS durch Messungen gezeigt hat, bei einem 5 Wochen alten Embryo 1,7 mm beträgt, verringert er sich bei einem 7 Wochen alten Embryo auf 1,2 mm und bei einem noch etwas älteren auf 0,8 mm. Dementsprechend verdünnt sich der mittlere Stirnfortsatz und liefert die Nasenscheidewand.

### III. Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane.

Die **Oberhaut** des Menschen ist nach den Angaben KÖLLIKER'S in den zwei ersten Monaten der Entwicklung sehr dünn und besteht nur aus 2 einfachen Lagen von Epithelzellen. Von diesen zeigt die oberflächliche Lage abgeplattete, durchsichtige, hexagonale Elemente, die tiefe Lage dagegen kleinere Zellen, so dass hierin schon eine Sonderung in eine Horn- und eine Keimschicht (Rete Malpighii) angedeutet ist. Bei manchen Säugethieren löst sich die oberflächlichste verhornte Schicht im Zusammenhang ab und stellt dann um den ganzen Embryo eine Zeit lang eine Art von Hülle dar, welche die hervorsprossenden Haare bedeckt und daher Epitrichium heisst.

Von der Mitte des embryonalen Lebens an werden beide Lagen der Oberhaut dicker, und enthält die äusserste von ihnen Hornschüppchen, deren Kerne sich rückgebildet haben. Eine Abschuppung findet von jetzt an in reichem Maasse an der Oberfläche statt, während der Verlust durch Theilungsprocesse in der Keimschicht und Umwandlung der Theilproducte in verhornte Zellen wieder ersetzt wird. In Folge dessen bedeckt sich die Oberfläche des Embryo bis zur Geburt immer mehr mit einer weissgelblichen, schmierigen Masse, der Fruchtschmiere (Smegma embryonum oder Vernix caseosa). Sie besteht aus einem Gemenge von abgelösten Epidermisschüppchen und von Hauttalg, der von den mittlerweile entstandenen Talgdrüsen abgeschieden worden ist. Sie bildet namentlich an der Beugeseite der Gelenke, an Fusssohle, Handteller und am Kopf einen dickeren Ueberzug. Ablöste Partien hiervon gerathen in das Fruchtwasser und trüben es. Endlich können sie vom Embryo ebenso wie einzelne abgelöste Wollhaare mit dem Fruchtwasser verschluckt und so zu einem Bestandtheil des im Darmcanal angehäuften Kindspeches werden.

Die Epidermis macht nur einen Bestandtheil der Haut des Er-

wachsenen oder des Integuments aus; den anderen an Masse überwiegenden Theil, die **Lederhaut** oder das Corium, liefert das Zwischenblatt oder Mesenchym. Es findet hier die gleiche Erscheinung wie an anderen Häuten und Organen des Körpers statt. Die von den primären Keimblättern abstammenden Epithellagen treten in nähere Beziehung zu dem Mesenchym, indem sie von ihm eine zur Stütze und Ernährung dienende, bindegewebige Grundlage erhalten. Wie sich das innere Keimblatt mit dem Zwischenblatt zur Darmschleimhaut, das epitheliale Hörbläschen mit der angrenzenden Stützsubstanz zum häutigen Labyrinth, und die epitheliale Augenblase mit der Chorioidea und Sclera zum Augapfel vereint, so verbindet sich auch hier die Epidermis mit dem Corium zur äusseren Haut.

In den ersten Monaten bildet das Corium beim Menschen eine Schicht dicht zusammenliegender, spindelförmiger Zellen und ist durch eine zarte, structurlose Grenzmembran (Basalmembran) mit glatter Fläche, wie es bei niederen Wirbelthieren dauernd der Fall ist, gegen die Oberhaut abgesetzt. Im 3. Monat sondert es sich in eigentliche Lederhaut und in das locker werdende Unterhautbindegewebe, in welchem sich bald auch einige Fetträubchen entwickeln. Letztere nehmen von der Mitte der Schwangerschaft an Zahl so zu, dass bald das Unterhautbindegewebe zu einer den ganzen Körper bedeckenden Fettschicht wird. Zu dieser Zeit geht auch die glatte Contour zwischen Ober- und Lederhaut verloren. Die Lederhaut entwickelt an ihrer Oberfläche kleine Papillen, welche in die Keimschicht hineinwachsen und den Papillarkörper der Haut (Corpus papillare) erzeugen.

Eine höhere Ausbildung erlangt die Haut der Wirbelthiere in Folge ähnlicher Prozesse, wie sie vom Darmcanal beschrieben worden sind. Die Epidermis vergrössert ihre Oberfläche nach aussen durch Faltenbildungen, nach innen durch Einstülpungen. Indem die aus- und eingestülpten Theile dabei auch ihre histologischen Eigenschaften in mannigfaltiger Weise verändern, entsteht eine grosse Anzahl verschiedenartiger Organe, welche in den einzelnen Wirbelthierclassen in ungleicher Weise entwickelt sind und so in erster Linie ihr äusseres Aussehen bestimmen.

Als Fortsatzbildungen nach aussen entstehen die Hautzähne und Schuppen, die Federn, Haare und Nägel. Als Einstülpungen der Oberhaut nach innen entwickeln sich die Schweiss-, Talg- und Milchdrüsen.

1) **Die Haare.** Die am meisten charakteristischen, epidermoidalen Bildungen der Säugethiere und des Menschen sind die Haare. Ihre gewöhnliche Entwicklungsweise ist die vom Menschen bekannte. Hier wuchert die Keimschicht am Ende des 3. embryonalen Monats an einzelnen Stellen (zuerst in der Gegend der Stirne und der Augenbrauen) und bildet kleine, solide Zapfen, die Haarkeime, welche sich in die unterliegende Lederhaut hineinsenken (Fig. 290 *hk*). Indem diese sich weiterhin noch verlängern und an ihrem blinden Ende verdicken, nehmen sie Flaschenform an. Jetzt erfolgt ein ähnlicher Vorgang wie bei der Entstehung der Zähne. Am Grunde des Epithelzapfens geräth die angrenzende Lederhaut in Wucherung und bildet ein zellenreiches Knötchen (*pa*), das in das Epithelgewebe hineinwächst und die Anlage der bindegewebigen und schon früh mit Blutgefässschlingen versehenen Haarpapille ist. Um den ganzen in die Tiefe



gesenkten Haarkeim ordnen sich später die umgebenden Theile der Lederhaut immer deutlicher zu besonderen, theils longitudinal, theils circular verlaufenden Faserzügen an und stellen eine besondere, mit Blutgefässnetzen versehene, ernährende Hülle, den Haarbalg, dar (Fig. 291, 292 *hb*).

Die weitere Entwicklung der Haare geht in folgender Weise weiter vor sich: Die Epithelzellen, welche die Papillen überziehen, wuchern und sondern sich in zwei Theile (Fig. 291), erstens in Zellen, die von der Papille weiter entfernt sind, eine spindelige Gestalt annehmen, sich zu einem kleinen Kegel vereinen und durch Verhornung das erste Haarspitzchen (*ha*) liefern, und zweitens in Zellen, welche die Papille überziehen, protoplasmatisch bleiben und das Muttergewebe, die Haarzwiebel (*hz*), darstellen, durch deren Vermittlung das Weiter-

wachsen der Haare geschieht. Die Zellen der Haarzwiebel, die sich durch Theilung vermehren, setzen sich von unten an den zuerst gebildeten Theil des Haares an und tragen, indem sie verhornen, zu seiner Vergrößerung bei.

Das auf der Papille sich entwickelnde Haar liegt anfangs ganz in der Haut verborgen und wird ringsum von den Epithelzellen des Zapfens umhüllt, an dessen Grund die erste Anlage vor sich gegangen ist. Aus dieser Umhüllung leiten sich die äussere und die innere Wurzelscheide her (Fig. 291, 292 *aw* u. *iw*). Von ihnen besteht die äussere (*aw*) aus kleinen, protoplasmatischen Zellen und geht nach aussen in die Keimschicht der Epidermis (*schl*) und am entgegengesetzten Ende in die Haarzwiebel (*hz*) continuir-

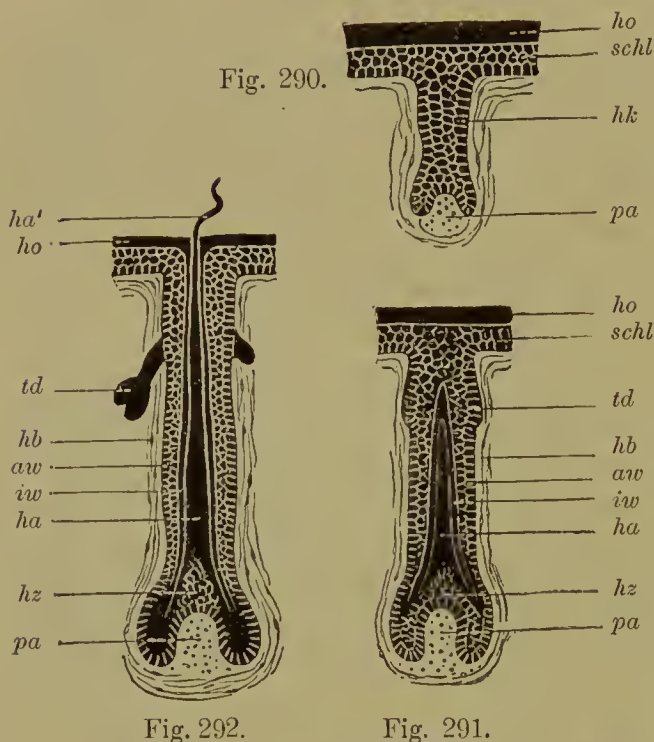


Fig. 290—292. Drei verschiedene Stadien der Entwicklung des Haares bei menschlichen Embryonen.

*ho* Hornschicht der Epidermis, *schl* Keimschicht, *pa* Haarpapille, *hk* Haarkeim, *hz* Haarzwiebel, *ha* junges Haar, *ha'* die aus der Haartasche herausragende Spitze, *aw* äussere, *iw* innere Wurzelscheide des Haares, *hb* Haarbalg, *td* Talgdrüse.

lich über. In der inneren Wurzelscheide (*iw*) nehmen die Zellen eine abgeplattete Form an und verhornen.

In Folge des von der Zwiebel ausgehenden Wachsthumms werden die jungen Haare allmählich nach der Oberfläche der Epidermis zu emporgeschoben und beginnen beim Menschen am Ende des 5. Monats nach aussen hervorzubrechen (Fig. 292 *ha'*). Sie treten schon beim Embryo immer mehr über die Hautoberfläche nach aussen hervor und rufen an manchen Stellen der Haut, wie namentlich am Kopf, einen ziemlich dichten Ueberzug hervor. Wegen ihrer geringeren Grösse

und ihrer Feinheit, und da sie nach der Geburt bald anfallen, werden sie als Wollhaar oder Lanugo bezeichnet.

Jedes Haar ist eine vergängliche Bildung von kurz zugemessener Lebensdauer. Es fällt nach einiger Zeit aus und wird durch ein neues ersetzt. Schon während des embryonalen Lebens beginnt dieser Process. Die anfallenden Haare gerathen dann in das Amnionwasser, und indem sie mit diesem vom Embryo verschluckt werden, machen sie einen Bestandtheil des im Darmcanal sich sammelnden Kindspeches aus. Ein stärkerer Wechsel findet beim Menschen gleich nach der Geburt statt mit dem Ausfall der Wollhaare, die an manchen Stellen des Körpers durch eine kräftigere Behaarung ersetzt werden. Bei den Säugethieren zeigt das Ausfallen und die Neubildung der Haare eine gewisse Periodicität, welche von der wärmeren und der kälteren Jahreszeit abhängig ist. So entwickelt sich bei ihnen ein Sommer- und ein Winterpelz. Auch beim Menschen wird der Haarwechsel, wenn auch in einer minder auffälligen Weise, von den Jahreszeiten beeinflusst.

Das Ausfallen eines Haares wird durch Veränderungen des auf der Papille aufsitzenden, als Zwiebel bezeichneten Theiles eingeleitet. Der Vermehrungsprocess der Zellen, durch welchen die Anbildung neuer Hornsubstanz geschieht, hört auf; das ausfallende Haar löst sich von seinem Mutterboden ab und sieht am unteren Ende wie zerfasert aus, wird aber noch durch die fest anschliessenden Wurzelscheiden im Haarbalg so lange zurückgehalten, bis es gewaltsam herausgerissen oder durch das an seine Stelle tretende Ersatzhaar nach aussen herausgedrängt wird. Ueber die Entwicklungsweise der Ersatzhaare vergleiche man die Lehrbücher der Histologie.

2) **Die Nägel.** Ein zweites, durch Verhornung der Oberhaut entstehendes Organ ist der Nagel, welcher in vergleichend-anatomischer Hinsicht den Krallen- und Hufbildungen anderer Säugethiere entspricht. Schon bei 7 Wochen alten menschlichen Embryonen treten Wucherungen der Epidermis an den Enden der Finger auf, die sich durch Kürze und Dicke auszeichnen, ebenso an den Enden der Zehen, die in ihrer Entwicklung immer hinter den Fingern etwas zurück sind. In Folge der Wucherungen entstehen aus lockeren Epidermiszellen zusammengesetzte, krallenartige Ansätze, die von HENSEN als Vorläufer der Nägel oder als Urnägel beschrieben worden sind.

An etwas älteren Embryonen der 9.—12. Woche (ZANDER) ist die Epidermiswucherung durch eine ringförmige Einsenkung gegen ihre Umgebung abgegrenzt. Sie besteht nach der Lederhaut zu aus einer einfachen Lage grosskerniger Cylinderzellen, welche dem Rete Malpighii entspricht, aus einer zwei- bis dreifachen Lage polygonaler Stachelzellen und einer Hornschicht. Den so durch eine Einsenkung und durch eine veränderte Beschaffenheit der Zellen markirten Bezirk nennt ZANDER den primären Nagelgrund und lässt ihn am Endglied einen grösseren Theil des Rückens, aber auch eine kleinere, ventrale Fläche einnehmen.

Was nun die näheren Vorgänge der Entwicklung der Nagelplatte betrifft, so legt MINOT, gestützt auf Untersuchungen von BOWEN, ein besonderes Gewicht darauf, dass der Nagel einen modificirten Theil des Stratum lucidum darstellt, der durch Verlust des darüberliegenden Epitrichium blossgelegt worden ist. Schon am Anfang des 4. Monats



treten in den oberflächlichsten Zellen der Keimschicht Körnchen von Eleidin oder Keratohyalin auf und erzeugen das bekannte Stratum granulosum. Aus ihm entwickelt sich ein „Stratum lucidum, welches zuerst im distalen Theil des Nagelfeldes erscheint, sich von hier aus proximalwärts ausbreitet und zu allerletzt an der Nagelwurzel auftritt; auch hier geht der Bildung des Stratum lucidum eine Ablagerung von Körnchen in den beteiligten Zellen voraus. Etwa in der Mitte des 4. Monats besitzt der ganze Nagel ein Stratum lucidum“ (S. MINOT). Die so entstandene Nagelplatte verdickt sich langsam durch neuen Zuwachs von ihrer unteren Fläche aus, wo sich neue Zellen unter Bildung von Eleidinkörnchen in Hornsubstanz umwandeln. Bei ihrer ersten Anlage ist die Nagelplatte noch von einem Eponychium, welches dem Epitrychium der übrigen Haut entspricht, bedeckt. Das Eponychium geht erst am Ende des 5. Monats verloren. Doch sind schon einige Wochen vorher die Nägel, trotz ihres Ueberzuges, an ihrer weissen Farbe gegenüber der röthlichen oder dunkelrothen Farbe der umgebenden Haut leicht erkennbar. Nach Schwund des Eponychiums wird die stärker wachsende Nagelplatte von hinten nach vorn über das Nagelbett vorgeschoben und beginnt über dasselbe vom 7. Monat an mit freiem Rande hervorzuragen.

Hiermit hat der Nagel im Wesentlichen Aussehen und Beschaffenheit wie beim Erwachsenen erhalten. Bei Neugeborenen besitzt er einen über die Fingerbeere weit vorspringenden Rand, welcher, weil embryonal früher angelegt, sowohl viel dünner als auch schmaler ist als der später gebildete, auf dem Nagelbett ruhende Theil. Der Randtheil wird daher nach der Geburt bald abgestossen.

3) **Die Drüsen der Haut.** Die sich durch Einstülpung anlegenden, drüsigen Bildungen des Hornblattes sind dreifacher Art: Talgdrüsen, Schweissdrüsen und Milchdrüsen. Sie alle entstehen durch Wucherungen der Keimschicht, welche sich als solide Zapfen in die Lederhaut einsenken und dann sich entweder nach dem tubulösen oder dem alveolären Typus weiter entwickeln.

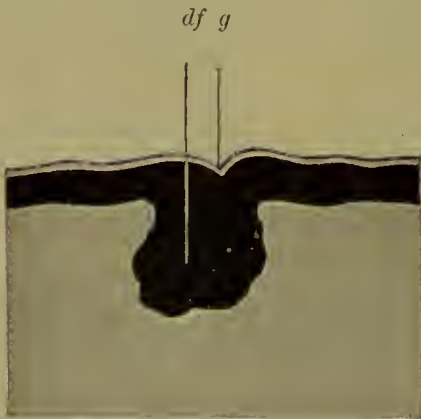


Fig. 293 **Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse eines weiblichen menschlichen Embryo von 10 cm Länge.** Nach HUSS.

*df* Anlage des Drüsenfeldes, *g* kleine Grube auf demselben.

Nach dem tubulösen Typus legen sich die Schweiss- und die Ohrschmalzdrüsen an. Sie beginnen vom 5. Monat an von der Keimschicht aus in die Lederhaut einzudringen, im 7. Monat erhalten sie eine kleine Höhlung im Innern, winden sich in Folge vermehrten Längenwachstums und krümmen sich namentlich an ihrem Ende ein, womit die erste Anlage des Knäuels gegeben ist.

Die Talgdrüsen gehören dem alveolären Typus an. Sie entwickeln sich entweder direct von der Epidermis aus, wie z. B. am rothen Lippenrand, an der Vorhaut und an der Eichel des Penis, oder sie stehen in engem Zusammenhang mit den Haaren, was das gewöhnliche Verhältniss ist. In diesem Fall legen sie sich als solide Verdickungen der äusseren Wurzelscheide nahe am Ausgang der

Haartasche an, noch ehe die Haare vollständig ausgebildet sind (Fig. 291 u. 292 *td*); zuerst besitzen sie eine Flaschenform, dann treiben sie einzelne seitliche Sprossen, die sich an ihren Enden kolbenartig erweitern. Eine Höhlung erhält die Drüse dadurch, dass die im Innern der Canäle gelegenen Zellen verfetten, zerfallen und als Secret nach aussen entleert werden.

Von grösserem Interesse ist die Entwicklung der Milchdrüsen, welche umfangreichere und mit einer wichtigen Function betraute, der Classe der Säugethiere eigenthümliche Organe darstellen. Von einigen Forschern werden sie den Talgdrüsen (GEGENBAUR), von anderen den Schweissdrüsen (HEIDENHAIN, SEDGWICK MINOT) angeeignet. Von den zahlreichen Arbeiten, die über sie erschienen sind, haben besonders die vergleichend-anatomischen Untersuchungen GEGENBAUR'S zu werthvollen Ergebnissen geführt. An die Spitze der Betrachtung stelle ich gleich den für die weitere Beurtheilung der Befunde wichtigen Satz, dass jede Milchdrüse beim Menschen nicht ein einfaches Organ, etwa wie eine Ohr- oder eine Unterkieferspeicheldrüse mit einem einfachen Ausführungsgang, sondern ein grösserer Drüsencomplex ist. Ihre erste Anlage ist beim menschlichen Embryo am Ende des 2. Monats als eine auf der linken und der rechten Brustseite erscheinende, erhebliche Verdickung der Epidermis (Fig. 293) beobachtet worden. Entstanden ist sie besonders durch eine Wucherung der Keimschicht, welche sich als halbkugeltiger Höcker (*df*) in die Lederhaut eingesenkt hat. Aber auch in der Hornschicht gehen später Veränderungen vor sich, indem sich dieselbe verdickt und als Hornpfropf in die Wucherung der Keimschicht hineinragt. Gewöhnlich findet sich auf der Mitte der ganzen Epithelanlage eine kleine Grube (*g*).

Durch die beim Menschen zuerst auftretende Wucherung der Epidermis wird frühzeitig eine Hautstrecke abgegrenzt, welche sich später zum Warzenhof und zur Papille umgestaltet und aus deren Boden erst die einzelnen, Milch liefernden Drüsen hervorsprossen.

Die Richtigkeit dieser Ansicht ergibt sich aus folgenden Veränderungen: Bei älteren Embryonen hat sich die als linsenförmige Verdickung erscheinende Wucherung der Epidermis nach der Peripherie vergrössert und dabei abgeflacht (Fig. 294 *df*). Nach aussen wird sie zugleich schärfer abgegrenzt dadurch, dass sich die Lederhaut verdickt und sich zu einem Wall (Cutiswall *dw*), nach aussen erhoben hat.

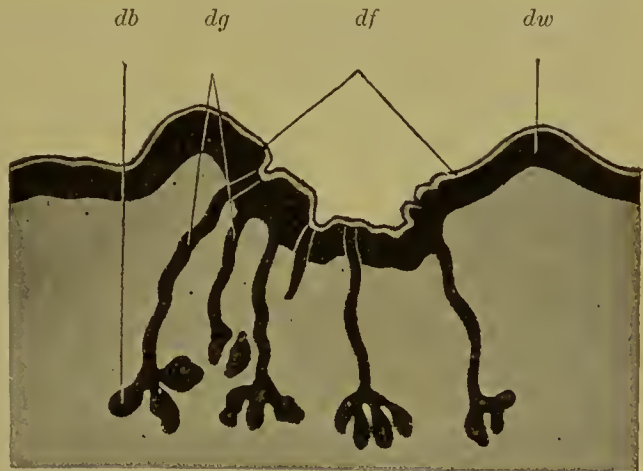


Fig. 294. Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse von einem menschlichen weiblichen Embryo von 32 cm Länge. Nach HUSS.

*df* Drüsenfeld, *dw* Drüsenwall, *dg* Drüsenausführungsgang, *db* Drüsenbläschen.



Die ganze Anlage stellt mithin jetzt eine flache Einsenkung (*df*) der Haut dar, für welche der Name Drüsenfeld ein sehr passender ist. Es wachsen nämlich frühzeitig aus dem Rete Malpighii des Drüsenfeldes solide Sprossen (*dq*) in die Lederhaut hinein, in ähnlicher Weise, wie an anderen Stellen aus der Epidermis die Talgdrüsen entstehen. Im 7. Monat sind sie schon sehr deutlich entwickelt und strahlen von der grubenförmigen Vertiefung nach unten und seitlich aus. Bis zur Geburt nimmt ihre Zahl zu, und bedecken sich die grösseren von ihnen mit soliden, seitlichen Knospen (*db*). Jeder Spross ist die Anlage einer Milch bereitenden Drüse, die sich mit einer besonderen Mündung auf dem Drüsenfeld (*df*) öffnet; jede ist in morphologischer Hinsicht, wenn auch ihre Function eine andere geworden ist, mit einer Talgdrüse, resp. Schweissdrüse (siehe S. 317) zu vergleichen.

Der Name Drüsenfeld ist auch darum ein recht passend gewählter, weil er an die ursprünglichen Verhältnisse der Monotremen eine Anknüpfung bietet. Bei diesen Thieren nämlich findet man nicht, wie bei den höher entwickelten Säugethieren, einen schärfer gesonderten, einheitlichen Milchdrüsencomplex, sondern anstatt dessen eine etwas vertiefte, sogar mit kleinen Haaren versehene Hautstrecke, auf welcher einzelne kleine Drüsen vertheilt sind, deren Secret von den sehr unreif geborenen Jungen mit der Zunge aufgeleckt wird.

Bei den übrigen Säugethieren werden die vereinzelt auf dem Drüsenfeld ausmündenden Drüsen zu einem einheitlichen Apparat verbunden, indem sich eine Einrichtung entwickelt, die zum besseren Säugen der Jungen dient, nämlich eine Papille oder Zitze, welche alle Drüsenausführgänge in sich einschliesst und vom Mund des gesäugt werdenden Thieres umfasst wird. Beim Menschen beginnt ihre Entwicklung schon vor der Geburt (OSKAR SCHULTZE). Das vom Cutiswall umsäumte Drüsenfeld, welches längere Zeit zu einer Grube vertieft war, flacht sich zuerst ab, bis es in einem Niveau mit der benachbarten Haut liegt. Von dieser ist es in Folge grösseren Blutgefässreichtums und wegen der dünneren Beschaffenheit seiner Epidermis durch eine mehr röthliche Färbung unterschieden. Dann erhebt sich während der ersten Lebensjahre die Mitte des Drüsenfeldes mit den daselbst dicht bei einander zur Ausmündung gelangenden Ausführgängen (Ductus lactiferi) mehr in die Höhe und wird, indem sich noch glatte Muskelfasern in grösserer Menge in der Lederhaut anlegen, zur Saugwarze; die umgebende Hautstrecke, soweit sich an ihr keine Haarkeime anlegen, wird zum Warzenhof (Areola mammae). Im weiblichen Geschlecht gehen diese Umbildungen etwas frühzeitiger als im männlichen vor sich.

Bald nach der Geburt kommt es zu Veränderungen in dem noch spärlich ausgebildeten Drüsengewebe. Es tritt eine vorübergehende, mit grösserem Blntandrang verbundene Anschwellung der Brustdrüsen ein, aus welchen sich jetzt durch Druck eine geringe Quantität milchartiger Flüssigkeit, die sogenannte Hexenmilch, auspressen lässt. Nach KÖLLIKER hängt ihre Bildung damit zusammen, dass die ursprünglich solid angelegten Drüseugänge um diese Zeit eine Höhlung gewinnen, indem die central gelegenen Zellen verfetten, sich auflösen und in einer Flüssigkeit suspendirt nach aussen entleert werden. Nach Untersuchungen von BARFURTH dagegen wäre die sogenannte Hexenmilch Neugeborener das Product einer echten, vorübergehenden Secretion

und nach ihren morphologischen wie chemischen Bestandtheilen der eigentlichen Frauenmilch gleichartig.

Nach der Geburt bilden sich zwischen beiden Geschlechtern in der Beschaffenheit der Milchdrüse grosse Unterschiede aus. Während beim Manne das Drüsenparenchym in seiner Entwicklung stehen bleibt, beginnt es beim Weibe, besonders zur Zeit der Geschlechtsreife und mehr noch nach Eintritt einer Schwangerschaft, zu wuchern. Aus den zuerst angelegten Drüsenausführgängen sprossen zahlreiche, hohle Seitenzweige hervor, die sich mit hohlen, von einem einschichtigen Cylinderepithel ausgekleideten Drüsenbläschen (Alveoli) bedecken. Gleichzeitig entwickeln sich in dem Bindegewebe zwischen den einzelnen Drüsenläppchen reichliche Inseln von Fettzellen. In Folge dessen schwillt die Gegend, an welcher sich der Milchdrüsencomplex angelegt hat, zu einem mehr oder minder weit nach aussen hervortretenden Hügel (der Mamma) an.

### Repetitorium zu Kapitel XI.

**I. Entwicklung des Centralnervensystems.** 1) Das Centralnervensystem entwickelt sich aus dem zur Medullarplatte verdickten Bezirk des äusseren Keimblattes, der sich zum Medullarrohr zusammenfaltet (Medullarwülste, Medullarrinne).

2) Am Medullarrohr verdicken sich die Seitenwände, während ventrale und dorsale Wand dünn bleiben, in die Tiefe der vorderen und hinteren Längsspalten rücken und zu den Commissuren der Rückenmarkshälften werden.

3) Ursprünglich füllt das Rückenmark den ganzen Wirbelcanal aus, wächst aber langsamer als dieser und endet daher später am zweiten Lendenwirbel. (Schräger Verlauf der Lenden- und Sacralnerven.)

4) Der Theil des Nervenrohrs, welcher zum Gehirn wird, gliedert sich in die drei primären Hirnblasen (primäres Vorderhirnbläschen, Mittelhirnbläschen, Hinterhirnbläschen).

5) Am primären Vorderhirnbläschen stülpen sich die Seitenwandungen zu den Augenblasen, die vordere Wand zur Anlage des Grosshirns aus.

6) Das Hinterhirnbläschen zerfällt durch Einschnürung in die Anlage von Kleinhirn und verlängertem Mark.

7) Die gerade Achse, welche die drei primären Hirnblasen unter einander ursprünglich verbindet, erfährt später an einzelnen Stellen starke Krümmungen, in deren Folge die Bläschen sich gegen einander verschieben (Kopfbeuge, Brückenbeuge, Nackenbeuge). Der Kopf- und Nackenbeuge entsprechen an der Oberfläche der Embryonen der Kopf- oder Scheitelhöcker und der Nackenhöcker.

8) Bei der Umwandlung der Bläschen finden folgende Processe statt: a) einzelne Stellen der Wandungen verdicken sich in mehr oder minder hohem Grade, während andere Stellen eine Verdünnung erfahren und keine Nervensubstanz entwickeln (Deckplatte des dritten und vierten Ventrikels); b) die Bläschenwandungen falten sich ein; c) einzelne Bläschen (erstes) und viertes überflügeln in hohem Grade in ihrem Wachsthum die übrigen (Zwischen-, Mittel-, Nachhirn).

9) Von den Hohlräumen der Bläschen leiten sich die vier Hirnkammern und die SYLVI'sche Wasserleitung her.

10) Von den drei Bläschen erfährt das Mittelhirnbläschen, welches die Vierhügel liefert, die geringfügigsten Umwandlungen.



11) Primäres Vorder- und Hinterhirnbläschen zeigen eine ähnliche Veränderung, indem ein grösserer Abschnitt ihrer oberen Wand sich zu einer einfachen Lage von Epithelzellen verdünnt und in Verbindung mit der wuchernden, weichen Hirnhaut die Adergeflechte erzeugt (vorderes, seitliches, hinteres Adergeflecht; vorderer und hinterer Hirnschlitz).

12) Die Anlage des Grosshirns zerfällt unter Entwicklung der Mantelspalte und der grossen Hirnsichel in zwei seitliche Hälften, die beiden Hemisphärenbläschen.

13) Die Hemisphärenbläschen übertreffen schliesslich beim Menschen an Masse alle übrigen Hirnthteile und wachsen von oben und von der Seite als Hirnmantel über den anderen Abschnitt des Hirnröhrs oder den Hirnstamm herüber.

14) Bei der Faltenbildung der Hemisphären unterscheidet man Fissuren und Sulci.

15) Die Fissuren (Fossa Sylvii, Fissura hippocampi, Fissura chorioidea, Fissura calcarina, Fissura occipitalis) sind totale Einfaltungen der Hirnwand, durch welche an der Oberfläche tiefe Einschnitte und nach den Seitenventrikeln zu entsprechende Vorsprünge bedingt werden (Corpus striatum, Ammonshorn [Cornu ammonis], Adergeflechtfalte, Calcar avis).

16) Die Sulci sind Einschnitte, welche auf die Hirnrinde beschränkt und je nach der Zeit ihrer Entstehung tiefer oder seichter sind (primäre, sekundäre, tertiäre Sulci).

17) Die Fissuren treten im Allgemeinen früher als die Sulci auf.

18) Der Riechnerv ist nicht einem peripheren Nervenstamm gleichwerthig, sondern, wie die Augenblasen und der Sehnerv, ein besonderer, durch Ausstülpung aus dem Stirnlappen der Grosshirnhemisphären entstandener Hirnthteil (Riechlappen, Lobus olfactorius mit Bulbus und Tractus olfactorius). (Mächtige Entwicklung des Riechlappens bei niederen Wirbelthieren [Haien], Verkümmernng beim Menschen.)

**II. Entwicklung des peripheren und sympathischen Nervensystems.** 1) Die Spinalknoten entwickeln sich aus einer Nervenleiste, welche aus der Verschlussstelle des Nervenrohrs jederseits zwischen ihm und dem Hornblatt nach abwärts wächst und sich in der Mitte jedes Ursegments zu einem Ganglion verdickt.

2) Die Spinalknoten stammen daher, wie das Nervenrohr selbst, vom äusseren Keimblatt ab.

3) Die sympathischen Ganglien des Grenzstrangs sind wahrscheinlich abgeschnürte Theile der Spinalknoten.

4) Ueber die Entwicklung der peripheren Nervenfasern bestehen zwei verschiedene Hypothesen: 1) Die peripheren Nervenfasern wachsen aus dem Centralnervensystem hervor und verbinden sich erst secundär mit ihrem peripheren Endapparat. 2) Die Anlagen des peripheren Endapparats (Muskeln, Sinnesorgane) und das centrale Nervensystem hängen von frühen Stadien der Entwicklung an durch Verbindungsfäden und durch Zellen, die zu Ketten an einander gereiht sind, zusammen. Aus den Verbindungen entstehen die Nervenfasern (HENSEN).

**III. Entwicklung des Auges.** 1) Die seitlichen Wandungen der primären Vorderhirnblasen stülpen sich zu den Augenblasen aus.

2) Mit dem Theil der primären Vorderhirnblase, der zum Zwischenhirn wird, bleiben die Augenblasen durch einen Stiel, den späteren Sehnerven, verbunden.

3) Die Augenblase wandelt sich in den Augenbecher um, indem ihre laterale und ihre untere Wand durch die Anlage der Linse und des Glaskörpers eingestülpt werden.

4) An der Stelle, wo die primäre Augenblase mit ihrer Seitenwand an das äussere Keimblatt anstösst, verdickt sich dieses, senkt sich zur Linsengrube ein und schnürt sich zum Linsensäckchen ab.

5) An der hinteren Wand des Linsensäckchens wachsen die Zellen zu Linsenfasern aus, vorn werden sie zum Linsenepithel.

6) Die Linsenanlage wird zur Zeit ihres Wachstums von der Tunica vasculosa lentis, die sich später rückbildet, eingehüllt.

7) Die Membrana pupillaris ist der vordere, hinter der Pupille gelegene Theil der Tunica vasculosa lentis.

8) Die Entwicklung des Glaskörpers veranlasst die Augenspalte.

9) Der Augenbecher hat doppelte Wandungen: ein äusseres und ein inneres Epithelblatt, die an der Oeffnung des Bechers, welche die Linse umfasst, und an der Augenspalte in einander übergehen.

10) Zwischen die Linse und das dicht anliegende Hornblatt wachsen Mesenchymzellen aus der Umgebung hinein und bilden Hornhaut und DESCOMET'sche Membran, von denen sich die letztere durch einen Spalt-raum, die Augenkammer, gegen die Tunica vasculosa lentis absetzt.

11) Der Augenbecher sondert sich in einen hinteren Abschnitt, in dessen Bereich sich sein inneres Blatt verdickt und zur Netzhaut wird, und in einen vorderen Abschnitt, der an der Ora serrata beginnt, sich stark verdünnt, sich über die vordere Linsenfläche schiebt und in die Augenkammer hineinwächst, bis sich die ursprünglich weite Becheröffnung auf den Umfang der Pupille verengt hat.

12) Der vordere verdünnte Abschnitt des Bechers zerfällt nochmals in zwei Zonen, indem er sich in der Umgebung des Linsenäquators zu den Ciliarfortsätzen einfaltet, nach vorn davon aber glatt bleibt. Somit sind jetzt am gesammten Augenbecher drei Theile als Retina, als Pars ciliaris und als Pars iridis retinae zu unterscheiden.

13) Den 3 Abschnitten des Augenbechers entsprechend nimmt auch die angrenzende, bindegewebige Hülle eine verschiedene Beschaffenheit an und liefert die eigentliche Chorioidea, das Bindegewebe des Ciliarkörpers und der Iris.

14) In der Umgebung der Hornhaut faltet sich die Haut zum oberen und zum unteren Augenlid und zur Nickhaut ein, welche letztere beim Menschen rudimentär ist und nur als Plica semilunaris fortbesteht.

15) Die Ränder der Augenlider verwachsen in den letzten Monaten der Entwicklung mit ihrem Epithel, um sich vor der Geburt wieder zu lösen.

16) Vom inneren Augenwinkel führt bei den Säugethieren die Thränenrinne zwischen Oberkiefer- und äusserem Nasenfortsatz zur Nasenhöhle.

17) Indem eine Epithelleiste vom Grunde der Thränenrinne in die Tiefe dringt, sich abschnürt und aushöhlt, entsteht der Thränen canal.

18) Dadurch, dass am Augenwinkel die Epithelleiste sich theilt, entwickeln sich die beiden Thränenröhrchen.

**IV. Entwicklung des Gehörorgans.** 1) Das häutige Labyrinth entwickelt sich zur Seite des Nachhirns oberhalb der ersten Schlundspalte aus einer grubenförmigen Vertiefung des äusseren Keimblattes.

2) Das Hörgrübchen schliesst sich zum Hörbläschen ab, rückt



mehr in die Tiefe und wird in embryonale Binde-substanz eingebettet, aus welcher sich später die Schädelkapsel entwickelt.

3) Das Hörbläschen nimmt durch verschiedenartige Ausstülpungen seiner Wand die complicirte Gestalt des häutigen Labyrinthes an und sondert sich in den Utriculus mit den 3 halbkreisförmigen Bogen-gängen, in den Sacculus mit dem Canalis reuniens und der Schnecke, sowie in den Labyrinthanhang (Recessus vestibuli), durch welchen Sacculus und Utriculus noch unter einander in Verbindung bleiben.

4) Der Hörnerv und das Hörepithel, welche ursprünglich einfach sind, zerfallen, sowie sich das Bläschen in mehrere Abschnitte sondert, in mehrere Nervenzweige (N. vestibuli, N. cochleae) und in mehrere Nervenendstellen (Cristae acusticae der drei Ampullen, eine Macula acustica des Utriculus und des Sacculus und das Corti'sche Organ).

5) Das embryonale Bindegewebe, in welches das epitheliale Hörbläschen und seine Umwandlungsproducte eingeschlossen werden, sondert sich in drei verschiedene Theile: a) in eine dünne Bindegewebsschicht, welche sich den epithelialen Wandungen anschmiegt und mit ihnen zusammen das häutige Labyrinth darstellt; b) in ein Gallertgewebe, welches während des embryonalen Lebens verflüssigt wird und die perilymphatischen Räume liefert (an der Schnecke die Paukentreppe und die Vorhofstreppe); c) in eine Knorpelkapsel, aus welcher durch Verknöcherung das knöcherne Labyrinth entsteht.

6) Mittleres und äusseres Ohr sind von dem oberen Theil der ersten Schlundspalte (Spritzloch der Selachier) abzuleiten.

7) Aus der Verschlussplatte der ersten Schlundspalte nebst angrenzenden Theilen der Schlundbogen entwickelt sich das Trommelfell, welches ursprünglich dick ist und sich erst später verdünnt.

8) Aus einer Bucht an der Innenseite des Trommelfells (Sulcus tubotympanicus) und aus einer nach oben, aussen und hinten gerichteten Aussackung davon entstehen Paukenhöhle und Eustachische Röhre.

9) Die Paukenhöhle ist ursprünglich ausserordentlich eng, indem in der sie einhüllenden Schleimhaut das Bindegewebe gallertig ist.

10) Gehörknöchelchen und Chorda tympani liegen anfangs im Gallertgewebe eingebettet ausserhalb der Paukenhöhle; erst durch Schrumpfung der Gallerte kommen sie in Schleimhautfalten zu liegen, welche in die geräumiger werdende Paukenhöhle vorspringen (Amboss- und Hammerfalte).

11) Der äussere Gehörgang entwickelt sich aus der Umrandung der nach aussen vom Trommelfell gelegenen Bucht; die Ohrmuschel entsteht aus 6 Höckern, die sich zum Tragus, Antitragus, Helix, Anthelix und zu den Ohrläppchen umgestalten.

**V. Entwicklung des Geruchsorgans.** 1) Das Geruchsorgan entwickelt sich aus zwei grubenförmigen Vertiefungen des äusseren Keimblattes, welche sich in einem grösseren Abstand von einander auf dem Stirnfortsatz bilden.

2) Die beiden Geruchsgrübchen verbinden sich auf einem weiteren Stadium mit den Winkeln der Mundhöhle durch die Nasenrinnen.

3) Die inneren und die äusseren Ränder der Geruchsgrübchen und der Nasenrinnen treten als Wülste nach aussen hervor und stellen die inneren und die äusseren Nasenfortsätze dar.

4) Durch Verwachsung der Nasenrinnen wird das Geruchsorgan in zwei Nasengänge umgewandelt, die mit dem äusseren Nasenloch am Stirnfortsatz und mit dem inneren Nasenloch an der Decke der Mundhöhle nach einwärts von der Oberlippe ausmünden.

5) Die inneren Nasenlöcher werden später spaltförmig und rücken näher an einander, indem sich die Nasenscheidewand verdünnt und zugleich etwas nach abwärts in die primitive Mundhöhle hineinwächst.

6) Der obere Theil der primitiven Mundhöhle wird zum Geruchsorgan hinzugezogen zur Vergrösserung seiner Regio respiratoria, indem von den Oberkieferfortsätzen die horizontalen Gaumenfortsätze dem unteren Rand der Nasenscheidewand entgegenwachsen, mit ihm verschmelzen und den harten und den weichen Gaumen erzeugen.

7) Das Geruchsorgan erfährt eine weitere Vergrösserung seiner für respiratorische Zwecke dienenden Binnenräume a) durch Faltenbildung seiner Schleimhaut, durch welche die Nasenmuscheln entstehen, b) durch Ausstülpung seiner Schleimhaut in die angrenzenden Theile des knorpeligen und des knöchernen Kopfskelets (Bildung der Siebbeinzellen, der Stirn-, Keilbein- und Highmorshöhlen).

8) Am Geruchsgrübchen bildet sich frühzeitig eine besondere Vertiefung des äusseren Keimblattes als Anlage des JACOBSON'schen Organs mit einem besonderen Ast des Riechnerven.

9) Das JACOBSON'sche Organ kommt entfernt von der Regio olfactoria an den Grund der Nasenscheidewand zu liegen.

10) Als Rest der ursprünglichen Verbindungen zwischen Nasenhöhle, Gaumenspalte und Mundhöhle erhalten sich die STENSON'schen Gänge vieler Säugethiere, die Canales incisivi des Menschen.

**VI. Entwicklung der Haut mit Nebenorganen.** 1) Die Entwicklung der Haare wird bei menschlichen Embryonen dadurch eingeleitet, dass sich Fortsätze von der Keimschicht der Oberhaut, die Haarkeime, in die Tiefe senken.

2) Am Grund der Haarkeime legt sich durch Wucherung des Bindegewebes die blutgefässführende Haarpapille an.

3) Der epitheliale Haarkeim sondert sich: a) durch Verhornung eines Theils der Zellen in ein junges Haar, b) in eine lebhaft wuchernde, zwischen dem Haarschaft und der Papille gelegene Zellschicht, in die Haarzwiebel, welche das Material zum Wachsthum des Haares liefert, c) in die äussere und die innere Wurzelscheide.

4) Um den epithelialen Theil der Haaranlage bildet sich der Haarbalg aus dem umgebenden Bindegewebe.

5) Die Nägel des Menschen entwickeln sich aus einem zum primären Nagelgrund modificirten Bezirk der Epidermis durch Umwandlung des Stratum lucidum.

6) Die zuerst gebildete, dünne Nagelplatte wird eine Zeit lang noch von einer Schicht verhornter Zellen, dem Eponychium, überzogen, das im 5. Monat beim Menschen abgestossen wird.

7) Die Milchdrüse ist ein Complex alveolärer Drüsen.

8) Zuerst entsteht eine Verdickung der Keimschicht der Oberhaut und wandelt sich in das später durch einen Wall von der Umgebung abgesetzte und etwas vertiefte Drüsenfeld um.

9) Vom Grund des Drüsenfeldes wachsen die Anlagen alveolärer Drüsen in grösserer Anzahl hervor.

10) Später erhebt sich das die Drüsenausführgänge enthaltende Drüsenfeld über die Hautoberfläche und wird zur Brustwarze.

11) Nach der Geburt wird vorübergehend eine geringe Menge milchartiger Flüssigkeit, die Hexenmilch, abgesondert.



## ZWÖLFTES KAPITEL.

### Die Organe des Zwischenblattes oder Mesenchyms.

Schon im ersten Theil des Lehrbuchs (S. 59) sind die Gründe angegeben worden, welche es nothwendig erscheinen lassen, ausser den vier epithelialen Keimblättern noch ein besonderes Zwischenblatt oder Mesenchym zu unterscheiden. Die Unterscheidung rechtfertigt sich auch durch den weiteren Fortgang der Entwicklung. Denn alle die verschiedenen Gewebe und Organe, welche sich von dem Zwischenblatt ableiten, lassen auch später noch in vielfacher Weise ihre enge Zusammengehörigkeit erkennen. In histologischer Hinsicht fasst man ja schon lange die verschiedenen Arten der Bindesubstanzen als eine Gewebsfamilie auf.

Ursprünglich ist die Aufgabe des Zwischenblattes, was namentlich bei niederen Thierstämmen, wie bei den Coelenteraten, auf das deutlichste hervortritt, eine Füll- und Stützmasse zwischen den Epithelblättern zu bilden. Daher steht es auch in seiner Ausbreitung zu diesen in enger Abhängigkeit. Wenn die Keimblätter sich nach aussen in Falten erheben, dringt es zwischen die Faltenblätter als Stützlamelle mit ein; wenn die Keimblätter nach innen sich einfalten, nimmt es die sich sondernden Theile auf, wie bei den Wirbelthieren das Nervenrohr, die quergestreiften Muskelmassen, das secretorische Drüsenparenchym, Augenbecher und Hörbläschen, und liefert ihnen eine besondere, sich ihnen anpassende Umhüllung (Hirnhäute, Perimysium, Bindesubstanz der Drüsen). In Folge dessen gestaltet sich auch das Zwischenblatt zu einem ausserordentlich complicirten Gerüste in demselben Maasse um, als die Keimblätter durch Aus- und Einfaltung und Abschnürung einzelner Theile in reicherer Weise gegliedert und in die verschiedensten Organe zerlegt werden. Ausserdem aber gewinnt das Zwischenblatt, besonders bei den Wirbelthieren, noch durch seine eigene grosse Umbildungsfähigkeit einen verwickelten Bau, nämlich auf dem Wege histologischer Sonderung oder durch Gewebsmetamorphose; es gibt so einer grossen Reihe verschiedener Organe, den knorpeligen und knöchernen Skelettheilen, den Fascien, Aponeurosen und Sehnen, den Blutgefässen und Lymphdrüsen etc. den Ursprung. Daher wird es hier am Platze sein, etwas näher auf das Princip der histologischen Differenzirung einzugehen und namentlich zu untersuchen, in welcher Weise es bei der Entstehung gesonderter Organe im Mesenchym betheilig ist.

Die ursprünglichste und einfachste Form des Mesenchyms ist das Gallertgewebe. Nicht nur herrscht es bei niederen Thierstämmen allein vor, sondern es entwickelt sich auch bei allen Wirbelthieren

zuerst aus den embryonalen Zellen des Zwischenblattes und ist hier der Vorläufer und die Grundlage für alle übrigen Formen der Stützsubstanz. Es bleibt bei niederen Wirbelthieren, auch wenn sie ausgewachsen sind, an manchen Orten bestehen; bei den Säugethieren und dem Menschen dagegen schwindet es frühzeitig und wandelt sich in zwei höhere Formen der Stützsubstanz, entweder in fibrilläres Bindegewebe oder in Knorpelgewebe um. Das erstgenannte Gewebe entsteht, indem in die gallertige Grundsubstanz von ihren Zellen, die bald zerstreut, bald dichter liegen, Bindegewebsfasern, die aus Collagen bestehen und beim Kochen Leim geben, ausgeschieden werden. Anfangs spärlich vorhanden, nehmen die leimgebenden Fasern an Masse bei älteren Thieren immer mehr zu. So führen vom Gallertgewebe die Uebergangsformen des fötalen oder unreifen Bindegewebes zum reifen, fast ausschliesslich aus Fasern und ihren Bildungszellen bestehenden Bindegewebe hinüber. Dieses ist einer sehr mannigfaltigen Verwendung im Organismus fähig, je nachdem seine Fasern sich in verschiedenen Richtungen regellos durchflechten oder parallel zu einander gelagert und zu besonderen Strängen und Zügen angeordnet sind. Dadurch lässt es in Verbindung mit anderen aus den Keimblättern hervorgegangenen Theilen sehr verschiedenartige Organe zu Stande kommen. Hier bildet es eine Grundlage für flächenartig ausgebreitete Epithellagen und erzeugt mit ihnen das aus Epidermis, Lederhaut und subcutanem Bindegewebe zusammengesetzte Integument, die verschiedenen Schleimhäute und die serösen Häute. Dort verbindet es sich mit quergestreiften Muskelmassen, ordnet sich unter ihrem Zug in parallel angeordnete, straffe Faserbündel um und liefert Sehnen und Aponeurosen. Wieder an anderen Orten gestaltet es sich zu festen, bindegewebigen Blättern, die zur Trennung oder Umhüllung von Muskelmassen dienen, zu den Zwischenmuskelbändern und Muskelbinden.

Das zweite Umwandlungsproduct des primären Mesenchyms, der Knorpel, entwickelt sich in der Weise, dass an einzelnen Stellen das embryonale Gallertgewebe durch Wucherung zellenreicher wird, und dass die Zellen Chondrin oder Knorpelgrundsubstanz zwischen sich ausscheiden. Die durch den Verknorpelungsprocess entstandenen Theile übertreffen an Festigkeit die übrigen Arten der Stützsubstanz, das gallertige und das leimgebende Zwischengewebe, in erheblicher Weise; sie sondern sich von ihrer weicheren Umgebung schärfer ab und werden vermöge ihrer besonderen physikalischen Eigenschaften zur Uebernahme besonderer Functionen geeignet. Theils dienen die Knorpel zum Offenhalten von Canälen (Knorpel des Kehlkopfes und Bronchialbaums), theils zum Schutze lebenswichtiger Organe, um welche sie eine feste Hülle bilden (knorpelige Schädelkapsel, Labyrinthkapsel, Wirbelcanal etc.), theils zur Stütze von Fortsatzbildungen der Körperoberfläche (Extremitätenknorpel, Kiemenstrahlen etc.). Zugleich bieten sie feste Angriffspunkte für die in das Mesenchym eingebetteten Muskelmassen, von denen benachbarte Theile mit ihnen in festere Verbindung treten. Auf diese Weise ist durch histologische Metamorphose ein gesonderter Skeletapparat entstanden, der in demselben Maasse an Complication zunimmt, als er mannigfachere Beziehungen zur Musculatur gewinnt.

Knorpel- und Bindegewebe endlich sind abermals einer histologischen Metamorphose fähig, indem sich aus ihnen unter Abscheidung von



Kalksalzen die letzte Form der Stützsubstanz, das Knochengewebe, entwickelt. Es gibt also Knochen, die aus einer knorpeligen, und andere, die aus einer bindegewebigen Grundlage entstanden sind. Mit ihrem Auftreten wird der Skeletapparat bei den Wirbelthieren seiner höchsten Vollendung entgegengeführt.

Wenn schon das Mesenchym durch solche Vorgänge einen ausserordentlich hohen Grad von Gliederung und eine grosse Vielgestaltigkeit erfahren hat, so sind hiermit die histologischen Sonderungsprocesse, die sich in ihm abspielen, gleichwohl noch nicht erschöpft. Um beim Stoffwechsel des Organismus die Vermittlerrolle zu spielen und sowohl den einzelnen Organen die Nahrungssäfte zuzuführen, als auch die bei den chemischen Processen in den Geweben unbrauchbar gewordenen Stoffe, sowie die überschüssigen Säfte wieder wegzuleiten, sind in der gallertigen oder bindegewebigen Grundsubstanz Canäle und Lücken entstanden, in welchen sich Blut und Lymphe fortbewegen. Aus diesen ersten Anfängen ist ein sehr zusammengesetzter Apparat von Organen hervorgegangen. Es stellen die grösseren Hohlräume Arterien und Venen dar und haben eigenartig gebaute, mit glatten Muskelzellen und elastischen Fasern ausgestattete, dickere Wandungen erhalten, an denen sich drei verschiedene Schichten als Tunica intima, media und adventitia unterscheiden lassen. Ein kleiner Theil der Blutbahn, durch Reichthum an Muskelzellen besonders ausgezeichnet, ist zu einem Fortbewegungsapparat der Flüssigkeit, dem Herzen, geworden. Die in dem Flüssigkeitsstrom des Körpers kreisenden Elementartheile, Blut- und Lymphzellen, bedürfen, je complicirter der Stoffwechsel wird, um so mehr der Erneuerung. Dies führt zur Entstehung besonderer, als Brutstätte für Lymphkörperchen dienender Organe. Im Verlauf der Lymphgefässe und Lymphspalten finden an einzelnen Stellen im Bindegewebe besonders intensive Zellenwucherungen statt. Die bindegewebige Gerüstsubstanz nimmt hier die besondere Modification des reticulären oder adenoiden Gewebes an. Der sich bildende Ueberschuss an Zellen tritt in die vorbeifiessende Lymphbahn über. Je nachdem die lymphoiden Organe einen einfacheren oder zusammengesetzteren Bau aufweisen, werden sie als solitäre und aggregirte Follikel, als Lymphknoten und Milz unterschieden. Endlich bildet sich an sehr vielen Stellen des Zwischenblattes, wie namentlich im ganzen Verlauf des Darmcanals, glattes Muskelgewebe aus.

Nach diesem kurzen Ueberblick über die Differenzirungsprocesse im Zwischenblatt gehen wir zur speciellen Entwicklungsgeschichte der aus ihm hervorgehenden Organsysteme, besonders des Blutgefäss- und des Skeletsystems, über.

## I. Die Entwicklung des Blutgefässsystems.

Das Gefässsystem der Wirbelthiere lässt sich auf eine sehr einfache Grundform zurückführen, nämlich auf zwei Blutgefässstämme, von denen der eine oberhalb, der andere unterhalb des Darms in der Längsrichtung des Körpers verläuft. Der dorsale Längsstamm, die Aorta, liegt in dem Ansatz des dorsalen Mesenteriums, durch welches der Darm an der Wirbelsäule befestigt ist, der andere Stamm dagegen ist in das ventrale Mesenterium eingebettet, soweit überhaupt ein solches bei den Wirbelthieren noch zur Anlage kommt; er wandelt

sich fast ganz zum Herzen um. Das Herz ist daher nichts Anderes als ein eigenartig entwickelter, mit besonders starken Muskelwandungen versehener Theil eines Hauptblutgefäßes.

### A. Die Entwicklung des Herzens, des Herzbeutels und Zwerchfells.

1) **Die erste Anlage des Herzens.** Hier sind zwei verschiedene Typen zu unterscheiden, von denen sich der eine bei den Selachiern, Ganoiden, Amphibien und Cyclostomen, der andere bei den höheren Wirbelthieren, den Reptilien, Vögeln und Säugethieren, vorfindet.

Bei den Amphibien, deren Verhältnisse wir der Beschreibung des ersten Typus zu Grunde legen wollen, entsteht das Herz sehr weit vorn am embryonalen Körper, unterhalb des Schlunddarmes oder der Kopfdarmhöhle (Fig. 295). Bis in diese Gegend dehnt sich die embryonale Leibeshöhle (*lh*) aus und erscheint auf dem Querschnitt zu beiden Seiten der Medianebene als ein enger Spalt. Beide Hälften der Leibeshöhle werden durch ein ventrales Gekröse (*vhg*) von einander

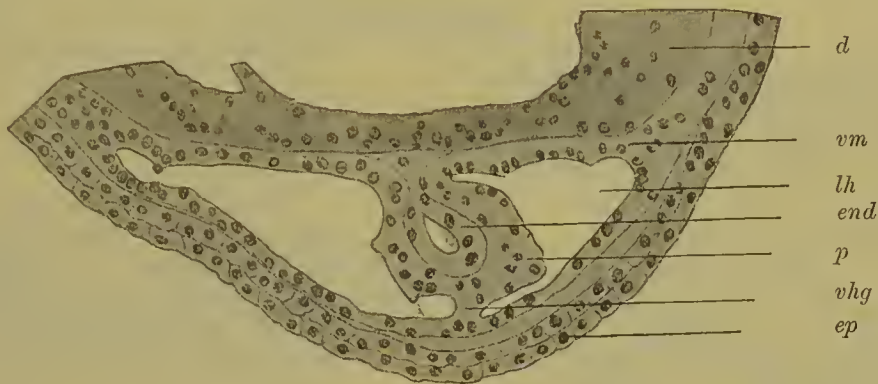


Fig. 295. Querschnitt durch die Herzgegend von einem Embryo von *Salamandra maculosa*, bei welchem der vierte Schlundbogen angedeutet ist. Nach RABL.

*d* Darmepithel, *vm* viscerales Mittelblatt, *ep* Epidermis, *lh* vorderer Theil der Leibeshöhle (Herzbeutelbrusthöhle), *end* Endocard, *p* Pericard, *vhg* vorderes Herzgekröse (Mesocardium anterius).

getrennt, durch welches die untere Fläche des Schlunddarmes mit der Rumpfwand verbunden ist. In der Mitte des Gekröses sind seine beiden Blätter, aus denen es sich entwickelt hat, etwas auseinandergewichen und lassen einen kleinen Hohlraum, die primitive Herzhöhle, hervortreten. Diese wird von einer einfachen Zellenlage umgeben, welche sich später zum inneren Herzhäutchen oder zum Endocard (*end*) entwickelt. Nach aussen davon sind die angrenzenden Zellen des mittleren Keimblattes verdickt; sie liefern das Material, aus welchem die Herzmusculatur (das Myocard) und die oberflächliche Herzhaut (*p*) (Pericardium viscerales) entsteht. Oben und unten wird die Herzanlage einerseits an dem Schlunddarm (*d*), andererseits an der Rumpfwand durch den Rest des Gekröses befestigt, der sich als ein dünnes Häutchen erhält. Wir bezeichnen diese beiden Parteien als die Aufhängebänder des Herzens, als hinteres und vorderes Herzgekröse (Mesocardium posterius und anterius) (*vhg*). Von einem Herzbeutel ist zu dieser Zeit noch nichts zu sehen, wenn wir nicht



als solchen den vorderen Abschnitt der Leibeshöhle bezeichnen wollen, aus welchem sich, wie der weitere Verlauf lehren wird, hauptsächlich der Herzbeutel herleitet.

Beim zweiten Typus nimmt das Herz aus zwei getrennten, weit von einander abstehenden Hälften seine Entstehung, wie die Befunde beim Hühnchen und Kaninchen aufs deutlichste lehren. Beim

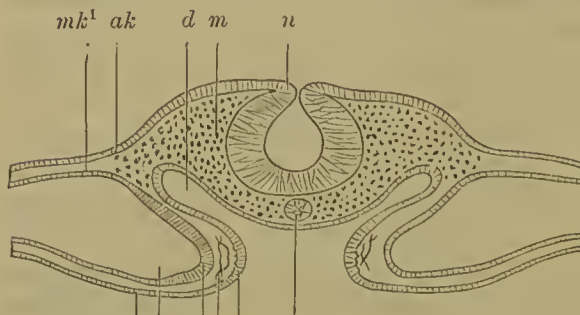


Fig. 296. *ik lh mk² h df ch*

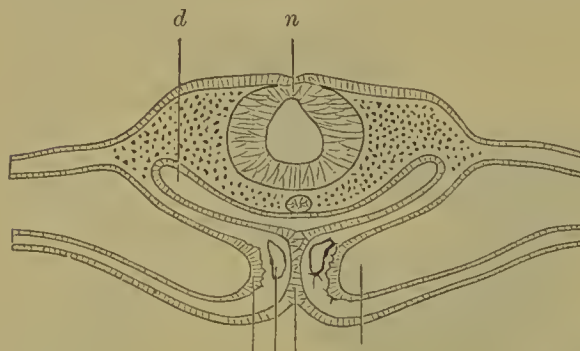


Fig. 297.

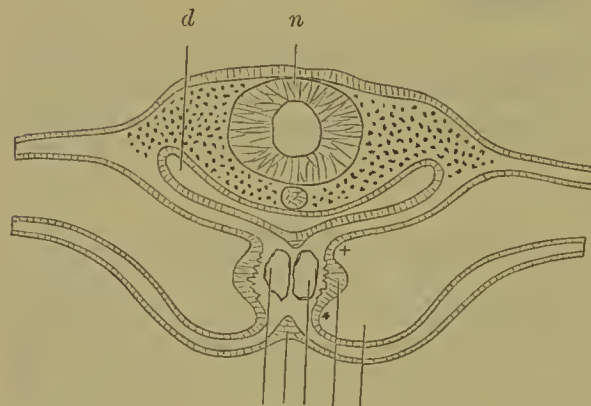


Fig. 298.

an einander stossen und etwas später verschmelzen. Sie liegen in einem von den visceralen Mittelblättern gebildeten Herzgekröse, Mesocardium, an welchem man einen oberen und unteren Theil (Mesocardium superius † und Mesocardium inferius \*) unterscheiden kann. Durch das Herzgekröse wird die primitive Leibeshöhle vorübergehend in zwei Abtheilungen getrennt.

Fig. 296—298. Drei Schemata, um die Bildung des Herzens beim Hühnchen zu erläutern.

*n* Nervenrohr, *m* Mesenchym des Kopfes, *d* Darmhöhle, *df* Falten der Darmplatte, in denen sich die Endothelsäckchen des Herzens anlegen, *h* Endothelsäckchen des Herzens, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle, *ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, *mk¹* parietales Mittelblatt, *mk²* viscerales Mittelblatt, aus dessen verdickter Stelle sich die Herzmusculatur entwickelt, *dn* Darmnaht, in welcher die beiden Darmfalten verschmolzen sind, *db* Theil des Darmdrüsenblattes, der sich vom Epithel der Kopfdarmhöhle in der Darmnaht abgetrennt hat und dem Dotter aufliegt, † dorsales Mesocardium oder Herzgekröse, \* ventrales Herzgekröse.

Fig. 296. Das jüngste Stadium zeigt die Einfaltung der Darmplatte, in Folge deren sich die Kopfdarmhöhle bildet. In den Firsten der Darmfalten haben sich zwischen innerem Keimblatt und visceralem Mittelblatt die beiden Endothelsäckchen des Herzens angelegt.

Fig. 297. Etwas älteres Stadium. Die beiden Darmfalten (Fig. 296 *df*) sind in der Darmnaht (*dn*) zusammengetroffen, so dass beide Endothelsäckchen des Herzens in der Medianebene unterhalb der Kopfdarmhöhle dicht zusammenliegen.

Fig. 298. Aeltestes Stadium. Der die Kopfdarmhöhle (*d*) auskleidende Theil des Darmdrüsenblattes hat sich in der Darmnaht (Fig. 297 *dn*) vom übrigen Theil des Darmdrüsenblattes, der dem Dotter aufliegt (*db*), abgetrennt, so dass beide Endothelsäckchen des Herzens

Hühnchen lassen sich die ersten Spuren seiner Anlage schon bei Embryonen mit 4—6 Ursegmenten zu einer Zeit nachweisen, wo die Keimblätter noch flächenartig ausgebreitet sind und wo die Kopfdarmhöhle in der ersten Entwicklung begriffen ist. Letztere entsteht, wie schon

früher (S. 122) hervorgehoben wurde, dadurch, dass sich die Darmplatten zusammenlegen und einander entgegenwachsen. Untersucht man nun die Firsten der eben in Bildung begriffenen Darmfalten näher (Fig. 296 *df*), so bemerkt man, dass an ihnen das viscerales Mittelblatt etwas verdickt ist, sich aus grösseren Zellen zusammensetzt und von dem Darmdrüsenblatt durch einen wohl mit gallertiger Grundsubstanz gefüllten Zwischenraum getrennt wird. In letzterem liegen einige isolirte Zellen, die später eine kleine Höhle, die primitive Herzhöhle (*h*), umgrenzen. Hierbei nehmen die Zellen eine mehr endotheliale Beschaffenheit an. Während die Darmfalten einander entgegenwachsen, vergrössern sich die beiden Endothelschläuche und treiben den verdickten Theil des visceralen Mittelblattes vor sich her, so dass er einen flachen, wulstartigen Vorsprung in die primitive Leibeshöhle bildet. Diese dehnt sich auch bei den Embryonen der höheren Wirbelthiere nach vorn in der embryonalen Anlage, gleichwie bei den Amphibien, bis zum letzten Schlundbogen aus und hat hier den besonderen Namen der Halshöhle oder Parietalhöhle erhalten.



Fig. 299.

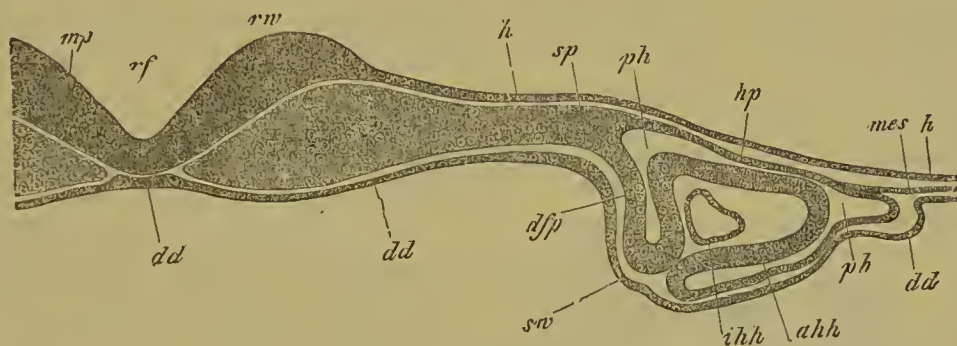


Fig. 300.

Fig. 299 u. 300. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von gleichem Alter wie Fig. 111. Aus KÖLLIKER.

Fig. 300 ist ein Theil von Fig. 299 in stärkerer Vergrösserung.

*rf* Rückenfurche, *mp* Medullarplatte, *rw* Rückenwulst, *h* äusseres Keimblatt, *dd* inneres Keimblatt, *dd'* Chordaverdickung desselben, *sp* ungetheiltes Mittelblatt, *hp* parietales, *dfp* viscerales Mittelblatt, *ph* Pericardialtheil der Leibeshöhle, *ahh* Muskelwand des Herzens, *ihh* Endothelschicht des Herzens, *mes h* seitliches, ungetheiltes Mittelblatt, *sw* Darmfalte, aus der sich die ventrale Schlundwand bildet.

Bei älteren Embryonen (Fig. 297) haben sich die beiden Darmfalten in der Medianebene mit ihren Firsten getroffen, wobei natürlich auch die beiden Herzsclläuche nahe an einander gerückt sind. Es tritt dann ein Verschmelzungsprocess zwischen den entsprechenden Theilen der beiden Darmfalten ein. Zuerst verschmelzen die Darmdrüsenblätter unter einander. Auf diese Weise entsteht (Fig. 297) unter der Chorda dorsalis (*ch*) die Kopfdarmhöhle (*d*); sie löst sich darauf vom übrigen Theile des Darmdrüsenblattes (Fig. 298 *db*) ab, welcher dem Dotter aufliegen bleibt und zum Dottersack wird. Unter



der Kopfdarmhöhle sind die beiden Herzschläuche nahe zusammengerückt, so dass ihre beiden Hohlräume nur noch durch ihre eigene Endothelwand von einander getrennt werden. Durch Einreissen derselben geht bald aus ihnen ein einfacher Herzschlauch (*h*) hervor. Er wird nach der Leibeshöhle zu vom visceralen Mittelblatt (*mk*<sup>2</sup>) überzogen, dessen Zellen sich im Bereich der Herzanlage durch grössere Länge auszeichnen und das Material für die Herzmusculatur liefern, während das innere, endotheliale Häutchen nur zum Endocard wird.

Die ganze Herzanlage liegt, wie bei den Amphibien, in einem ventralen Mesenterium, dessen oberer Theil, der vom Herzen zur Kopfdarmhöhle reicht (Fig. 298 †), auch hier als dorsales Herzgekröse oder Mesocardium posterius, und dessen unterer ventraler Theil (\*) als Mesocardium anterius bezeichnet werden kann. Das letztere bildet sich bei den Hühner-Embryonen, sowie sich der Herzschlauch zu verlängern und S-förmig zu krümmen beginnt, sehr frühzeitig zurück.

Aehnliche Befunde liefern Durchschnitte durch 8 und 9 Tage alte Kaninchen-Embryonen, bei denen die paarigen Anlagen des Herzens (Fig. 299 u. 300) sich sogar noch früher als beim Hühnchen, schon zu einer Zeit entwickeln, wo das flächenartig ausgebreitete Darmdrüsenblatt sich noch nicht einzufalten begonnen hat. (Man vergleiche auch die Erklärung der beiden Figuren 299 u. 300.)

Bei den eben skizzirten Entwicklungsprocessen lässt sich die Frage aufwerfen: in welchem Verhältniss die paarige und die unpaare Anlage des Herzens zu einander stehen. Hierauf ist zu erwidern, dass die unpaare Anlage des Herzens, welche sich bei den niederen Wirbelthieren vorfindet, auch als die ursprüngliche zu betrachten ist. Auf sie lässt sich die doppelte Herzbildung, so abweichend sie auch auf den ersten Blick zu sein scheint, doch in ungezwungener Weise zurückführen. Ein einfacher Herzschlauch kann sich bei den höheren Wirbelthieren deswegen nicht entwickeln, weil zur Zeit, wo seine Bildung erfolgt, ein Kopfdarm noch gar nicht existirt, sondern nur die Anlage dazu in dem flächenhaft ausgebreiteten Darmdrüsenblatt gegeben ist. Es sind die Theile, welche die ventrale Wand des Kopfdarmes später ausmachen und in welchen sich das Herz entwickelt, noch in zwei Bezirke getrennt; sie liegen noch links und rechts in einiger Entfernung von der Medianebene. Wenn daher zu dieser Zeit schon die Herzbildung vor sich gehen soll, so muss sie in den getrennten Bezirken erfolgen, welche sich beim Einfaltungsprocess zum einfachen, ventralen Bezirk verbinden. Es müssen also zwei Gefässhälften entstehen, die gleich den beiden Darmfalten nachträglich verschmelzen.

2) **Die Umwandlung des Herzschlauchs in ein gekammertes Herz.** In der ersten Zeit der embryonalen Entwicklung zeichnet sich das Herz, das als gerader Schlauch in das Mesocardium eingebettet ist (Fig. 295), durch ein sehr bedeutendes, namentlich in der Längsrichtung vor sich gehendes Wachsthum aus; es wird daher bald gezwungen, sich in der Halshöhle zu einer S-förmigen Schlinge zusammenzukrümmen (Fig. 243). Es nimmt dann am Hals eine derartige Stellung ein, dass die Krümmung des S, welche die Dottervenen empfängt, oder sagen wir kurz, der venöse Abschnitt nach hinten und links, die andere Krümmung oder der arterielle Abschnitt, welcher die Aortenbogen abgibt, nach vorn und rechts zu liegen kommt (Fig. 301). Bald aber ändert sich die Ausgangsstellung

(Fig. 301 u. 309), indem die beiden Krümmungen des S eine andere Lage zu einander einnehmen. Der venöse Abschnitt bewegt sich kopfwärts, der arterielle dagegen mehr nach entgegengesetzter Richtung.

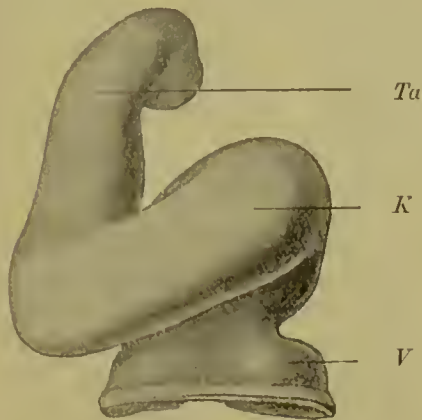


Fig. 301.

Fig. 301. Herz eines menschlichen Embryo von 2,15 mm Körperlänge (Embryo Lg). Nach His.

*K* Kammer, *Ta* Truncus arteriosus, *V* venöses Ende des S-förmig gekrümmten Herzschlauchs.



Fig. 302.

Fig. 302. Herz eines menschlichen Embryo von 4,3 mm Nl. (Embryo Bl). Nach His.

*†k* Kammer, *Ta* Truncus arteriosus, *ok* Ohrkanal (Canalis auricularis), *vh* Vorhof mit den Herzohren *ho* (Auriculae cordis).

bis beide nahezu in derselben Querschnittsebene liegen. Dabei drehen sie sich auch um die Längsachse des Embryo, und zwar rückt die venöse Schleife mehr dorsalwärts, die arterielle dagegen ventralwärts. Von vorn gesehen, decken sich beide, nur bei seitlicher Ansicht ist die S-förmige Krümmung des Herzschlauchs deutlich zu erkennen. Durch den sich vergrößernden Herzschlauch wird der vorderste Abschnitt der Leibeshöhle schon jetzt und noch mehr auf späteren Stadien stark ausgedehnt und erzeugt einen weit nach aussen vorspringenden, sehr dünnwandigen Höcker (Fig. 310). Da das Herz den Höcker vollständig ausfüllt, nur von der dünnen, durchscheinenden und eng anliegenden Rumpfhaut, der Membrana reuniens inferior von RATHKE, überzogen, sieht es aus, als ob es zu dieser Zeit ganz ausserhalb des embryonalen Körpers gelegen sei.

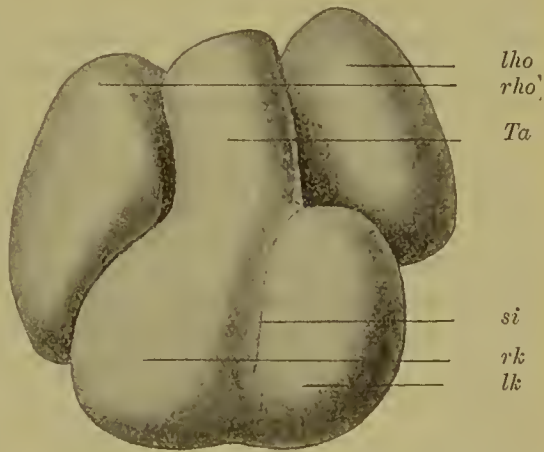


Fig. 303. Herz eines menschlichen Embryo der 5. Woche. Nach His.

*rk, lk* rechte, linke Kammer, *si* Sulcus interventricularis, *Ta* Truncus arteriosus, *lho, rho* linkes, rechtes Herzohr.

Nach Ablauf der Drehungen vollzieht sich am S-förmig gekrümmten Schlauch auch eine Sonderung in mehrere hinter einander gelegene Abtheilungen (Fig. 302 u. 304). Es setzen sich der weiter gewordene



venöse und der arterielle Theil durch eine tiefe Einschnürung (*ok*) gegen einander ab und können nun als Vorhof (Atrium) (*vh*) und Kammer (*k*) (Ventriculus), sowie die verengte Stelle zwischen beiden nach einer von HALLER eingeführten Bezeichnung als Ohrcanal (*ok*) unterschieden werden. Der Vorhof gewinnt dabei eine auffällige Gestalt, indem seine beiden Seitenwände weite Aussackungen, die Herzohren (*ho*) (Auriculae cordis), entwickeln; letztere wenden sich mit ihrem freien Rande, der bald auch einige Einkerbungen erhält, nach vorn und legen sich später immer mehr um den arteriellen Theil des Herzens, um den Truncus arteriosus (*Ta*) und einen Theil der Kammeroberfläche herum.

Der Ohrcanal (Fig. 304) ist eine bei Embryonen gut unterschiedene, engere Stelle des Herzschauchs. Indem sich sein Endothelrohr in sagittaler Richtung stark abplattet, bis seine Wandschichten beinahe zur Berührung kommen, wird die Verbindung zwischen Vorhof und Kammer zu einer engen, queren Spalte. Hier entwickeln sich später die Atrioventricularklappen.

Die Kammeranlage stellt vorübergehend einen gekrümmten Schlauch dar (Fig. 301 u. 302 *k*), welcher aber bald seine Form verändert. Denn schon frühzeitig macht sich an seiner vorderen und hinteren Fläche eine seichte, von oben nach unten verlaufende Furche bemerkbar, der Sulcus interventricularis (Fig. 303 *si*) und lässt äusserlich eine linke und eine rechte Kammerhälfte unterscheiden. Die letztere ist die engere und setzt sich nach oben in den Truncus arteriosus (*Ta*) fort, dessen Anfang etwas erweitert ist und als Bulbus bezeichnet wird. Zwischen Bulbus und Kammer liegt eine nur wenig verengte Stelle, das Fretum Halleri, an welchem sich später die Semilunarklappen anlegen.

Während der äusserlich sichtbaren Formveränderungen gehen auch in der feineren Structur der Herzwände, die zuerst aus zwei in einander gesteckten, durch einen mit Gallerte gefüllten Zwischenraum getrennten Schläuchen bestehen, einige Veränderungen vor sich. Das innere oder endotheliale Rohr stellt im Allgemeinen ein ziemlich naturgetreues Abbild des Muskelschlauches dar, doch so, dass an ihm die engeren und die weiteren Abschnitte schärfer von einander abgesetzt sind; „es verhält sich seiner Form nach zum Gesamtherzen, als ob es ein stark geschrumpfter, innerer Ausguss desselben wäre“ (His). Das äussere Rohr wird zum Muskelschlauch und lässt schon zu der Zeit, wo die S-förmige Krümmung eingetreten ist, deutliche Züge von Muskelfibrillen erkennen. Auf späteren Stadien machen sich in der Entwicklung Unterschiede zwischen Vorhof und Kammer bemerkbar. Am Vorhof verdickt sich die Muskelwand gleichmässig zu einer compacten Platte, welcher sich das Endothelrohr unmittelbar von innen anlegt. An der Kammer dagegen findet gleichsam eine Auflockerung der Muskelwand statt. Es bilden sich zahlreiche, kleine Balken von Muskelzellen, welche in den oben erwähnten Zwischenraum zwischen den beiden Schläuchen vorspringen und sich unter einander zu einem grossmaschigen Netzwerk vereinigen. Bald legt sich das Endothelrohr des Herzens, indem es nach aussen Aussackungen treibt, den Muskelbalken innig an und umgiebt jeden einzelnen mit einer besonderen Hülle (His). So entstehen in der schwammförmig gewordenen Wand der Kammer zahlreiche von Endothel ausgekleidete Spalträume, welche nach der Oberfläche des Herzens abgeschlossen

sind, aber mit dem centralen Binneuraum communiciren und wie dieser den Blutstrom in sich aufnehmen.

Das embryonale Herz des Menschen und der Säugethiere gleicht in seiner ersten Beschaffenheit, wie sie bisher beschrieben worden ist, dem Herzen der niedrigsten Wirbelthiere, der Fische. Hier wie dort besteht es aus einer das Venenblut aus dem Körper aufnehmenden Abtheilung, dem Vorhof, und aus einem das Blut in die arteriellen Gefässe hineintreibenden Abschnitt, der Kammer. Dementsprechend ist auch der Blutkreislauf noch ein einfacher, ein einheitlicher. Dies ändert sich im Thierreich wie im embryonalen Leben mit der Entwicklung der Lungen, mit deren Auftreten eine Verdoppelung des Herzens und des Blutkreislaufs angebahnt wird. Die Veränderung erklärt sich aus dem Lageverhältniss der beiden Lungen zu dem Herzen. Die Lungen nämlich entstehen in nächster Nähe des Herzens durch Ausstülpung aus dem Vorderdarm (Fig. 310 *lg*). Sie empfangen daher auch ihr Blut aus einem dem Herzen ganz nahe gelegenen Arterienstamm, aus dem letzten, vom Truncus arteriosus sich abzweigenden Aortenbogen; desgleichen geben sie das Lungenvenenblut direct wieder dem Herzen zurück, und zwar durch kurze Stämme, die Lungenvenen, welche links von den grossen Venenstämmen, ursprünglich zu einem einzigen Sammelgefäss vereint (BORN, RÖSE), in den Vorhof einmünden. Somit gelangt das unmittelbar aus dem Herzen in die Lungen strömende Blut auch unmittelbar wieder zum Herzen zurück. Hierin ist die Vorbedingung für einen doppelten Kreislauf gegeben. Er wird in die Erscheinung treten, wenn sich der Lungen- und der Körperblutstrom auf der kurzen Strecke der Gefässbahn, welche beide gemeinsam durchlaufen (Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus), durch Scheidewände von einander absetzen.

Der Trennungsprocess beginnt im Wirbelthierstamm bei den Dipneusten und Amphibien, bei welchen die Lungenathmung zum ersten Male eintritt und die Kiemenathmung verdrängt; bei den Amnioten Wirbelthieren vollzieht er sich während ihrer embryonalen Entwicklung, indem sich Scheidewände bilden, welche Vorhof und Kammer in getrennte linke und rechte Abtheilungen und den Truncus arteriosus in Arteria pulmonalis und Aorta zerlegen.

Die Scheidewände entstehen in jeder der drei genannten Abtheilungen des Herzens getrennt für sich. Am Vorhof, der eine Zeit lang den weitesten Abschnitt des Herzschlauchs darstellt (Fig. 304), macht sich beim Menschen schon in der 4. Woche eine Sonderung in eine linke und eine rechte Hälfte (*lv* u. *rv*) bemerkbar, indem an seiner hinteren und oberen Wand sich ein Vorsprung in senkrechter Richtung bildet, die erste Andeutung der Vorhofsscheidewand (*vs*) oder des Septum atriorum. Beide Hälften unterscheiden sich schon jetzt dadurch, dass sie verschiedene Venenstämmen aufnehmen. In die rechte Abtheilung ergiessen die Dotter- und Nabelvenen, sowie die erst später zu besprechenden CUVIER'schen Gänge ihr Blut, aber nicht direct und durch einzelne besondere Oeffnungen, sondern nachdem sie sich zuvor in der Nähe des Herzens unter einander zu einem grossen venösen Sinus (*sr*) (dem Sinus venosus oder Sinus reuniens) verbunden haben. Derselbe liegt dem Vorhof unmittelbar an und communicirt



mit ihm durch eine in der hinteren Wand gelegene, weite Oeffnung, die links und rechts von je einer grossen Venenklappe (\*) begrenzt wird. In die linke Abtheilung mündet nahe der Vorhofscheidewand nur ein kleines Gefäss, das in schräger Richtung die Herzmusculatur durchsetzt; es ist die oben erwähnte unpaare Lungenvene, die gleich ausserhalb des Vorhofs aus 4 Aesten entsteht, von denen je 2 von einem der in Anlage begriffenen Lungenflügel herkommen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung wächst nun die Vorhofscheidewand allmählich von oben nach unten herab, bis sie die Mitte des Ohrkanals trifft (Fig. 305 *si*). Auf diese Weise würden schon früh zwei völlig abgetrennte Vorhöfe zu Stande kommen, wenn sich nicht im oberen Theil der Scheidewand, noch während sie nach unten herab-

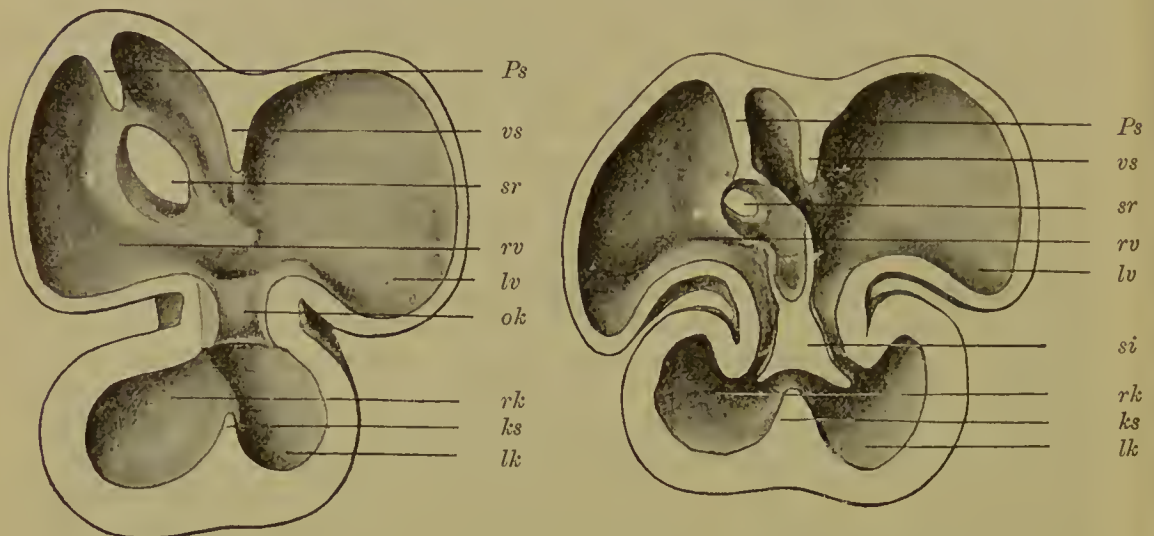


Fig. 304.

Fig. 305.

Fig. 304. Herz eines menschlichen Embryo von 10 mm Nl., hintere Hälfte des geöffneten Herzens. Nach HIS.

*ks* Kammerscheidewand, *lk*, *rk* linke, rechte Kammer, *ok* Ohrkanal, *lv*, *rv* linker, rechter Vorhof, *sr* Einmündung des Sinus reuniens, *vs* Vorhofscheidewand [Vorhofssichel (HIS), Septum primum (BORN)], \* Eustachi'sche Klappe, *Ps* Septum spurium.

Fig. 305. Hintere Hälfte eines geöffneten Herzens eines menschlichen Embryo der 5. Woche. Nach HIS.

*ks* Kammerscheidewand, *lk*, *rk* linke, rechte Kammer, *si* unterer Theil der Vorhofsscheidewand [Septum intermedium (HIS)], *lv*, *rv* linker, rechter Vorhof, *sr* Einmündung des Sinus reuniens, *vs* Vorhofscheidewand [Vorhofssichel (HIS), Septum secundum (BORN)], *Ps* Septum spurium, \* Eustachische Klappe.

wächst, eine Oeffnung gebildet hätte, das spätere Foramen ovale, welches bis zur Zeit der Geburt zwischen beiden Abtheilungen eine Verbindung herstellt (Fig. 305). Die Oeffnung ist entweder dadurch entstanden, dass sich das Septum atriorum in einem Bezirk verdünnt hat und eingerissen ist, oder dadurch, dass es an dieser Stelle von Anfang an überhaupt unvollständig gewesen ist, wie es denn beim Hühnchen z. B. von mehreren kleinen Löchern durchbohrt ist. Später weitet sich dann das Foramen ovale noch mehr aus, indem es sich den jeweiligen Circulationsbedingungen anpasst.

Das Herabwachsen der Vorhofscheidewand hat noch zur unmittelbaren Folge die Trennung des Ohrkanals in die linke und die rechte Atrioventricularöffnung (vergl. Fig. 304 *ok* u. 305). Die Oeffnung des

Ohrcanals in die Kammer oder das Foramen atrioventriculare commune (Fig. 306 *F.av.c*) stellt nämlich einen von links nach rechts verlaufenden Spalt dar, der beiderseits von zwei wulstigen Lippen (*o.ek* u. *u.ek*) (den Atrioventricularlippen LINDE'S oder den Endothelkissen SCHMIDT'S) begrenzt wird. Die Wülste sind aus einer Wucherung des Endocards hervorgegangen und bestehen aus einer gallertigen Bindesubstanz und einem Endothelüberzug. Mit ihnen verschmilzt alsbald die Vorhofsscheidewand, wenn sie bis zum Ohr canal herabgewachsen ist, längs ihres freien, unteren Randes (Fig. 305 *si*); dadurch wird der Ohr canal in eine linke und rechte Atrioventricularöffnung (Ostium atrioventriculare sinistrum und dextrum) (Fig. 307 *F.av.d* u. *F.av.s*) zerlegt,

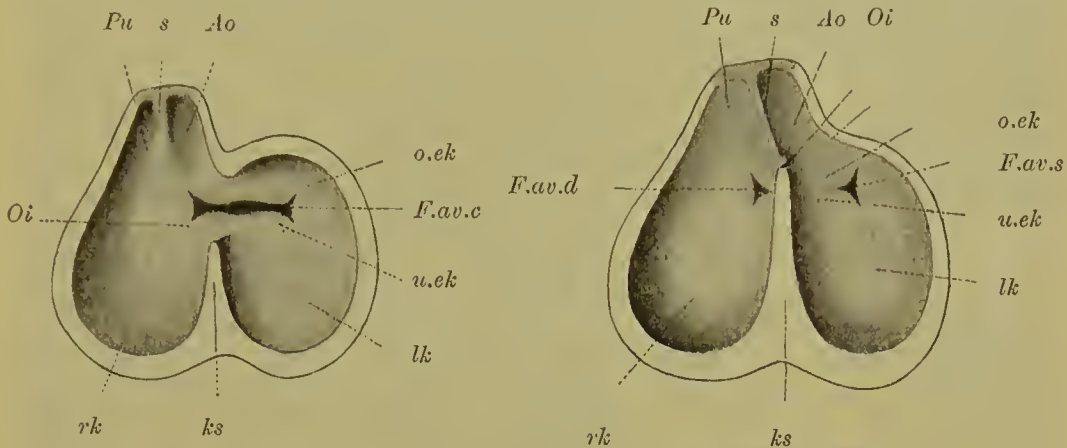


Fig. 306.

Fig. 307.

Fig. 306 u. 307. Zwei Schemata (nach BORN), um die Lageverschiebungen des Ostium atrioventriculare zum Ostium interventriculare, sowie die Trennung der Ventrikel und grossen Arterien zu verdeutlichen. Die Ventrikel sind halbirt gedacht; man sieht in die hintere Hälfte, in welcher übrigens zur Vereinfachung des Bildes die Herzbalken etc. weggelassen sind.

Fig. 306. Herz von Kaninchen-Embryonen von 3,5—5,8 mm Kopfl. Die Kammer ist durch die Kammerscheidewand (*ks*) bis auf das Ostium interventriculare (*Oi*) in eine linke und rechte Hälfte zerlegt. Das Foramen atrioventriculare commune (*F.av.c*) reicht mit seinem rechten Ende in den rechten Ventrikel hinein, die Endocardkissen sind ausgebildet.

Fig. 307. Herz von Kaninchen-Embryonen von 7,5 mm Kopfl. Die Endocardkissen des Foramen atrioventriculare commune sind verschmolzen, und dadurch ist das F. atrioventr. com. jetzt getrennt in ein For. atrioventr. dextrum (*F.av.d*) und sinistrum (*F.av.s*). Die Kammerscheidewand (*ks*) ist mit den Endocardkissen ebenfalls verschmolzen und noch bis zur Scheidewand (*s*) des Truncus arteriosus hinaufgewachsen. Der Rest des Ostium interventriculare (*Oi*) bildet durch seinen Verschluss das Septum membranaceum.

*rk*, *lk* rechte und linke Kammer, *ks* Kammerscheidewand, *Pu* Art. pulmonalis, *Ao* Aorta, *s* Scheidewand des Truncus arteriosus, *Oi* Ostium interventriculare, *F.av.c* Foramen atrioventriculare commune, *F.av.d* und *F.av.s* Foramen atrioventriculare dextrum und sinistrum, *o.ek*, *u.ek* oberes und unteres Endothel- oder Endocardkissen.

und gleichzeitig wird der die Öffnung ursprünglich begrenzende, dorsale und ventrale Endocardwulst ein jeder in seiner Mitte halbirt (*o.ek* u. *u.ek*). Die dorsalen Theilstücke verschmelzen alsdann mit den entsprechenden Stücken der entgegengesetzten Seite und erzeugen so an dem unteren Rande der Vorhofsscheidewand (Fig. 305 *si*) zwei neue Wülste, von denen der eine in die linke, der andere in die rechte Atrioventricularöffnung vorspringt und die Grundlage für je eine mediale Zipfelklappe abgibt.



Nicht viel später als der Vorhof beginnt auch die Kammer ihre Scheidewand zu erhalten. Am Ende des 1. Monats hat sich ihre Musculatur erheblich verdickt. Muskelbalken sind entstanden, die in das Innere der Kammer weit vorspringen und sich unter einander zu einem schwammigen Gewebe verbinden, dessen zahlreiche Spalten mit der eng gewordenen Herzhöhle zusammenhängen und gleichfalls den Blutstrom hindurchpassiren lassen. An einer Stelle ist die Musculatur besonders verdickt und bildet eine nach innen vorspringende, halbmondförmige Falte, die Anlage der Kammerscheidewand (Septum ventriculorum) (Fig. 304—307 *ks*). Die Falte nimmt von der unteren und hinteren Wand der Kammer ihren Ursprung in der Gegend, welche durch den schon früher erwähnten Sulcus interventricularis (Fig. 303 *si*) äusserlich gekennzeichnet ist. Ihren freien Rand hat sie nach oben gerichtet und wächst mit ihm dem Arterienbulbus und der Atrioventricularöffnung entgegen. Letztere liegt ursprünglich mehr in der linken Hälfte der Kammer (Fig. 306 *F.av.c*), erst allmählich rückt sie mehr nach rechts herüber und nimmt schliesslich eine solche Stellung ein, dass die Kammerscheidewand bei ihrem Emporwachsen sie gerade in der Mitte trifft und der Ansatzstelle der Vorhofsscheidewand gegenüber mit ihr verschmilzt (Fig. 305 u. 307). Die Trennung der Kammer ist beim Menschen schon in der 7. Woche eine vollständige. Aus dem Vorhof, dessen beide Abtheilungen durch das ovale Fenster verbunden sind, wird jetzt das Blut durch ein linkes und rechtes Ostium atrioventriculare in eine linke und in eine rechte vollständig getrennte Kammer übergeleitet.

Die beiden Atrioventricularöffnungen sind bei ihrer Entstehung eng; sie werden theils von den oben erwähnten, an der Scheidewand vorspringenden Endocardwülsten umsäumt, theils von entsprechenden Wucherungen des Endocards an ihrer lateralen Circumferenz. Die membranösen Vorsprünge lassen sich primitiven Taschenklappen, wie sie auch im Arterienbulbus zur Anlage kommen, vergleichen (GEGENBAUR); sie bilden den Ausgangspunkt für die Entwicklung der mächtigen Atrioventricularklappen.

Es bleibt uns jetzt noch die Zweitheilung des Truncus arteriosus und die definitive Umgestaltung des Vorhofs zu untersuchen übrig. Etwa zur Zeit, wo die Scheidewandbildung in der Kammer erfolgt, plattet sich der aus ihr entspringende Truncus arteriosus etwas ab und erhält eine spaltförmige Höhle. An den platten Seiten treten zwei leistenförmige Verdickungen auf (Fig. 306 u. 307 *s*), wachsen einander entgegen und zerlegen die Höhlung, indem sie verschmelzen, in zwei auf dem Querschnitt dreieckig erscheinende Gänge. Jetzt markirt sich auch äusserlich der Eintritt der im Innern geschehenen Trennung durch zwei Längsfurchen in ähnlicher Weise, wie an der Kammer die Scheidewandbildung durch den Sulcus interventricularis angedeutet wird. Die beiden durch Theilung entstandenen Canäle sind die Aorta und die Pulmonalis (*Ao* u. *Pu*). Eine Zeit lang sind sie noch mit einer gemeinsamen Adventitia umgeben, dann weichen sie weiter auseinander und werden auch äusserlich getrennt. Der ganze Trennungsprocess im Truncus arteriosus verläuft unabhängig von der Entwicklung einer Scheidewand in der Kammer, wie er denn oben zuerst beginnt und von da aus nach abwärts fortschreitet. Ganz zuletzt tritt das Aortenseptum auch in den Kammerraum selbst ein (Fig. 307 *s* u. *ks*), setzt sich mit der dort selbständig entwickelten

Kammerscheidewand in Verbindung, liefert den als Pars membranacea bekannten Theil (*Oi*) und vollendet so die Sonderung der Abflussbahnen aus dem Herzen; die Aorta wird der linken, die Pulmonalis der rechten Kammer zugetheilt.

Die Pars membranacea bezeichnet also am ausgebildeten Herzen die Stelle, an welcher die Trennung zwischen linkem und rechtem Herzen zuletzt zu Stande gekommen ist (Fig. 307 *Oi*). „Sie ist gleichsam der Schlussstein in der definitiven Scheidung des primitiven einfachen Herzschlauches in die vier secundären Herzzräume, wie wir sie bei den Vögeln und Säugethieren finden.“ (RÖSE.) In vergleichend-anatomischer Beziehung bietet diese Stelle noch dadurch ein besonderes Interesse dar, dass bei den Reptilien an ihr eine Oeffnung zwischen beiden Kammern, das Foramen Panizzae, dauernd bestehen bleibt.

Schon vor der Trennung des Truncus arteriosus haben sich auch die Semilunarklappen als vier Wülste, die aus Gallertgewebe mit einem Ueberzug vom Endothel bestehen, an der als Fretum Halleri bezeichneten, verengten Stelle angelegt.

Zwei von ihnen werden bei der Scheidung des Truncus in Aorta und Pulmonalis halbirt. Auf jedes Gefäss kommen daher jetzt drei Wülste, die durch Schrumpfung des Gallertgewebes die Form von Taschen annehmen. Ihre Anordnung wird aus der Entwicklung verständlich, wie das nebenstehende Schema (Fig. 308) zeigt. „Indem der ursprünglich einheitliche Bulbus arteriosus (*A*) sich in zwei Canäle (*B*) scheidet, vertheilen sich die knötchenförmigen Anlagen von ursprünglich vier



Fig. 308. Schema zur Anordnung der Arterienklappen. Aus GEGENBAUR.

*A* Ungetheilter Truncus arteriosus mit 4 Klappenanlagen. *B* Theilung in Pulmonalis (*p*) und Aorta (*a*), deren jede 3 Klappen besitzt.

Klappen derart, dass eine vordere und die vorderen Hälften der beiden seitlichen auf den vorderen Arterienstamm (die Pulmonalis), eine hintere und die hinteren Hälften der beiden seitlichen auf den hinteren Arterienstamm (Aorta) treffen.“ (GEGENBAUR.)

Was schliesslich noch den Vorhof betrifft, so erfahren hier der schon auf S. 333 erwähnte Venensinus, die Einmündung der Lungenvene und das ovale Loch wichtige Veränderungen. Der Venensinus geht als selbständige Bildung zu Grunde, indem er allmählich in die Wand des Vorhofs mit aufgenommen wird. Die grossen Venenstämme, die ursprünglich ihr Blut in ihn ergossen haben und die sich mittlerweile in die obere und die untere Hohlvene und in den Sinus coronarius umgebildet haben, wovon der Abschnitt D) das Nähere bringt, münden in Folge dessen direct in die rechte Hälfte des Vorhofs ein und rücken hier nach und nach weiter auseinander. Von den beiden Klappen, welche, wie früher erwähnt wurde, den Eingang des Venensinus umsäumten, verkümmert die linke (Fig. 304 u. 305), die rechte (\*) dagegen erhält sich an der Einmündung der unteren Hohlvene und des Sinus coronarius und sondert sich diesen entsprechend in einen grösseren und kleineren Abschnitt; der erstere wird zur Valvula Eustachii, der letztere zur Valvula Thebesii.

Die vier Lungenvenen vereinigen sich eine Zeit lang zu einem gemeinsamen, kurzen Stamm, der in die linke Hälfte des Vor-



hofs einmündet. Später weitet sich das gemeinsame Endstück beträchtlich aus und wird in ähnlicher Weise wie der Venensinus in die Herzwand mit aufgenommen. In Folge dessen öffnen sich dann die 4 Lungenvenen getrennt und direct in den Vorhof.

Das ovale Loch, dessen Entstehung früher geschildert wurde, unterhält während des ganzen embryonalen Lebens eine weite Verbindung zwischen den beiderseitigen Vorhöfen. Es wird von hinten und unten begrenzt durch die Vorhofsscheidewand, eine bindegewebige Membran, die später den Namen der Valvula foraminis ovalis erhält (Fig. 305). Auch von oben und vorn bildet sich eine schärfere Umgrenzung aus, indem eine Muskelleiste von der Vorhofswand nach innen vorspringt, die vordere Vorhofssichel oder der Limbus Vienssenii (*vs*). Im 3. Monat sind alle diese Theile schon sehr deutlich entwickelt; es reicht die Valvula foraminis ovalis schon nahe zum verdickten Rand der vorderen musculösen Sichel heran, weicht aber mehr schräg in den linken Vorhofstheil hinein, so dass ein weiter Spalt offen bleibt und dem Blute der unteren Hohlvene den Eintritt in den linken Vorhofstheil gestattet. Nach der Geburt legen sich vordere und hintere Falte mit ihren Rändern an einander und verschmelzen mit nicht seltenen Ausnahmen vollständig. Die hintere Falte liefert den häutigen Verschluss des Foramen ovale, die vordere erzeugt mit ihrem verdickten, musculösen Rand oben und vorn den Limbus Vienssenii. Hiermit hat das Herz seine bleibende Ausbildung erlangt.

Während der Herzscllauch die complicirten Sonderungen erfährt, verändert er seine Lage im embryonalen Körper und erhält frühzeitig eine besondere Umhüllung durch den Herzbeutel. In Zusammenhang damit bildet sich das Zwerchfell als Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle aus.

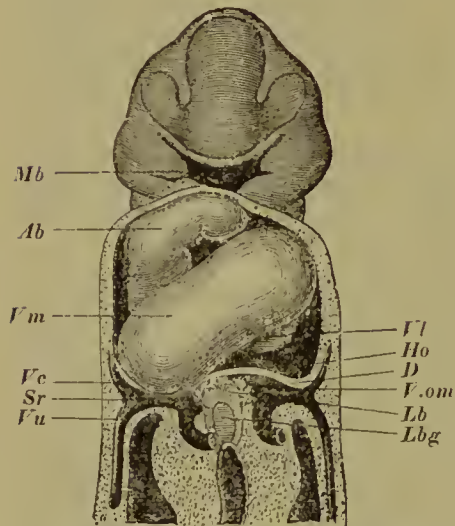


Fig. 309. Menschlicher Embryo (*Lg*, *Hrs*) von 2,15 mm Nackenlänge. Constructionsbild nach *Hrs* (Menschliche Embryonen). Vergr. 40 fach.  
*Mb* Mundbucht, *Ab* Aortenbulbus, *Vm* Ventrikelmitteltheil, *Vc* Vena cava superior oder Ductus Cuvieri, *Sr* Sinus reuniens, *Vu* Vena umbilicalis, *Fl* linker Theil des Ventrikels, *Ho* Herzohr, *D* Diaphragma, *V.om* Vena omphalo-mesenterica, *Lb* solide Leberanlage, *Lbg* Lebergang.

3) Die Entwicklung des Herzbeutels und Zwerchfells. Die Sonderung der primären Leibeshöhle in Herzbeutel-, Brust- und Bauchhöhle. Ursprünglich besitzt die Leibeshöhle eine sehr weite Ausdehnung im embryonalen Körper, denn sie lässt sich bei den niederen Wirbelthieren bis in die Kopfanlage hinein verfolgen, wo sie die Schlundbogenhöhlen liefert. Nachdem sich diese geschlossen haben, wobei aus den Zellen ihrer Wandungen Muskeln den Ursprung nehmen, reicht die Leibeshöhle nach vorn bis an den letzten Schlundbogen heran und stellt einen weiten verschieden benannten Raum (Fig. 309) dar, in welchem sich das Herz im Mesocardium entwickelt, die Halshöhle (*REMAK*), Parietalhöhle (*Hrs*) oder die Herzbeutelbrusthöhle, wie man auch im Hinblick auf ihre spätere Bestimmung sagen

kann. Die Höhle wird um so mehr ausgedehnt, je mehr sich der Herzschlauch bei seinem starken Wachsthum in Windungen legt, und namentlich wird ihre ventrale Wand bruchsackartig zwischen Kopf und Nabel des Embryo nach aussen hervorgetrieben (Fig. 310).

Die Herzbeutelbrusthöhle beginnt sich schon früh gegen die spätere Bauchhöhle schärfer abzugrenzen durch eine Querfalte, das Septum transversum (Fig. 309 u. 310  $z + l$ ), welches von der vorderen und seitlichen Rumpfwand seinen Ausgang nimmt und dorsal- und medianwärts (Fig. 310  $z + l$ ) mit freiem Rand in die primitive Leibeshöhle vorspringt. Es bezeichnet den Weg, welchen das Endstück der Vena omphalo-mesenterica nimmt, um zum Herzen zu gelangen. Später finden sich im Septum sämtliche Venenstämme eingebettet, welche in den Vorhofssinus des

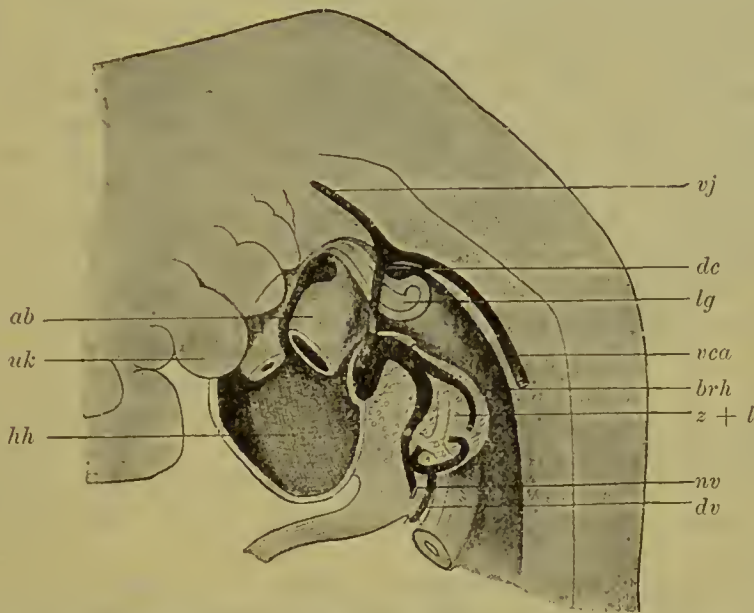


Fig. 310. Sagittalconstruction eines menschlichen Embryo von 5 mm Nackenlänge (Embryo R, His), um die Entwicklungsgeschichte der Herzbeutelbrusthöhle und des Zwerchfells zu erläutern. Nach His.

*ab* Aortenbulbus, *brh* Brusthöhle (Recessus parietalis, His), *hh* Herzbeutelhöhle, *dc* Ductus Cuvieri, *dv* Dottervene, *nv* Nabelvene, *vca* Cardinalvene, *vj* Jugularvene, *lg* Lunge,  $z + l$  Anlage des Zwerchfells und der Leber, *uk* Unterkiefer.

Herzens einmünden (Fig. 309 u. 310), die Dotter- und die Nabelvenen und die CUVIER'schen Gänge (*dc*), welche das Blut aus den Rumpfwandungen sammeln. Mit der Entwicklung der Venen steht also die Ausbildung der Querfalte im engsten Zusammenhang, die sich zwischen den Venensinus des Herzens und den Magen einschibt und mit beiden, sowie mit dem ventralen Mesenterium zusammenhängt. Das Septum enthält (Fig. 310  $z + l$ ) caudalwärts reichliches, mit Blutgefäßen versehenes Bindegewebe, in welches während der Entwicklung der Leber das Netzwerk der Lebercylinder hineinwächst. In demselben Maasse, als dies geschieht, nimmt es an Dicke zu (Fig. 309  $Lb + Lbg$ ) und schliesst jetzt zwei verschiedene Anlagen ein, kopfwärts eine Substanzplatte, in welcher die CUVIER'schen Gänge und andere Venen zum Herzen verlaufen, das primäre Zwerchfell, caudalwärts die beiden Leberlappen, welche in die Leibeshöhle als Wülste vorspringen.



Durch das Septum transversum wird allmählich die Herzbeutelbrusthöhle von der Bauchhöhle fast vollständig geschieden bis auf zwei enge Canäle (Fig. 310 *brh*) (Brustfortsätze der Rumpfhöhle, *Hrs*), welche zu beiden Seiten des an der Wirbelsäule befestigten Darmrohrs eine Verbindung nach hinten herstellen. Die beiden Canäle (*brh*) nehmen die beiden Lungenanlagen (*lg*) auf, wenn sie aus der vorderen Wand des Darmrohrs hervorwachsen. Sie werden später zu den beiden Brust- oder Pleurahöhlen (*brh*), während der mit ihnen communicirende, grössere Raum (*hh*), in welchem sich das Herz entwickelt hat, zur Herzbeutelhöhle wird. Letztere nimmt die ganze Bauchseite des Embryo ein, die Brusthöhlen dagegen liegen ganz dorsalwärts an der hinteren Rumpfwand.

Die drei ursprünglich zusammenhängenden Räume trennen sich später von einander, zuerst wird der Herzbeutel selbständig. Den Anstoss dazu geben die CUVIER'schen Gänge (Fig. 310 *dc*). Ein Stück von ihnen verläuft vom Rücken her, wo es aus dem Zusammenfluss der Jugular- und Cardinalvenen entsteht, an der Seitenwand des Rumpfes nach abwärts zum Septum transversum (Fig. 310 *dc*); es drängt dabei das Brustfell in die Herzbeutelhöhle hinein und erzeugt auf diese Weise die Pleuropericardial- oder Herzbeutel-falte. Indem die Falte immer weiter nach innen vorgeschoben wird, verengt sie mehr und mehr die Communication zwischen Herzbeutelhöhle (*hh*), und den beiden Brusthöhlen (*brh*), schliesslich hebt sie dieselbe ganz auf, wenn sie mit ihrem freien Rande bis zu dem Mediastinum posterius, in welchem die Speiseröhre liegt, vorgewachsen ist und mit ihm verschmilzt. Durch diese Wanderung der CUVIER'schen Gänge erklärt sich auch die Lage der später von oben in den Herzvorhof mündenden, oberen Hohlvene, die sich vom CUVIER'schen Gange herleitet. Ursprünglich in der Seitenwand des Rumpfes gelegen, ist sie mit ihrem Endabschnitt später in das Mediastinum eingeschlossen.

Nach Abschluss des Herzbeutels hängen die engen, röhrenförmigen Brusthöhlen (Fig. 310 *brh*) noch eine Zeit lang nach hinten mit der Bauchhöhle zusammen. Die Lungenanlagen (*lg*) wachsen währenddem weiter in sie hinein und treffen schliesslich mit ihren Spitzen auf die obere Fläche der grösser gewordenen Leber. An diesen Stellen kommt es dann auch zum Verschluss. Von der seitlichen und hinteren Rumpfwand springen Falten vor (die Pfeiler Uskow's), verschmelzen mit dem Septum transversum und bilden so den Dorsaltheil des Zwerchfells. Am Zwerchfell kann man daher einen ventralen, älteren und einen dorsalen, jüngeren Abschnitt unterscheiden. Wenn, was zuweilen geschieht, die Verschmelzung unterbleibt, so ist die Folge davon eine Zwerchfellshernie, d. h. eine dauernde Verbindung der Bauch- und Brusthöhle vermittelt einer Bruchpforte, durch welche Darmschlingen in die Brusthöhle eintreten können.

Wenn sich der Abschluss der vier grossen, serösen Höhlen des Körpers gegen einander vollzogen hat, müssen die einzelnen Organe noch weitgehende Lageveränderungen erfahren, damit der fertige Zustand erreicht wird. Nimmt doch der Herzbeutel anfangs die ganze ventrale Seite der Brust ein und hängt in grosser Ausdehnung mit der vorderen Brustwand und mit der oberen Fläche des Zwerchfells zusammen. Ferner ist das Zwerchfell an seiner ganzen unteren Fläche

mit der Leber verbunden. Die Lungen liegen versteckt in engen Röhren am Rücken des Embryo.

Bei den Lageveränderungen kommen zwei Factoren in Betracht (Fig. 311). Mit der Ausdehnung der Lungen (*lg*) breiten sich die Brusthöhlen (*pl.p*) immer mehr ventralwärts aus und spalten dabei die Wand des Herzbeutels (*pc*) oder das Pericard einerseits von der seitlichen und vorderen Brustwand, andererseits auch von der Oberfläche des Zwerchfells ab. So wird das Herz (*ht*) mit seinem Beutel Schritt für Schritt nach der Medianebene verdrängt, wo es zusammen mit den grossen Gefässen (*ao*), mit der Speiseröhre (*al*) und der Luftröhre eine Scheidewand, das Mediastinum, zwischen der stark vergrösserten linken und rechten Brusthöhle bilden hilft. Der Herzbeutel grenzt dann nur noch in einem kleinen Bezirk nach vorn an die Brustwand (*st*) nach unten an das Zwerchfell an.

Der zweite Factor ist die Isolirung der Leber vom primären Zwerchfell, mit welchem sie zum Septum transversum vereint war.

Sie geschieht dadurch, dass am Rand der Leber das Bauchfell, welches anfangs nur ihre untere Fläche überzieht, auch auf die obere Fläche sich schlägt und sie vom primären Zwerchfell bis auf zwei Bänder, die sich zwischen beiden ausspannen, ablöst. Ein Zusammenhang erhält sich erstens in dem schon früher (S. 197) besprochenen Ligamentum suspensorium hepatis, und zweitens nahe der hinteren Rumpfwand in dem Kranzband (Lig. coronarium hepatis), welches in dem Abschnitt, der über den Bandapparat der Leber gehandelt hat (S. 197), unberücksichtigt bleiben musste.

Das Zwerchfell erhält schliesslich noch seine bleibende Beschaffenheit, indem von der Rumpfwand Muskeln, die Abkömmlinge zweier Halsmyotome (KOLLMANN), in die Bindegewebslamelle hineinwachsen und sie in zwei Blätter spalten, in die Pleura diaphragmatica und in den Bauchfellüberzug.

## B. Die ersten Entwicklungszustände der grossen Gefässe. Dotterkreislauf, Allantois- und Placentarkreislauf.

Zur Zeit, wo das Herz noch ein einfacher Schlauch ist, setzt es sich an beiden Enden in Blutgefässstämme fort, die sich gleichzeitig

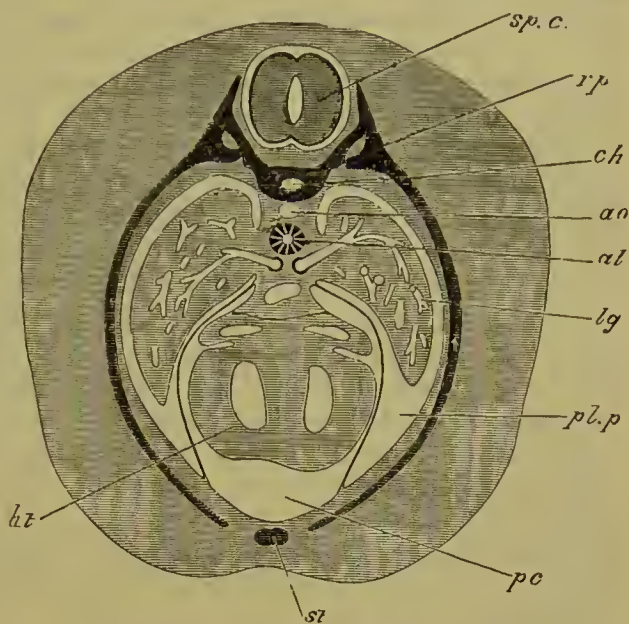


Fig. 311. Querschnitt durch einen älteren Kaninchen-Embryo, um die Umwachsung der Pericardialhöhle durch die Pleurahöhlen zu zeigen. Aus BALFOUR.

*ht* Herz, *pc* Herzbeutel oder Pericardialhöhle, *pl.p* Brust- oder Pleurahöhle, *lg* Lunge, *al* Darmrohr, *ao* Rückenaorta, *ch* Chorda, *rp* Rippe, *st* Brustbein, *sp.c* Rückenmark.



mit ihm angelegt haben. Das vordere oder arterielle Ende des Herzschlauchs verlängert sich in ein unpaares Gefäss, den *Truncus arteriosus*, der noch unterhalb der Kopfdarmhöhle nach vorn verläuft. Der *Truncus* theilt sich in der Gegend des ersten Schlundbogens in zwei Schenkel, welche von links und rechts her die Kopfdarmhöhle umfassen und zur Rückenfläche des Embryo im Bogen emporsteigen. Hier biegen sie um und verlaufen dann in der Längsachse des embryonalen Körpers bis zum Schwanzende nach rückwärts. Die beiden Gefässe sind die primitiven Aorten (Fig. 110 u. 116 *ao*); sie nehmen oberhalb des Darmdrüsenblattes, zu beiden Seiten der *Chorda dorsalis*, ihren Weg unter den Ursegmenten. Sie geben seitliche Aeste ab, unter denen sich bei den Amnioten die *Arteriae omphalo-mesentericae* durch bedeutendere Grösse auszeichnen. Diese begeben sich zum Dottersack und führen zum grössten Theil das Blut aus den beiden primitiven Aorten in den Gefässhof hinein, wo es den Dotterkreislauf durchmacht.

Beim Hühnchen, dessen Verhältnisse ich der Darstellung zu Grunde legen will (Fig. 117), verlassen die beiden Dotterarterien *R.Of.A*, *L.Of.A* die Aorten in einiger Entfernung von ihrem Schwanzende und treten zwischen Darmdrüsenblatt und visceralem Mittelblatt seitwärts aus der embryonalen Anlage in den hellen Fruchthof hinein, durchsetzen ihn und vertheilen sich im Gefässhof. Sie lösen sich hier in ein enges Netz von Gefässröhren auf, die, wie ein Durchschnitt (Fig. 116) zeigt, zwischen dem Darmdrüsenblatt und visceralen Mittelblatt im Mesenchym liegen und nach aussen gegen den Dotterhof durch ein grösseres Randgefäss (Fig. 117 *ST*), den *Sinus terminalis*, scharf abgegrenzt sind. Letzterer bildet einen überall geschlossenen Ring mit Ausnahme einer kleinen Stelle, die nach vorn und da gelegen ist, wo sich die vordere Amnionscheide entwickelt hat.

Aus dem Gefässhof sammelt sich das Blut in mehrere grössere Venenstämme, durch die es zum embryonalen Herzen zurückgeführt wird, in die *Venae vitellinae anteriores*, *laterales* und *posteriores*. Sie alle vereinigen sich in der Mitte des embryonalen Körpers jederseits zu einem unpaaren, starken Stamm, der *Vena omphalo-mesenterica* (*R.Of* u. *L.Of*), die in das hintere Ende des Herzens (*H*) eintritt.

In dem Gefässnetz beginnt beim Hühnchen bereits am 2. Brütage die Blutbewegung sichtbar zu werden. Zu dieser Zeit ist das Blut noch eine helle Flüssigkeit, die nur wenige geformte Bestandtheile besitzt. Denn die meisten Blutkörperchen liegen jetzt noch haufenweise an den Wandungen der Röhren, wo sie die schon früher erwähnten Blutinseln (Fig. 114) bilden, welche das roth gesprenkelte Aussehen des Gefässhofs veranlassen. Die Herzcontractionen, durch welche das Blut in Bewegung gesetzt wird, sind am Beginn erst langsam, werden dann rascher und rascher. Ihr Mittel beträgt dann nach PREYER 130—150 Schläge in der Minute. Auch ist die Frequenz von äusseren Einflüssen sehr abhängig; sie steigt bei Erhöhung der Bebrütungstemperatur und sinkt bei jeder Abkühlung, also auch, wenn das Ei zur Beobachtung geöffnet wird. Zur Zeit, wo das Herz zu pulsiren beginnt, sind in dem Myocard noch keine Muskelfibrillen nachzuweisen; es ergibt sich hieraus die interessante Thatsache, dass rein protoplasmatische, noch nicht differenzirte Zellen in

regelmässigem Rhythmus wiederkehrende, kräftige Contractionen auszuführen im Stande sind.

Der Dotterkreislauf hat eine doppelte Aufgabe. Einmal dient er dazu, das Blut mit Sauerstoff zu versorgen, wozu Gelegenheit geboten ist, da sich das ganze Gefässnetz oberflächlich ausbreitet. Zweitens dient er dazu, dem Embryo ernährende Substanzen zuzuführen. Unter dem Darmdrüsenblatt werden die Dotterelemente verflüssigt und in die Blutgefässe aufgenommen, durch welche sie den in Theilung begriffenen Zellen zur Nahrung zugeführt werden.

Mit dem Dottergefässsystem des Hühnchens stimmt das der Säugethiere im Allgemeinen überein und unterscheidet sich von ihm nur in einigen nebensächlichen Punkten, welche nicht besprochen zu werden verdienen. Doch drängt sich wohl die Frage auf: Welche Bedeutung hat ein Dotterkreislauf bei den Säugethieren (Fig. 130 *ds*), bei denen das Ei nur mit wenig Dottermaterial ausgestattet ist?

Hier ist Zweierlei im Auge zu behalten, erstens, dass ursprünglich wohl die Eier der Säugethiere mit einem reicheren Dottermaterial gleich den Eiern der Reptilien ausgestattet waren (vergl. S. 132), und zweitens, dass die nach dem Furchungsprocess entstehende Keimblase sich sehr ausdehnt und dass sie in ihrem Innern mit einer sehr eiweissreichen Flüssigkeit erfüllt ist, die von den Wandungen der Gebärmutter geliefert wird. Aus ihr werden die Dottergefässe wohl ebenfalls Nahrungsstoffe aufnehmen und dem Embryo zuführen, bis für eine andere ergiebigere Ernährung durch den Mutterkuchen oder die Placenta gesorgt ist.

Ausser den Dottergefässen entsteht bei den höheren Wirbelthieren noch ein zweites Gefässsystem, welches sich ausserhalb des Embryo in den Eihäuten ausbreitet und eine Zeit lang die übrigen Gefässe des Körpers durch seine Mächtigkeit übertrifft. Es dient dem Allantoiskreislauf der Vögel und Reptilien, dem Placentarkreislauf der Säugethiere.

Wenn sich beim Hühnchen der Harnsack (Fig. 124 u. 125 *al*) an der vorderen Wandung der Beckendarmhöhle hervorstülpt und als eine immer grösser werdende Blase bald aus der Leibeshöhle heraus durch den Hautnabel in das Keimblasencöloin zwischen die seröse Hülle und den Dottersack hineinwächst, dann treten auch in seiner Wand zwei Blutgefässe auf, die vom Ende der beiden primitiven Aorten hervorwachsen: die Nabelgefässe (*Arteriae umbilicales*). Aus dem dichten Capillarnetz, in welches sie sich aufgelöst haben, sammelt sich das Blut wieder in den beiden Nabelvenen (*Venae umbilicales*), die, am Nabel angelangt, sich zu den beiden CUVIER'schen Gängen (siehe S. 348) begeben und ihr Blut in dieselben nahe an ihrer Einmündung in den Venensinus ergiessen. Bald verkümmert das Endstück der rechten Vene, während die linke ihre Seitenäste aufnimmt und sich in demselben Maasse zu einem ansehnlicheren Stamm entwickelt. Sie verliert jetzt auch ihre ursprüngliche Einmündung in den CUVIER'schen Gang, da sie mit der linken Lebervene (*Vena hepatica revehens*) eine Anastomose eingeht, die immer stärker wird und schliesslich den ganzen Blutstrom aufnimmt. Mit der linken Lebervene zusammen mündet dann die linke Umbilicalvene am hinteren Leberrand direct in den Venensinus ein (HOCHSTETTER).

Nabel- und Dottervene ändern während der Entwicklung ihren



Durchmesser in entgegengesetzter Richtung: während der Dotterkreislauf gut ausgebildet ist, sind die Nabelvenen unscheinbare Stämmchen: später aber vergrössern sie sich mit der Zunahme des Harnsackes, während die Venae omphalo-mesentericae sich in demselben Maasse zurückbilden, als der Dottersack durch Aufsaugung des Dotters kleiner wird und an Bedeutung verliert.

Was den Zweck des Umbilicalkreislaufes angeht, so dient er bei den Reptilien und den Vögeln dem Athmungsprocess. Es schmiegt sich nämlich der Harnsack, wenn er grösser geworden ist, z. B. beim Hühnchen, dicht der serösen Hülle an, breitet sich nahe der Luftkammer und unter der Schale aus, so dass das in ihm circulirende Blut mit der atmosphärischen Luft in Gasaustausch treten kann. Seine Bedeutung für die Athmung im Ei verliert er erst von dem Augenblick, wo das Hühnchen mit dem Schnabel die Eihüllen durchstösst und nun die Luft aus der Luftkammer direct einathmet. Denn jetzt ändern sich die Circulationsverhältnisse im ganzen Körper, da mit dem Eintritt des Athmungsprocesses die Lunge ein grösseres Blutquantum aufzunehmen im Stande ist, was eine Verkümmern der Nabelgefässe zur Folge hat. (Vergl. auch S. 129.)

Eine noch wichtigere Rolle spielt der Umbilical- oder Placentarkreislauf bei den Säugethieren. Denn hier leiten die beiden Nabelarterien das Blut zu der Placenta oder dem Mutterkuchen. Nachdem sich in diesen Organen das Blut mit Sauerstoff und ernährenden Substanzen beladen hat, fliesst es anfangs durch zwei, später durch eine Nabelvene zum Herzen wieder zurück (S. 353).

### C. Die Umwandlungen im Bereiche des Arteriensystems.

Die grossen Gefässe, die am Anfang der Entwicklung angelegt werden, sind von denen des ausgebildeten Thieres oft sehr verschieden, sie haben mannigfache Umwandlungen durchzumachen, von welchen

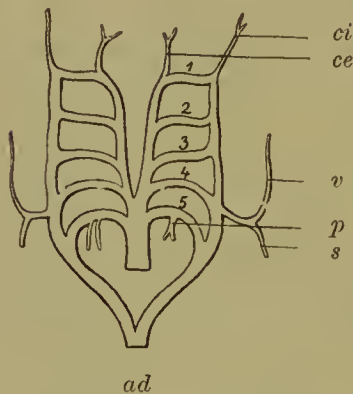


Fig. 312. Schema der Anordnung der Schlundbogengefässe von einem Embryo eines amnioten Wirbelthieres.

1—5 erster bis fünfter Aortenbogen, *ad* Aorta dorsalis, *ci* Carotis interna, *ce* Carotis externa, *v* Vertebralis, *s* Subclavia, *p* Pulmonalis.

diejenigen besonderes Interesse beanspruchen, welche sich an den grossen Arterienstämmen in der Nähe des Herzens, an den Aortenbögen abspielen. Bei allen Wirbelthieren nämlich entstehen zur Seite des Halses, wo sich die Kiemenspalten und Visceralbögen gebildet haben, im Verlaufe der letzteren auch grössere Gefässe, deren Zahl sich nach neueren Untersuchungen auf sechs beläuft (Fig. 312 1—5). Ihren Ursprung nehmen sie von dem unterhalb des Schlunddarms verlaufenden Truncus arteriosus (Fig. 312 u. 313), ziehen dann den Schlundbogen entlang zur Rückenfläche des Embryo empor und verbinden sich hier auf beiden Seiten der Wirbelsäule zu Längsgefässen, den beiden primitiven Aorten (Fig. 313 *ad*). Sie werden daher auch als die Aortenbögen, besser aber wohl als die Schlundbogengefässe bezeichnet. Bei den durch Kiemen athmenden Wirbel-

thieren gewinnen sie eine Bedeutung für den Athmungsprocess und verlieren frühzeitig ihre einfache Beschaffenheit. Aus ihrem ventralen Anfangsstück nehmen zahlreiche Seitenästchen ihren Ursprung und begeben sich zu den Kiemenblättchen, welche aus dem Schleimhautüberzug des Schlundbogens in grosser Anzahl entstanden sind; hier lösen sie sich in dichte Capillarnetze auf. Aus diesen sammelt sich das Blut wieder in Venenstämmchen, die in das obere Ende des Schlundbogengefässes einmünden. Je stärker die ventralen und dorsalen Seitenäste werden, um so mehr wird das Schlundbogengefäss in seinem mittleren Theil unscheinbar. Dann hat es sich aufgelöst in ein Anfangsstück, die Kiemenarterie, die sich in zahlreichen Aesten zu den Kiemenblättchen begibt und in ein Capillarnetz übergeht, und in ein oberes Stück, die Kiemenvene, welche das Blut wieder aufnimmt.

Da sich nun bei den Amnioten keine Kiemenblättchen entwickeln, kommt es bei ihnen auch nicht zur Bildung von Kiemenarterien und Venen, sondern es behalten die Schlundbogengefässe ihre ursprünglich einfache Beschaffenheit. Sie sind aber zum Theil nur von kurzem Bestand; bald erleiden sie dadurch, dass grössere Strecken vollständig zurückgebildet werden, tiefgreifende Metamorphosen, die sich bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren in etwas verschiedener Weise vollziehen. Hier soll nur eine Darstellung vom Menschen gegeben werden.

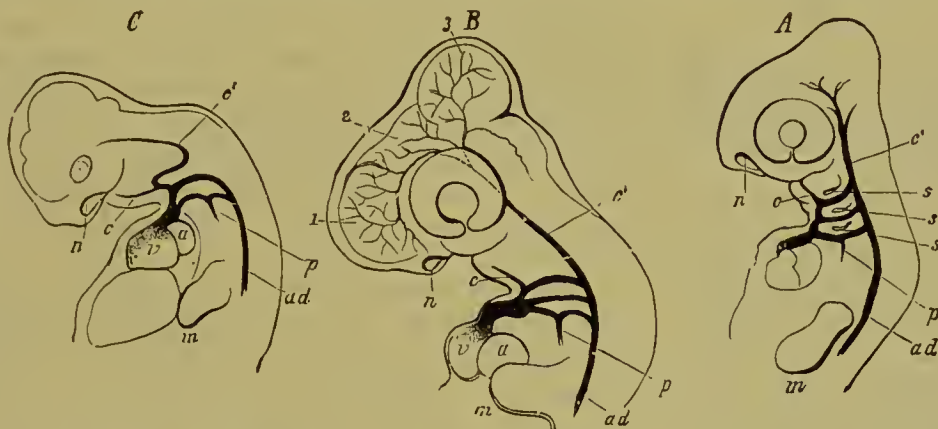


Fig. 313. Entwicklung der grossen Arterienstämme, dargestellt an Embryonen *A* einer Eidechse, *B* des Hühnchens, *C* des Schweines. Nach RATHKE.

Bei allen sind die beiden ersten Aortenbogen verschwunden. In *A* und *B* bestehen der dritte, vierte und fünfte noch vollständig, in *C* sind nur die beiden letzten noch vollständig.

*p* Lungenarterie, aus dem fünften Bogen entspringend, aber durch einen Ductus Botalli noch mit der Rückenarterie verbunden, *c*, *c'* äussere, innere Carotis, *ad* Rückenarterie, *a* Vorhof, *v* Ventrikel, *n* Nasengrube, *m* Anlage der Vordergliedmaasse.

Schon bei menschlichen Embryonen, die wenige Millimeter lang sind, theilt sich der aus dem einfachen Herzschlauch hervorgehende Truncus arteriosus in der Nähe des ersten Visceralbogens in einen linken und einen rechten Ast, welche den Schlunddarm umfassen und oben in die beiden primitiven Aorten übergehen. Es ist das erste Paar der Schlundbogengefässe. An nur wenig älteren Embryonen nimmt ihre Anzahl rasch zu dadurch, dass neue Verbindungen zwischen dem ventralen Truncus arteriosus und den dorsalen primitiven Aorten entstehen. Bald kommt noch ein zweites, ein drittes, ein viertes und schliesslich ein fünftes und sechstes Paar zum Vorschein in derselben



Reihenfolge, in der auch beim Menschen wie bei den übrigen Vertebraten die Schlundbogen hinter einander angelegt werden. Die fünf (resp. sechs) Paar Gefässbogen geben schon frühzeitig an die benachbarten Organe Seitenäste ab, unter welchen mehrere eine grössere Bedeutung gewinnen und zur Carotis externa und interna, zur Vertebralis und Subclavia, sowie zur Pulmonalis werden. Die Carotis externa (Fig. 312 *ce* u. 313 *e*) entspringt aus dem Anfang des ersten Schlundbogengefässes und wendet sich zur Ober- und Unterkiefergegend. Die Carotis interna (Fig. 312 *ci* u. 313 *c'*) entsteht ebenfalls aus ihm, aber weiter dorsalwärts dort, wo die Umbiegung in die Aortenwurzeln erfolgt; sie leitet das Blut zum embryonalen Gehirn und dem sich entwickelnden Augapfel (Arteria ophthalmica). Von der

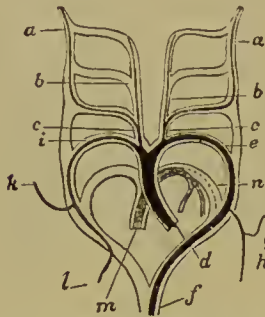


Fig. 314. Schematische Darstellung der Umwandlung der Schlundbogengefässe beim Säugethier. Nach RATHKE.

*a* Carotis interna, *b* Carotis externa, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der linken Seite, *f* Rückenaorta, *g* linke, *k* rechte Vertebralarterie, *h* linke, *i* rechte Subclavia (vierter Bogen der rechten Seite), *l* Fortsetzung der rechten Subclavia, *m* Lungenarterie, *n* Ductus Botalli derselben.

Wie die kurze Skizze zeigt, ist die Anlage der aus dem Herzen entspringenden Arterienstämme ursprünglich eine streng symmetrische. Frühzeitig aber treten Verkümmernungen einzelner Gefässstrecken bis zum vollständigen Schwund ein, wodurch die symmetrische allmählich in eine asymmetrische umgewandelt wird. Zur Veranschaulichung diene das nebenstehende Schema (Fig. 314) auf welchem die sich rückbildenden Strecken der Gefässbahn hell gelassen, die weiter functionirenden aber durch eine schwarze Linie markirt sind.

Zuerst verschwindet, schon mit dem Eintritt der Nackenbeuge, der erste und zweite Gefässbogen, die Verbindungsstrecke ausgenommen, durch welche das Blut zur Carotis externa (*b*) strömt. Der dritte Bogen (*c*) bleibt erhalten, verliert aber seinen Zusammenhang mit dem dorsalen Ende des vierten und leitet daher jetzt alles Blut nur nach dem Kopf in die Carotis interna (*a*) hinein, zu deren Anfangsstück er nunmehr geworden ist. Die Hauptrollen bei der Metamorphose übernehmen der vierte und der letzte (ursprünglich sechste) Bogen (Fig. 313 *C*). Sie übertreffen bald alle anderen Gefässe an Grösse, und da sie dem Herzen am nächsten liegen, werden sie zu seinen beiden Hauptarterien, zum Aortenbogen und zur Pulmonalis. Eine wichtige Veränderung vollzieht sich an ihrem Ursprung aus dem

dorsalen Strecke des vierten Gefässbogens (Fig. 312 *4*) wird ein Ast abgegeben, der sich bald in zwei Zweige spaltet, von denen sich einer kopfwärts zum verlängerten Mark und zum Gehirn begibt, die Arteria vertebralis (*v*), der andere (*s*) die obere Extremität versorgt (Arteria subclavia). Beide Arterien verändern im Laufe der Entwicklung ihr Caliberverhältniss. Bei jungen Embryonen ist die Vertebralis die weitaus bedeutendere, während die Subclavia nur einen kleinen, unscheinbaren Seitenzweig darstellt. Je mehr aber die obere Extremität an Grösse zunimmt, um so mehr bildet sich die Subclavia zum Hauptstamm aus, und sinkt die Vertebralis zum Rang eines Nebenastes herab. Vom letzten Bogen endlich sprossen kleine Zweige zu den sich entwickelnden Lungen hervor (Fig. 312 u. 313 *p*).

Wie die kurze Skizze zeigt, ist die Anlage der aus dem Herzen entspringenden Arterienstämme ursprünglich eine streng symmetrische. Frühzeitig aber treten Verkümmernungen einzelner Gefässstrecken bis zum vollständigen Schwund ein, wodurch die symmetrische allmählich in eine asymmetrische umgewandelt wird. Zur Veranschaulichung diene das nebenstehende Schema (Fig. 314) auf welchem die sich rückbildenden Strecken der Gefässbahn hell gelassen, die weiter functionirenden aber durch eine schwarze Linie markirt sind.

Truncus arteriosus, wenn er durch die schon früher erwähnte Entwicklung einer Scheidewand seiner Länge nach getheilt wird. Dann bleibt der vierte Bogen (Fig. 314 *e*) mit dem aus der linken Kammer entspringenden Stamm (*d*) in Verbindung und erhält nur von der linken Kammer das Blut zugeführt. Der letzte Bogen (*n*) dagegen bildet die Fortsetzung der aus der rechten Kammer hervorgehenden Hälfte (*m*) des Truncus arteriosus. Somit hat sich die im Herzen angebahnte Scheidung in zwei getrennte Blutströme auch noch auf die nächstgelegenen Gefässe fortgesetzt, doch nur eine kleine Strecke weit; denn das vierte und letzte Paar der Gefässbögen (Fig. 313) ergiessen ihr Blut noch gemeinsam in die Aorta communis (*ad*), mit Ausnahme eines gewissen Quantums, das durch Nebenäste theils zum Kopf (*c, c'*) und zur Oberextremität, theils zu den noch kleinen Lungen strömt. Später indessen setzt sich der schon angebahnte Sonderungsprocess im peripheren Gefässgebiet noch weiter fort und führt schliesslich zur Entstehung eines vollständig getrennten, grossen und kleinen Blutkreislaufes. Das Ziel wird erreicht durch Verkümmern einzelner Gefässstrecken und Zunahme anderer.

Bald macht sich ein Uebergewicht der linksseitigen über die rechtsseitigen Gefässbögen bemerkbar (Fig. 314), die immer unscheinbarer werden, schliesslich streckenweise vollständig verkümmern und sich bloss insoweit erhalten, als sie das Blut in Seitenäste führen, welche zum Kopf, zu den oberen Extremitäten und den Lungen gehen. Vom rechten Aortenbogen bleibt mithin bloss die Strecke erhalten, welche die rechte Carotis communis (*c*) und die rechte Subclavia (*i + l*) abgibt. Wir bezeichnen sein Anfangsstück als die Arteria anonyma brachiocephalica. Somit wäre jetzt das bleibende Verhältniss hergestellt. Der Rest des rechten vierten Gefässbogens erscheint nur noch als ein Seitenast der Aorta (*e*), die auf der linken Körperhälfte einen Bogen bildet und hier als weitere Seitenäste die Carotis communis sin. (*c*) und Subclavia sin. (*h*) entsendet. Vom letzten (sechsten) Gefässbogen bildet sich der rechte Theil ebenfalls zurück bis auf die Strecke, welche das Blut zum rechten Lungenflügel führt. Auf der linken Körperseite dagegen erhält sich der Pulmonalbogen noch längere Zeit und lässt hier einerseits das Blut zum linken Lungenflügel, andererseits durch den Ductus arteriosus Botalli (*n*) in die Aorta strömen. Nach der Geburt bildet sich der BOTALLI'sche Gang gleichfalls zurück in Zusammenhang mit der Lungenathmung. Denn wenn sich die Lungen mit den ersten Athemzügen ausweiten, sind sie im Stande, eine grössere Quantität Blut in sich aufzunehmen. Die Folge ist, dass in den Ductus Botalli kein Blut mehr einströmt, und dass er sich in einen Bindegewebsstrang umwandelt, welcher eine Verbindung zwischen der Aorta und der Pulmonalis herstellt.

Ausser den namhaft gemachten Rückbildungen vollziehen sich gleichzeitig noch Lageveränderungen an den grossen, vom Herzen entspringenden Gefässstämmen. Sie rücken zugleich mit dem Herzen aus der Halsgegend in die Brusthöhle herab. Hieraus erklärt sich der eigenthümliche Verlauf des Nervus laryngeus inf. oder recurrens. Zur Zeit, wo der vierte Gefässbogen noch vorn in seinem Bildungsgebiet am vierten Visceralbogen gelegen ist, gibt der Vagus an den Kehlkopf ein kleines Aestchen ab, welches, um zu seinem Endbezirk zu gelangen, von unten her den Gefässbogen umfasst. Wenn nun dieser nach ab-



wärts wandert, so muss durch ihn der Nervus laryngeus bis in die Brusthöhle mit herabgezogen werden und eine Schlinge bilden, deren einer Schenkel sich beim Eintritt in die Brusthöhle vom Stamm des Vagus abtrennt, auf der linken Seite um den Aortenbogen, auf der rechten Seite um die Subclavia sich herumschlägt und in den zweiten Schenkel übergeht, welcher eine rückläufige Bewegung nach oben bis zu seinem Innervationsgebiet durchmacht.

Was andere grössere Arterien anbetrifft, so gibt die Aorta frühzeitig als Seitenäste die unpaare *A. mesenterica sup.* und *mesenterica inferior* zum Darmcanal ab, ferner nahe ihrem hinteren Ende die beiden ansehnlichen Nabelgefässe (*Arteriae umbilicales*). Diese verlaufen von der hinteren Wand des Rumpfes an der Seite der Beckenhöhle nach vorn zur Allantois, die sich später in Harnblase und Urachus sondert, biegen hier um und ziehen zu beiden Seiten der Allantois in der Bauchwand zum Nabel, treten in die Nabelschnur ein und lösen sich in der Placenta in ein Capillarnetz auf, aus welchem sich das Blut wieder in der Nabelvene (*Vena umbilicalis*) sammelt. Während ihres Verlaufes in der Beckenhöhle geben die Nabelarterien anfangs unscheinbare Seitenäste ab, die *Iliacae internae* zu den Beckeneingeweiden, die *Iliacae externae* zu den als kleine Höcker am Rumpfe hervorsprossenden Extremitäten. Je mehr diese bei älteren Embryonen an Grösse zunehmen, um so ansehnlichere Gefässe werden die *Iliacae externae* und die ihre Fortsetzung bildenden *Femorales*.

Nach Abgabe der beiden Nabelarterien ist die Aorta schwächer geworden und erstreckt sich nun noch als ein unscheinbares Gefäss, als *Aorta caudalis* oder *Sacralis media* bis zum Ende der Wirbelsäule.

Mit der Geburt tritt auch in diesem Abschnitt des Arteriensystems noch eine wichtige Veränderung ein. Mit der Ablösung der Nabelschnur können die Nabelarterien kein Blut mehr in sich aufnehmen, sie veröden daher mit Ausnahme ihres Anfangsstückes, welches die *Arteria iliaca interna* und *externa* als Seitenzweige abgegeben hat und nun als *A. iliaca communis* bezeichnet wird. Aus den sich rückbildenden Gefässbahnen aber gehen zwei Bindegewebsstränge hervor, die seitlichen Blasenabelbänder (*Ligamenta vesico-umbilicalia lateralia*), welche links und rechts von der Blase zum Nabel ziehen.

#### D. Umwandlung im Bereiche des Venensystems.

Wie die grossen Arterien, werden ursprünglich auch alle Hauptstämme des Venensystems, mit Ausnahme der unteren Hohlvene, paarig und symmetrisch angelegt. Dies gilt sowohl für die Stämme, welche das Blut aus den Rumpfwandungen und vom Kopfe aufnehmen, als auch für die Venen des Darmrohrs und der aus ihm entstandenen embryonalen Anhänge.

Was zunächst die Rumpfvnen betrifft, so sammelt sich das venöse Blut am Kopfe in den beiden Jugularvenen (Fig. 310 *vj* und Fig. 315 *je, ji*), welche dorsal von den Schlundspalten nach abwärts ziehen und sich in der Gegend des Herzens mit den Cardinalvenen verbinden (Fig. 310 *vca* und Fig. 315 *ca*). Diese steigen in entgegengesetzter Richtung von unten nach oben in der hinteren Rumpfwand empor und nehmen das Blut besonders aus den Urnieren in sich auf. Aus dem Zusammenfluss beider Venen entstehen die

CUVIER'schen Gänge (Fig. 310, 315 *dc*), aus denen sich später die beiden oberen Hohlvenen entwickeln. Eine derartige symmetrische Anordnung zeigt das Rumpfvienensystem zeitlebens bei den Fischen. Die CUVIER'schen Gänge liegen auf den frühesten Stadien eine Strecke weit in der Seitenwand der Herzbeutelbrusthöhle, wo sie vom Rücken zur Vorderwand des Rumpfes herabziehen (Fig. 310); von hier treten sie in das Septum transversum ein, welches einen Sammelpunkt für alle in das Herz einmündenden Venenstämme darstellt. In ihm gesellen sich zu den CUVIER'schen Gängen auch noch die Eingeweidevenen hinzu (Fig. 309 *V.om* u. *Vu* und Fig. 310 *dv* u. *nv*), die paarigen Dotter- und Nabelvenen, und verbinden sich unter einander zu dem gemeinsamen Venensinus, der schon bei der Entwicklung des Herzens (S. 333) erwähnt wurde und unmittelbar zwischen Vorhof und Septum transversum gelegen ist.

Die beiden Dottervenen (*V. omphalomesentericae*) führen das Blut aus dem Dottersack zurück; sie sind die beiden ältesten und stärksten Venenstämme des Körpers, werden aber in demselben Maasse unscheinbarer, als der Dottersack zum Nabelbläschen einschrumpft. Sie laufen nahe bei einander am Darmrohr entlang und kommen seitlich von Duodenum und Magen zu liegen, wo sie schon frühzeitig durch quere Anastomosen verbunden werden. Auch die Nabelvenen (*V. umbilicales*) sind ursprünglich doppelt. Anfangs sehr klein, werden sie später im Gegensatz zu den Dottervenen immer ansehnlicher, je bedeutender sich die Placenta entwickelt, aus welcher sie das Blut zum Embryo zurückleiten. Im embryonalen Körper finden sich die Nabelvenen am Beginn ihres Auftretens in die seitliche Bauchwand (Fig. 309 *Vu*) eingebettet, in welcher sie ebenfalls zu dem Septum transversum und dem Venensinus (*sr*) hinziehen.

Später als alle paarigen Stämme wird die untere Hohlvene angelegt (Fig. 315 *ci*). Sie tritt von Anfang an als ein unscheinbares, unpaares Gefäß rechterseits von der Aorta im Gewebe zwischen beiden Urnieren auf und verbindet sich caudalwärts mit den Cardinalvenen durch Anastomosen. Am Herzen mündet sie in den Venensinus.

An der kurz beschriebenen Urform des Venensystems (Fig. 315) vollziehen sich später beim Menschen besonders drei Umwandlungen: 1) Die Venen münden statt in den Venensinus direct in den Herzvorhof. 2) Die symmetrische Anordnung im Gebiet der CUVIER'schen Gänge, der Jugular- und Cardinalvenen, macht einer asymmetrischen Anordnung Platz unter Verkümmern einiger Hauptstämme. 3) Mit der Entwicklung der Leber bildet sich ein Pfortaderkreislauf aus.

Die erstgenannte Umwandlung geht so vor sich, dass der Venensinus selbst in den Vorhof mit aufgenommen wird; er liefert den glatten Bezirk der Vorhofswand, welcher der Kammmuskeln entbehrt (*Hrs*). In ihm finden sich die getrennten Mündungen der CUVIER'schen Gänge, der späteren oberen Hohlvenen und eine besondere Mündung für die von unten kommenden Eingeweidevenen (für die spätere *V. cava inferior*).

Die Umwandlungen im Gebiet der CUVIER'schen Gänge beginnen mit einer Veränderung ihrer Lage. Ihr Verlauf von oben nach unten wird ein steilerer. Dabei treten sie ebenso, wie der Venensinus, aus dem Niveau des Septum transversum und der seitlichen Rumpfwand nach innen hervor und heben die sie überziehende, seröse Membran als eine sichelförmige Falte empor, die zur Bildung des Herzbeutels



beiträgt und schon früher als Pleuropericardialfalte beschrieben wurde. Indem diese mit dem Mediastinum verwächst, gerathen die CUVIER'schen Gänge aus der Rumpfwand in das Mediastinum hinein und kommen in der Medianebene näher an einander zu liegen. Unter ihren Zuflussbahnen gewinnen die Jugularvenen immer mehr die Oberhand über die Cardinalvenen aus einer dreifachen Ursache (Fig. 316). Einmal eilt der obere Körperabschnitt und namentlich das Gehirn im Wachstum dem unteren Körperabschnitt weit voraus, und zweitens erwächst in diesem den Cardinalvenen eine Concurrenz in der unteren Hohlvene, welche an ihrer Stelle die Ableitung des Blutes übernimmt. Drittens münden, wenn sich die vorderen Gliedmaassen anlegen, noch die *V. subclaviae* (*s*) in die *V. jugulares* ein. In Folge dessen erscheint jetzt ihr unterer Abschnitt von der Einmündung der *V. subclavia* an als die unmittelbare Fortsetzung des CUVIER'schen Ganges und wird mit ihm zusammen als obere Hohlvene bezeichnet (Fig. 316 *csd*).

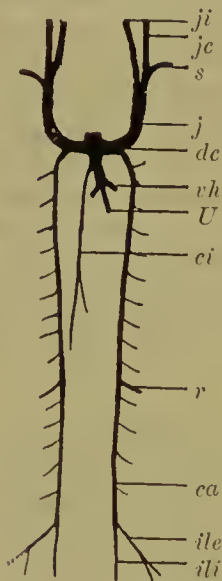


Fig. 315.

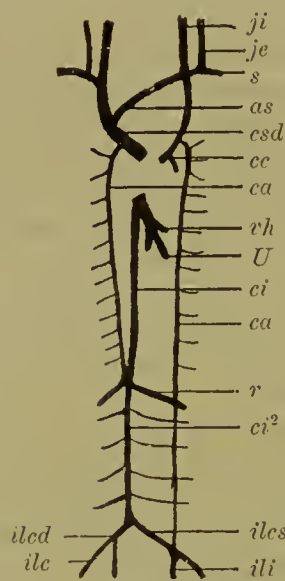


Fig. 316.

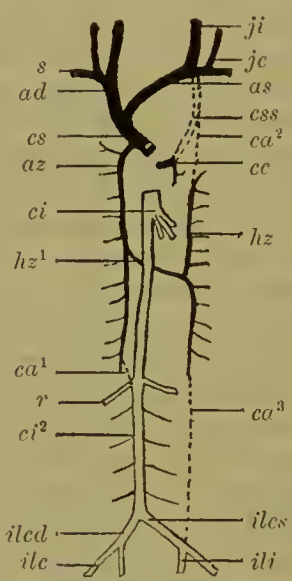


Fig. 317.

Fig. 315–317. Schema zur Entwicklung des Körpervenensystems.

*dc* Ductus Cuvieri, *jc*, *ji* Vena jugularis externa, interna, *s* V. subclavia, *vh* V. hepatica revehens, *U* V. umbilicalis, *ci* (*ci*<sup>2</sup>) V. cava inferior, *ca* (*ca*<sup>1</sup>, *ca*<sup>2</sup>, *ca*<sup>3</sup>) V. cardinalis, *ilcd*, *ilcs* V. iliaca communis dextra und sinistra, *ad*, *as* V. anonyma brachiocephalica dextra und sinistra, *cs* V. cava superior, *css* verkümmertes Stück der V. cava superior sinistra, *cc* V. coronaria cordis, *az* V. azygos, *hz* (*hz*<sup>1</sup>) V. hemiazygos, *ile* V. iliaca externa, *ili* V. iliaca interna, *r* V. renalis.

Zwischen linker und rechter Seite besteht in der Verlaufsrichtung der oberen Hohlvenen ein Unterschied, welcher für die sich beim Menschen ausbildende Asymmetrie die Veranlassung wird. Während die rechte obere Hohlvene (Fig. 316 *csd*) mehr gerade von oben nach unten zum Herzen herabsteigt, muss die linke (*C.css*) einen etwas längeren Weg beschreiben. Mit ihrem Endabschnitt krümmt sie sich von links nach rechts um die hintere Wand des Vorhofs, wo sie in die Kranzfurche eingebettet wird und noch das Blut aus den Kranzvenen (*cc*) des Herzens aufnimmt.

Bei den Reptilien, Vögeln und vielen Säugethieren erhält sich ein derartiges Stadium mit zwei oberen Hohlvenen dauernd, beim Menschen besteht es nur in den ersten Monaten. Dann kommt es zu einer

theilweisen Rückbildung der linken oberen Hohlvene. Eingeleitet wird die Rückbildung dadurch, dass sich zwischen dem linken und rechten Stamme eine quere Anastomose (Fig. 316 *as*) ansbildet. Diese führt das Blut von der linken auf die rechte Seite herüber, wo die Bedingungen für den Rückfluss des Blutes zum Herzen günstigere sind. In Folge dessen wird der Endabschnitt der rechten Hohlvene bedeutend stärker, der Endabschnitt der linken dagegen im demselben Grade schwächer. Schliesslich tritt hier eine vollständige Verödung der Blutbahn ein (Fig. 317 *ess*) bis auf den in der Kranzfurche eingeschlossenen Theil (*cc*). Letzterer erhält sich offen, da ihm die Herzvenen Blut zuführen, und wird jetzt als Sinus coronarius unterschieden.

Ein in mancher Beziehung ähnlicher Vorgang wiederholt sich bei den Cardinalvenen (Fig. 315 *ca*). Dieselben sammeln das Blut aus den Urnieren und der hinteren Rumpfwand, aus der Beckenhöhle und aus den hinteren Extremitäten. Aus der Beckenhöhle nehmen sie die *V. hypogastricae (ili)* und von den Extremitäten die *V. iliacae externae (ile)* und ihre Fortsetzung, die *V. crurales*, auf. Auf diese Weise sind die Cardinalvenen ursprünglich, wie bei den Fischen, die Hauptsammelstämme der unteren Rumpfhälfte. In der Folgezeit aber verlieren sie an Bedeutung, indem an ihrer Stelle die untere Hohlvene zum Hauptsammelstamm wird. An dieser hat man zwei Strecken zu unterscheiden, welche ihrem Ursprung nach verschieden sind, eine kürzere, vordere, und eine längere, hintere. Erstere tritt, wie schon erwähnt, als ein unscheinbares Gefäss rechterseits von der Aorta im Gewebe zwischen beiden Urnieren auf (Fig. 315, 316 *ci*), letztere dagegen entwickelt sich später aus dem hinteren Abschnitt der rechten Cardinalvene (Fig. 316 *ci*<sup>2</sup>). Es verbindet sich nämlich der vorn selbstständig entstandene Theil der unteren Hohlvene bald nach seiner Anlage in der Gegend der Vena renalis (*r*) durch Queräste mit den beiden Cardinalvenen. In Folge dieses vergrösserten Zuflussgebietes nimmt er bald an Weite bedeutend zu, und da er günstigere Bedingungen für die Ableitung des Blutes aus der unteren Körperhälfte als der obere Abschnitt der Cardinalvenen darbietet, wird er endlich die Hauptbahn.

Wenn das bis jetzt beschriebene Stadium zum bleibenden Zustand würde (Fig. 316), so würden wir eine untere Hohlvene erhalten, die in der Gegend der Nierenvenen (*r*) sich in zwei Parallelstämme gabelt, die zu beiden Seiten der Aorta zum Becken herabsteigen. Wie bekannt, finden sich solche Fälle unter den Varietäten des Venensystems; sie lassen sich von dem eben beschriebenen Entwicklungsstadium als Hemmungsbildungen herleiten. Sie kommen aber nur selten zur Beobachtung; denn beim normalen Verlauf der Entwicklung bildet sich frühzeitig eine Asymmetrie zwischen den unteren Abschnitten der beiden Cardinalvenen aus, von dem Augenblick, wo diese sich mit der Anfangsbahn der unteren Hohlvene durch Anastomosen verbunden haben. Der rechte Abschnitt erhält nämlich das Uebergewicht, erweitert sich und bleibt schliesslich allein bestehen (Fig. 316 u. 317), während der linke im Wachsthum zurückbleibt und eingeht. Es erklärt sich dies aus zwei Verhältnissen. Einmal liegt die rechte Cardinalvene (*ci*<sup>2</sup>) mehr in der directen Verlängerung der unteren Hohlvene, als es bei der linken der Fall ist, und findet sich auf diese Weise unter günstigeren Bedingungen; zweitens bildet sich in der Beckengegend



zwischen beiden Cardinalvenen eine Anastomose aus (*ilcs*), welche das Blut der linken V. hypogastrica und der linken V. iliaca externa und cruralis auf die rechte Seite überleitet. Durch diese Anastomose, welche zur Vena iliaca communis sinistra wird, wird das zwischen Nierenvene und Becken gelegene Stück der linken Cardinalvene (Fig. 317 *ca*<sup>3</sup>) ausser Function gesetzt und verfällt mit der Rückbildung der Urniere gleichfalls dem Untergang. Die rechte Cardinalvene ist nun eine Strecke weit zur directen Fortsetzung der unteren Hohlvene geworden, und zwar liefert sie den Abschnitt derselben, welcher zwischen der Nierenvene und der Theilung in die Venae iliacae communes gelegen ist (Fig. 316 u. 317 *ci*<sup>2</sup>).

Während der Bauchtheil der linken Cardinalvene (Fig. 317 *ca*<sup>3</sup>) eingeht und der entsprechende Abschnitt von der rechten Cardinalvene das untere Stück der unteren Hohlvene (*ci*<sup>2</sup>) liefert, bleiben ihre Brusttheile in reducirter Form bestehen; denn sie nehmen aus den Intercostalräumen das Blut auf (Fig. 316 *ca*). Hier ist jetzt noch eine letzte Metamorphose nachzutragen, durch welche ebenfalls eine Asymmetrie zwischen beiden Körperhälften herbeigeführt wird. Im Brusttheil des Körpers werden die ursprünglichen Circulationsverhältnisse durch die Rückbildung der linken, oberen Hohlvene verändert (Fig. 317 *css*). Der directe Abfluss der linken Cardinalvene zum Vorhof wird erschwert und hört schliesslich unter Rückbildung der als *ca*<sup>2</sup> bezeichneten Wegstrecke ganz auf. Währenddem nimmt eine Anastomose (*hz*<sup>1</sup>), die sich in querer Richtung vor der Wirbelsäule und hinter der Aorta zwischen den entsprechenden, beiderseitigen Gefässen gebildet hat, das Blut der linken Körperhälfte auf und leitet es auf die rechte über. Auf diese Weise wird der Brusttheil der linken Cardinalvene und ihre Anastomose zur linken V. hemiazygos (*hz* u. *hz*<sup>1</sup>), die rechte an Stärke überwiegende Cardinalvene wird zur V. azygos (*az*). Somit ist nach vielen Umwegen der bleibende Zustand im Bereich des Rumpfvienensystems mit seiner Asymmetrie und seinem Uebergewicht der Venenstämme in der rechten Körperhälfte erreicht.

Eine dritte Reihe von Umwandlungen, die wir jetzt noch in das Auge zu fassen haben, betrifft die Entwicklung eines Leberkreislaufs. Derselbe erhält sein Blut auf verschiedenen Stadien der Embryonalentwicklung aus wechselnden Quellen, eine Zeit lang aus den Dottervenen, während einer zweiten Periode aus der Nabelvene und nach der Geburt endlich wieder aus den Darmvenen, aus der Pfortader. Dieser dreifache Wechsel findet seine Erklärung in den Wachstumsverhältnissen der Leber, des Dottersacks und der Placenta. Solange die Leber klein ist, genügt das vom Dottersack kommende Blut zu ihrer Ernährung. Wenn sie sich dann aber in sehr beträchtlicher Weise vergrössert, während der Dottersack im Gegentheil verkümmert, müssen andere Blutbahnen, jetzt die Nabelvenen, Ersatz schaffen. Wenn schliesslich der Placentarkreislauf mit der Geburt aufhört, können die Venenstämme des Darmcanals, die mittlerweile sehr ansehnlich geworden sind, den Bedarf decken.

Wenn die Lebergänge aus dem Duodenum in das ventrale Darmgekröse und Septum transversum hineinwachsen und Sprossen treiben, umfassen sie die beiden am Darm verlaufenden Dottervenen, die an dieser Stelle durch ringförmige, das Duodenum umgebende Querana-

stomosen (Sinus annularis, His) zusammenhängen (Fig. 310 *dv*). Sie werden von ihnen durch Abgabe von Seitenzweigen mit Blut versorgt. Je mehr sich die Leber vergrößert, um so ansehnlicher werden die Seitenzweige (*V. hepaticae advehentes*) und lösen sich (Fig. 184) zwischen dem Netzwerk der Lebercylinder (*lc*) in ein Capillarnetz (*g*) auf, aus welchem sich am dorsalen Rande der Leber wieder stärkere, ableitende Gefässe (*V. hepaticae revehentes*) sammeln und das Blut in das am Vorhof einmündende Endstück der Dottervenen zurückführen. In Folge dessen wird die zwischen den *V. hepaticae advehentes* und *revehentes* gelegene Bahn der Dottervene immer unscheinbarer und verödet schliesslich ganz, indem alles Blut vom Dottersack für den Leberkreislauf verwendet wird. Es vollzieht sich hier im Grossen derselbe Process wie bei den kiemenathmenden Wirbelthieren an den Gefässen der Schlundbogen, die auch mit der Entstehung der Kiemenblättchen in Kiemenarterien, Kiemenvenen und ein dazwischen geschaltetes Capillarnetz aufgelöst werden.

Schon frühzeitig nehmen die zwei Nabelvenen am Leberkreislauf Theil. Sie verlaufen ursprünglich von der Nabelschnur an in der vorderen Bauchwand (Fig. 309 *Vu*), aus welcher sie Seitenzweige beziehen, und treten dann über der Leberanlage in den Venensinus (*Sr*). Sie schlagen somit einen ganz anderen Weg ein als später, wo sich das Endstück der Nabelvene unter der Leber vorfindet. Nach

His findet die Verlegung ihrer Bahn in folgender Weise statt: Die rechte Nabelvene verkümmert theilweise (wie auch beim Hühnchen, S. 343) und wird, soweit sie erhalten bleibt, zu einer Bauchdeckenvene. Die linke Nabelvene dagegen gibt am Septum transversum Anastomosen zu benachbarten Venen ab, von welchen

einesich unter der Leber zum Ringsinus der Dottervenen begibt und dadurch einen Theil des Placentarblutes in den Leberkreislauf überleitet. Da bei ihrem raschen Wachstum die Leber einer grossen Blutzufuhr bedarf, wird bald die Anastomose zur Hauptbahn und nimmt schliesslich unter Verkümmern der ursprünglichen Strecke alles Nabelvenenblut auf. Dieses circulirt, mit dem Blut des Dottersacks gemischt, in den von den Dottervenen aus entwickelten Bahnen, in den *V. hepaticae advehentes* und *revehentes* durch die Leber; es fliesst darauf in den Vorhof durch das Endstück der Dottervene. Letzteres nimmt auch die untere Hohlvene, welche zu dieser Zeit noch unscheinbar ist, in sich auf und kann daher schon jetzt, im Hinblick auf die fertigen Zustände, als Herzende der unteren Hohlvene bezeichnet werden.

Während einer kurzen Periode muss alles Placentarblut, um zum Herzen zu gelangen, erst den Leberkreis-

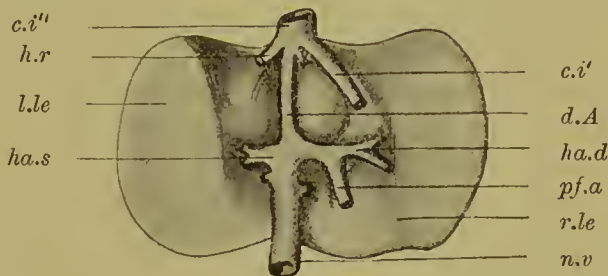


Fig. 318. Leber eines 8-monatlichen menschlichen Embryo, von der unteren Fläche gesehen. Aus GEGENBAUR.

*l.le* linker Leberlappen, *r.le* rechter Leberlappen, *n.v* Nabelvene, *d.A* Ductus venosus Arantii, *pfa* Pfortader, *ha.s*, *ha.d* Vena hepatica advehens sinistra und dextra, *h.r* Vena hepatica revehens, *c.i'* Cava inferior, *c.i''* Endstück der Cava inferior, welches die Venae hepaticae revehentes (*hr*) aufnimmt.



lauf durchmachen. Ein directer Abfluss zur unteren Hohlvene durch den Ductus venosus Arantii existirt noch nicht. Ein solcher aber wird von dem Moment an nothwendig werden, wo durch das Wachsthum des Embryo und der Placenta das Nabelvenenblut an Menge so zugenommen hat, dass der Leberkreislauf es nicht zu fassen vermag. Dann entwickelt sich aus Anastomosen eine directere Zweigbahn, der Ductus venosus Arantii (Fig. 318 *d.A*) zwischen Nabel- (*n.v*) und unterer Hohlvene (*c.i''*) an der unteren Fläche der Leber. Es tritt so das Verhältniss ein, welches bis zur Geburt bestehen bleibt: an der Leberpforte theilt sich das Placentarblut (*n.v*) in zwei Ströme. Der eine Strom geht direct durch den Ductus venosus Arantii (*d.A*) in die untere Hohlvene (*c.i''*), der andere Strom macht den Umweg durch die *V. hepaticae advehentes* (*ha.s* u. *ha.d*) in die Leber; er vermischt sich hier mit dem der Leber durch die Dottervene (*pf.a*) zugeführten Blut des Dottersacks und des inzwischen vergrößerten Darmcanals und gelangt schliesslich durch die *V. hepaticae revehentes* (*h.r*) gleichfalls in die untere Hohlvene (*c.i''*).

Ueber die Entwicklung der Pfortader ist jetzt noch Einiges nachzutragen. Sie ist in der Fig. 318 als ein unpaares Gefäss (*pf.a*) zu sehen. Sie mündet in die rechte zuführende Lebervene ein, bezieht ihre Ursprungswurzeln aus dem Gebiet des Darmcanals und führt von ihm das Venenblut in den rechten Leberlappen hinein. Ihre Entstehung leitet sich von den beiden primitiven Dottervenen her.

Nach der Darstellung von His verschmelzen die beiden Dottervenen auf der Strecke, wo sie dicht neben einander am Darmcanal hinlaufen; auf der Strecke dagegen, wo sie zur Leber treten und durch zwei ringförmige, das Duodenum umgreifende Anastomosen zusammenhängen, entsteht ein unpaarer Stamm dadurch, dass vom unteren Ring die rechte, vom oberen die linke Hälfte verkümmert. Die so entstandene Pfortader läuft daher erst links um das Duodenum nach hinten herum und kommt dann an seiner rechten Seite hervor. Sie bezieht ihr Blut theils von dem Dottersack, theils von dem Darmcanal durch die *V. mesenterica*. Die erste Quelle versiegt später mit der Rückbildung des Dottersacks, die andere aber wird immer ergiebiger mit der Vergrößerung des Darms, des Pankreas und der Milz und führt in den letzten Monaten der Schwangerschaft einen starken Strom der Leber zu.

Die Veränderungen, welche zur Zeit der Geburt noch eintreten, sind leicht zu verstehen (Fig. 318). Mit der Ablösung der Nachgeburt hört der Placentarkreislauf auf. Die Nabelvene (*n.v*) führt kein Blut mehr der Leber zu. Ihre Strecke vom Nabel bis zur Leberpforte verödet und geht in ein faseriges Band (das Ligamentum hepato-umbilicale oder *L. teres hepatis*) über. Desgleichen liefert der Ductus Arantii (*d.A*) das bekannte, in der linken Sagittalfurche eingeschlossene Band (Ligamentum venosum). Die linke und rechte Vena hepatica advehens (*ha.s* u. *ha.d*) erhalten nun wieder ihr Blut, wie es am ersten Anfang der Entwicklung der Fall war, vom Darmcanal durch die Pfortader (*pf.a*).

Nachdem wir mit den morphologischen Vorgängen im Einzelnen bekannt geworden sind, schliesse ich den Abschnitt über das Gefässsystem mit einer kurzen Skizze des embryonalen Blutkreislaufs vor der Geburt. Für ihn ist charakteristisch, dass noch keine

Scheidung in zwei gesonderte Kreisläufe, in den grossen oder Körperkreislauf und in den kleinen oder Lungenkreislauf, erfolgt ist, dass ferner in den meisten Gefässen weder rein arterielles noch rein venöses, sondern gemischtes Blut circulirt. Rein arterielles Blut enthält nur die von der Placenta herkommende Nabelvene, von der aus wir den Kreislauf verfolgen wollen.

An der Leber angelangt, theilt sich der Strom der Nabelvene in zwei Arme. Ein Strom geht direct durch den Ductus Arantii in die untere Hohlvene und mischt sich hier mit dem venösen Blut, welches von den hinteren Extremitäten und den Nieren zum Herzen zurückfliesst. Der andere Strom geht durch die Leber, wo sich ihm das venöse, vom Darm herrührende Blut der Pfortader zugesellt, und gelangt auf diesem Umweg durch die Venae hepaticae revehentes gleichfalls in die untere Hohlvene. Aus ihr fliesst das gemischte Blut in den rechten Vorhof, wird aber in Folge der Stellung der Eustachischen Klappe, und da das ovale Loch noch offen ist, durch dieses in den linken Vorhof zum grössten Theil übergeleitet. Der andere, kleinere Theil vermischt sich wieder mit dem venösen Blut, welches die obere Hohlvene vom Kopf, von den oberen Extremitäten und durch die V. azygos von den Rumpfwandungen gesammelt hat, und wird in die rechte Kammer, von hier in die Pulmonalis getrieben. Diese gibt einen Theil ihres stark venösen Blutes an die Lungen, den anderen Theil durch den Ductus Botalli an die Aorta ab, wo er sich dem aus der linken Kammer kommenden Strom, der mehr arteriell ist, hinzugesellt.

Das Blut der linken Kammer rührt besonders aus der unteren Hohlvene her, zum kleineren Theil aus den Lungen, welche ihr Blut, das zu dieser Zeit venös ist, in den linken Vorhof ergiessen. Es wird in den Aortenbogen getrieben und theils durch seine Seitenäste an den Kopf und die oberen Gliedmaassen (Carotis communis, Subclavia) abgegeben, theils nach abwärts in die Aorta descendens weitergeleitet, wo sich mit ihm der venösere Blutstrom aus dem BOTALLI'schen Gang von der rechten Herzkammer vereinigt. Das gemischte Blut wird an den Darmcanal und die unteren Gliedmaassen vertheilt, hauptsächlich aber gelangt es durch die beiden Nabelarterien in die Placenta, wo es wieder arteriell gemacht wird.

Wie die Skizze gezeigt hat, findet überall eine Vermischung verschiedener Blutarten statt; sie ist freilich in den einzelnen Monaten des embryonalen Lebens keine gleichmässige, da ja die einzelnen Organe ihre Grösse in ungleicher Weise verändern, und da namentlich die Lungen später mehr Blut aufzunehmen im Stande sind, da ferner das ovale Loch und der BOTALLI'sche Gang in den letzten Monaten enger werden. In Folge dieser Momente gelangt schon vor der Geburt weniger Blut aus der unteren Hohlvene in den linken Vorhof und ebenso weniger Blut aus der Pulmonalarterie in die absteigende Aorta, als es in früheren Monaten der Fall war. So wird allmählich gegen das Ende der Schwangerschaft eine Scheidung in ein linkes und ein rechtes Herz mit ihren getrennten Blutbahnen eingeleitet (HASSE). Vollständig aber wird sie fast mit einem Schlag erst in Folge der Geburt.

Grosse Veränderungen werden jetzt herbeigeführt durch den Eintritt der Lungenathmung und durch den Wegfall des Placentarkreislaufs. Beide Momente wirken zusammen dahin, dass der Blutdruck im linken Herzen erhöht, im rechten Herzen herabgesetzt wird.



Herabgesetzt wird der Blutdruck, da aus der Nabelvene kein Blut mehr in den rechten Vorhof einströmt und da die rechte Kammer an die sich ausweitende Lunge mehr Blut abgeben muss. In Folge dessen schliesst sich der BOTALLI'sche Gang (Fig. 314 *n*) und wird dann zum gleichnamigen Band (Ligamentum Botalli) umgewandelt. Da ferner aus der Lunge mehr Blut jetzt in den linken Vorhof strömt, steigt in diesem der Druck, und da er im rechten Vorhof gleichzeitig sinkt, kommt es in Folge der besonderen Klappenrichtungen zum Verschluss des ovalen Loches. Es legt sich nämlich die Valvula foraminis ovalis mit ihren Rändern an den Limbus Vieussenii fest an und verwächst mit ihm. Hierdurch und durch den Verschluss des BOTALLI'schen Ganges ist die vor der Geburt schon angebahnte Scheidung in einen grossen Körperkreislauf und einen kleinen Lungenkreislauf vollendet.

Am Schluss des Abschnittes über die Entwicklung des Blutgefässsystems sei noch mit wenigen Worten eines Organs gedacht, welches in der descriptiven Anatomie meist bei den Organen des Kreislaufs besprochen zu werden pflegt, — der Milz. Entwicklungsgeschichtlich ist über dieselbe nur wenig zu berichten. Bei menschlichen Embryonen von 7 mm Länge wurde ihre erste Anlage schon im Mesogastrium, in der Nähe des Magens, von HIS aufgefunden. Ueber die Abstammung des die Milzanlage bildenden Zellmaterials gehen die Angaben der einzelnen Forscher noch auseinander.

## II. Die Entwicklung des Skelets.

Mit Ausnahme der Chorda dorsalis, welche ihren Ursprung vom inneren Keimblatt herleitet, ist das Skelet der Wirbelthiere ein Product des Zwischenblattes, entstanden aus einer Reihe geweblicher Metamorphosen, über welche schon oben (S. 324) im Allgemeinen ein Ueberblick gegeben worden ist. Man unterscheidet an ihm zwei Haupttheile: 1) das Achsenskelet, welches wieder in dasjenige des Rumpfes und des Kopfes zerfällt, und 2) das Extremitätenskelet. Das erstere ist das ältere und ursprünglichere, wie es denn allen Wirbelthieren zukommt; das letztere ist erst später entwickelt und wird in den niederen Abtheilungen noch ganz vermisst (Amphioxus, Cyclostomen).

### A. Das Achsenskelet.

#### 1. Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein.

Die ursprüngliche Grundlage für das Achsenskelet aller Wirbelthiere ist die Rückensaite oder Chorda dorsalis, ein biegsames, stabförmiges Gebilde, das, in der Achse des Körpers unter dem Nervenrohr und oberhalb des Darmes und der Aorta gelegen, vom Vorderende der Mittelhirnbasis bis zum Ende des Schwanzes reicht. Indem hinsichtlich ihrer ersten Anlage auf frühere Abschnitte des Lehrbuchs (S. 66) verwiesen wird, sei hier auf die weitere Umbildung noch näher eingegangen. Von vornherein sei gleich hervorgehoben, dass die Chorda sich zu einem wirklich functionirenden, zur Stütze tauglichen Organ nur bei den niederen Wirbelthieren, bei dem Amphioxus, den Cyclostomen, Ganoiden, Selachiern und den Jugendformen der Teleostier

und Amphibien entwickelt. Bei ihnen grenzt sich der Streifen embryonaler Chordazellen, wenn er sich vom Darndrüsenblatt abgeschnürt hat, nach aussen durch Absonderung einer festen, homogenen Hülle, der Chordascheide, schärfer ab (Fig. 319 *cs*). Die Zellen vergrössern sich, indem sie Flüssigkeit in ihr Protoplasma aufnehmen, umhüllen sich mit derben Membranen und gewinnen so ganz das Aussehen von Pflanzenzellen. Nur unter der Chordascheide selbst (Fig. 319) bleiben die Zellen klein und protoplasmatisch und bilden eine besondere Schicht, das Chordae epithel, welches durch Vermehrung und Umwandlung seiner Elemente eine Zunahme der Chordasubstanz herbeiführt. Bei allen höheren Wirbelthieren (Reptilien, Vögeln, Säugern) beginnt die Chorda schon gleich nach ihrer ersten Anlage in einzelnen Abschnitten rudimentär und überhaupt als Stützgebilde ganz unbrauchbar zu werden.

Eine noch bedeutsamere Rolle in der Entwicklung des Achsenskelets als die Chorda spielt das Mesenchym in ihrer Umgebung. Wie ebenfalls schon früher dargestellt wurde (S. 107), bildet sich aus einem Theil der Ursegmente, dem Sklerotom (Fig. 112 *sk*, 202 *W*), ein Gallertgewebe, welches sich zwischen den Keimblättern und den aus ihnen sich anlegenden Organen ausbreitet. Es wächst um die Chorda herum und liefert ihr eine besondere Hülle, die skeletogene Chordascheide; von hier breitet es sich nach oben um das Nervenrohr aus und erzeugt eine Schicht, die sogen. häutigen Wirbelbögen.

Auch seitlich dehnt sich bei den Embryonen das Mesenchym aus, dringt in die Lücken zwischen die einzelnen Ursegmente hinein und wandelt sich in dünne Bindegewebsplatten, die Zwischenmuskelbänder (Fig. 199, 201 *li*) (Ligamenta intermuscularia), um, durch welche die Rumpfmusculatur in einzelne Muskelsegmente (*ms*) (Myomeren) zerlegt wird. An der vorderen und an der hinteren Fläche dieser Platten finden die Muskelfasern einen Ansatz und Stützpunkt (vergleiche Fig. 201 und den Text auf S. 213).

Das hier in seiner Ausbreitung beschriebene Mesenchymgerüst bildet die Grundlage, auf welcher sich die Wirbelsäule nebst ihren Anhangsgebilden entwickelt; daher es denn auch in passender Weise als skeletbildende Schicht oder mit einem noch älteren Namen als „häutige Wirbelsäule“ bezeichnet wird. Es erfährt sehr verschiedenartige Modificationen in den einzelnen Classen der Wirbelthiere und ruft so die verschiedenartigsten Formen des Achsenskelets hervor, über welche die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie, auf welche hiermit verwiesen wird, nähere Auskunft geben. Wir beschränken uns hier auf den Menschen und auf die Säugethiere. Wenn man bei diesen die Entwicklung des ursprünglich häutigen Gewebes in der Umgebung der Chorda und des Nervenrohrs weiter verfolgt, so sieht man, dass es nach einander zwei histologische Metamorphosen erfährt, dass es zunächst theilweise verknorpelt, und dass später die knorpeligen Stücke in Knochengewebe umgewandelt werden. Oder

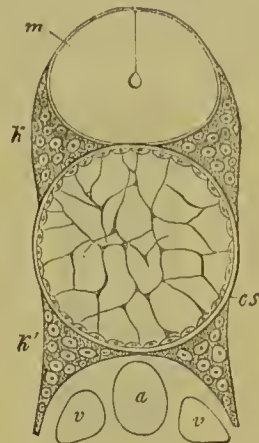


Fig. 319. Querschnitt durch die Wirbelsäule eines jungen Lachses. Nach GENBAUR.

*cs* Chordascheide, *k* Neuralbogen, *k'* Hämalbogen, *m* Rückenmark, *a* Rücken-aorta, *v* Cardinalvenen.



mit anderen Worten: die zuerst angelegte, häutige Wirbelsäule geht bald in eine knorpelige über, und diese wird wieder durch eine knöcherne ersetzt. Im Einzelnen vollzieht sich der Hergang in folgender Weise:

Beim Menschen beginnt der Verknorpelungsprocess am Anfang des 2. Monats. An einzelnen Stellen der die Chorda umhüllenden Gewebsmasse scheiden die Zellen eine knorpelige Grundsubstanz zwischen sich aus und rücken weiter aneinander, während auf anderen dazwischen gelegenen, kleineren Strecken das Gewebe seinen Charakter nicht verändert (Fig. 242, 264 u. 320). Auf diese Weise sondert sich

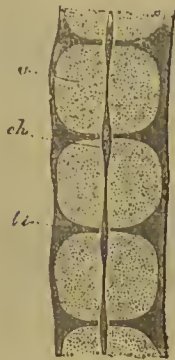


Fig. 320. Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo in der Brustgegend. Nach KÖLLIKER.  
v knorpeliger Wirbelkörper, li Intervertebralligament, ch Chorda.

die skeletbildende Schicht in zahlreiche, auf dem Längsdurchschnitt heller aussehende Wirbelkörper (*v*) und in die sie trennenden Zwischenwirbelscheiben (Ligamenta intervertebralia) (*li*).

Mit dem Auftreten einer gegliederten Wirbelsäule hat die Chorda ihre Rolle eines stützenden Skeletstabes eingebüsst. Sie ist daher auch von jetzt ab einem allmählichen Untergang verfallen. Die in den Wirbelkörper eingeschlossenen Theile werden in ihrem Wachstum gehemmt, während die kleineren, in den weichen Zwischenwirbelscheiben gelegenen Strecken zu wuchern fortfahren (Fig. 320 *ch*). Dadurch gewinnt jetzt die Chorda, wie man zu sagen pflegt, ein perlschnurartiges Aussehen; verdickte, kugelige Abschnitte hängen durch dünne Verbindungsfäden unter einander zusammen. Später schwindet die Chorda in den Wirbelkörpern ganz, zumal wenn diese zu verknöchern beginnen; nur intervertebral erhält

sie sich, wenn auch von ihrer Umgebung undeutlich abgegrenzt, und liefert durch Wucherung ihrer Zellen die Gallertkerne der Zwischenwirbelscheiben.

Kurz nach dem Erscheinen der Wirbelkörper sind auch die Anlagen der dazu gehörigen Bogen zu bemerken; sie entstehen als kleine, selbständige Knorpelstückchen in der das Rückenmark umhüllenden Membran, in nächster Nähe der Wirbelkörper, mit denen sie bald verschmelzen (Fig. 242). Ihr Wachstum ist ein ziemlich langsames. In der 8. Woche erscheinen sie beim Menschen noch als kurze Fortsätze der Wirbelkörper, so dass das Rückenmark dorsalwärts von der häutigen Membran bedeckt wird. Im 3. Monat wachsen sie einander am Rücken entgegen, doch kommt es erst im folgenden Monat zu einer vollständigen Verschmelzung und zur Entstehung knorpeliger Wirbeldorne. Der zwischen den knorpeligen Bogen gelegene Theil der Membran liefert den Bandapparat.

Beim Verknorpelungsprocess nehmen die entstehenden Wirbelkörper eine bestimmte, gesetzmässige Stellung zu den Ur- oder Muskelsegmenten ein, in der Weise, dass sie jederseits an zwei derselben angrenzen, zur Hälfte an ein vorhergehendes, zur Hälfte an ein nachfolgendes. Oder in anderen Worten: Wirbelkörper und Muskelsegmente decken sich nicht, sondern alterniren in ihrer Stellung mit einander. Die Nothwendigkeit einer derartigen Einrichtung ergibt sich von selbst aus der Aufgabe, welche Wirbel-

säule und Musculatur zusammen zu erfüllen haben. Die Skeletachse muss zwei entgegengesetzte Eigenschaften vereint zeigen; sie muss fest, aber auch biegsam sein, fest, um als Stütze des Rumpfes zu dienen, biegsam, um seinen Bewegungen nicht hinderlich zu sein. Da ein einheitlicher Knorpelstab nicht genug Biegsamkeit besitzen würde, kann der Verknorpelungsprocess nicht in ganzer Ausdehnung der skeletbildenden Schicht erfolgen, sondern es müssen dehnbare Strecken zurückbleiben, welche eine Verschiebung der Knorpelstücke an einander gestatten. Eine Verschiebung der Knorpelstücke aber ist selbstverständlicher Weise nicht möglich, wenn sie so liegen würden, dass die Muskelfasern an einem und demselben Wirbelstück Ursprung und Ansatz finden würden. Damit die Fasern eines Muskelsegmentes auf zwei Wirbel einwirken können, müssen Muskel- und Wirbelsegmente in ihrer Lage alterniren.

Noch ehe die knorpelige Wirbelsäule ganz angelegt ist, tritt sie bei dem Menschen und den Säugethieren auch schon in das Stadium der Verknöcherung ein, welches beim Menschen am Ende des 2. Monats beginnt. Die Verknöcherung eines jeden Knorpels erfolgt im Grossen und Ganzen in einer übereinstimmenden, typischen Weise. Von der Oberfläche her wuchern Blutgefässe an einer oder mehreren Stellen in das Innere hinein, lösen die Knorpelgrundsubstanz in einem beschränkten Bezirk auf, so dass ein kleiner, mit Gefässcapillaren und Markzellen erfüllter Raum entsteht. In seiner Umgebung lagern sich Kalksalze im Knorpel ab. Von einem Theil der gewucherten Markzellen, die zu Osteoblasten werden, wird alsdann Knochensubstanz ausgeschieden. Auf diese Weise ist inmitten des Knorpelgewebes ein sogenannter Knochenkern oder ein Verknöcherungscentrum entstanden, in dessen Umkreis die Zerstörung des Knorpels und der Ersatz durch Knochengewebe immer weiter fortschreitet.

Die Stellen, an welchen sich die einzelnen Knochenkerne bilden, und nicht minder ihre Anzahl sind für die einzelnen Knorpel ziemlich gesetzmässig. Es erfolgt im Allgemeinen die Verknöcherung eines jeden Wirbels von drei Punkten aus. Zuerst legt sich je ein Knochenkern in der Basis einer jeden Bogenhälfte an, wozu etwas später noch ein dritter Kern in der Mitte des Wirbelkörpers hinzutritt. Im 5. Monat ist die Verknöcherung bis an die Oberfläche des Knorpels vorgedrungen. Jeder Wirbel ist jetzt deutlich aus drei Knochenstücken zusammengesetzt, welche durch Knorpelbrücken an der Basis jeder Bogenhälfte und an ihrer Vereinigung zu den Wirbeldornen noch längere Zeit unter einander verbunden werden. Die letzten Knorpelreste verknöchern erst nach der Geburt. Im 1. Lebensjahr verschmelzen die beiden Bogenhälften unter einander unter Entwicklung eines knöchernen Dornfortsatzes. Jeder Wirbel lässt sich dann nach Zerstörung der Weichtheile in zwei Stücke, in den Körper und in den Bogen, zerlegen. Diese vereinigen sich erst zwischen dem 3. und 8. Jahre.

Zur Vervollständigung des Achsenskelets tragen knorpelige Skelettheile bei, welche der lateralen und der ventralen Wand des Rumpfes zur Stütze dienen, die Rippen und das Brustbein.

Die Rippen entwickeln sich unabhängig von der Wirbelsäule (beim Menschen im 2. Monat), indem zwischen den einzelnen Muskelsegmenten Gewebstreifen der Zwischenmuskelbänder (Fig. 201 *li*) dem Verknorpelungsprocess unterliegen. Sie werden zuerst als kleine



Spangen in nächster Nähe der Wirbelkörper sichtbar, von hier vergrössern sie sich rasch ventralwärts. Auf frühen Entwicklungsstadien werden Rippen vom ersten bis zum letzten Segment der Wirbelsäule (beim Menschen das Steissbein ausgenommen) angelegt, bilden sich aber nur bei niederen Wirbelthieren (Fischen, vielen Amphibien, Reptilien) in einer mehr gleichartigen Weise überall zu grösseren, die Rumpfwand stützenden Spangen aus, während sie bei den Säugethieren und beim Menschen in den einzelnen Regionen der Wirbelsäule ein verschiedenes Verhalten zeigen. Am Hals-, Lenden- und Kreuzbeinabschnitt treten sie von Anfang an nur in verkümmertem Zustand auf und erfahren später noch zu besprechende Metamorphosen. Nur an der Brustwirbelsäule erreichen sie ansehnliche Dimensionen und lassen hier zugleich einen neuen Skelettheil, das Brustbein, entstehen.

Das Brustbein, welches den Fischen und Dipneusten noch fehlt, bei den Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren aber vorkommt, ist ein Bildungsproduct der Brustrippen und legt sich ursprünglich, wie zuerst RATHKE entdeckt hat, als eine paarige Bildung an, die frühzeitig zu einem unpaaren Skeletstück verschmilzt. Für den Menschen hat man gefunden, dass bei 3 cm langen Embryonen die 5—7 ersten Brustrippen sich bis in die ventrale Fläche der Brust verlängert haben und jederseits in einiger Entfernung von der Medianebene zu einer Knorpelleiste durch Verbreiterung ihrer Enden verbunden sind, während die folgenden Rippen in grösserer Entfernung von der Medianebene frei enden. Die beiden Brustbeinleisten werden durch häutiges Gewebe von einander getrennt, später nähern sie sich in der Medianebene und beginnen unter einander von vorn nach hinten zu einem unpaaren Stück zu verschmelzen, von welchem sich später die einzelnen Rippen, die ihm den Ursprung gegeben haben, durch Gelenkbildung absetzen.

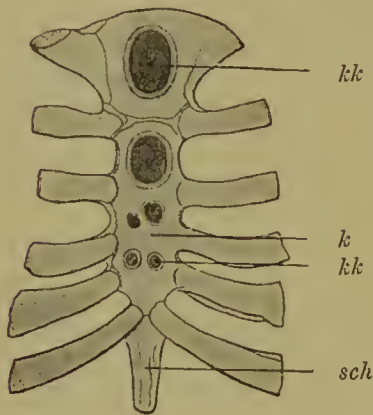


Fig. 321. Knorpeliges Brustbein mit Rippenansätzen eines 2-jährigen Kindes mit mehreren Knochenkernen *kk*.

*k* Knorpel, *kk* Knochenkerne, *sch* Schwertfortsatz.

Der paarige Ursprung des Brustbeins kann zur Erklärung einiger Abnormitäten dienen. So beobachtet man zuweilen beim Erwachsenen eine Spalte, die durch Bindegewebe verschlossen, durch das ganze Brustbein hindurchgeht (*Fissura sterni*), oder man findet einzelne kleinere oder grössere Lücken im Körper und Schwertfortsatz des Brustbeins. Alle diese abnormen Fälle erklären sich durch vollständiges oder theilweises Ausbleiben der sonst im embryonalen Leben erfolgenden Verwachsung der beiden Brustbeinleisten.

Rippen und Brustbein verknöchern theilweise unter Entwicklung besonderer Knochenkerne, die ersteren schon vom 2. Monat, letzteres erst ziemlich spät vom 6. Fötalmonat an (Fig. 321).

Durch ungleiche Ausbildung der einzelnen Wirbel- und Rippenanlagen und durch hier und da eintretende Verschmelzungen kommen die verschiedenen Abschnitte des Rumpfskelets zu Stande: die Hals-, Brust- und Lendenwirbelsäule, das Kreuz- und Steissbein. Ein rich-

tiges Verständniss dieser Skelettheile ist nur an der Hand der Entwicklungsgeschichte zu gewinnen.

An den Halswirbeln verwachsen die rudimentären Rippenanlagen gleich bei ihrem ersten Auftreten an ihrem einen Ende mit dem Wirbelkörper, an ihrem anderen Ende mit einem Auswuchs des Wirbelbogens und umschliessen mit ihm eine Oeffnung, durch welche die Vertebralarterie hindurchzieht, das Foramen transversarium. Der sogenannte Querfortsatz der Halswirbel ist mithin eine zusammengesetzte Bildung und sollte besser als Seitenfortsatz bezeichnet werden: denn die dorsal vom Foramen transversarium gelegene Knochenspange ist vom Wirbel durch Auswachsen gebildet und entspricht allein dem Querfortsatz eines Brustwirbels; die ventrale Spange dagegen ist ein Rippenrudiment, wie sie denn auch einen eigenen Knochenkern besitzt. Am 7. Halswirbel entwickelt sich zuweilen die Rippenanlage bedeutender, geht keine Verwachsung mit dem Wirbel ein, der in Folge dessen auch kein Foramen transversarium besitzt, und wird unter den Abnormitäten des Skelets als freie Halsrippe beschrieben.

Auch der Querfortsatz der Lendenwirbel ist besser als Seitenfortsatz zu bezeichnen, da er ein Rippenrudiment einschliesst. Hieraus erklärt sich das zuweilen beim Menschen beobachtete Vorkommen einer 13. Rippe oder einer kleinen Lendenrippe.

Am meisten umgewandelt ist die Kreuzbeingegend. Indem hier in grösserer Anzahl Wirbel mit dem Beckengürtel in feste Verbindung getreten sind, haben sie ihre Beweglichkeit an einander verloren und sind zu einem grossen Knochen, dem Kreuzbein, verschmolzen. Dieses besteht bei menschlichen Embryonen aus 5 getrennten, knorpeligen Wirbeln, von denen sich namentlich die 3 ersten durch sehr breite, wohl entwickelte Seitenfortsätze auszeichnen. Ich sage Seitenfortsätze, da vergleichend-anatomische Gründe und entwicklungsgeschichtliche Momente dafür sprechen, dass in ihnen rudimentäre Sacralrippen, wie sie bei niederen Wirbelthieren selbständig auftreten, mit enthalten sind. In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht spricht hierfür die Art der Verknöcherung. Denn jeder Kreuzbeinwirbel verknöchert von 5 Kernen aus. Zu den 3 typischen Kernen des Körpers und des Wirbelbogens gesellen sich noch in den Seitenfortsätzen grosse Knochenkerne hinzu, welche den Knochenkernen einer Rippe vergleichbar sind. Sie liefern die bekannten Seitenmassen des Kreuzbeins (Massae laterales), welche die Gelenkflächen zur Verbindung mit den Darmbeinen tragen. Die Verschmelzung der fünf durch Knorpelstreifen getrennten, knöchernen Stücke eines Kreuzbeinwirbels erfolgt später als in anderen Theilen der Wirbelsäule, nämlich erst im 2. bis 6. Lebensjahre. Lange Zeit erhalten sich die 5 Kreuzbeinwirbel durch dünne Zwischenwirbelscheiben getrennt, welche vom 18. Jahre an zu verknöchern beginnen, ein Process, der im 25. Jahre meist seinen Abschluss gefunden hat.

An das Kreuzbein schliessen sich nach hinten noch 4—5 rudimentäre Steisswirbel an, welche dem Schwanzskelet der Säugethiere entsprechen und sehr spät erst ihre Knochenkerne erhalten. Vom 30. Lebensjahre an können sie unter einander und zuweilen auch mit dem Kreuzbein verschmelzen.

Besondere Erwähnung verdienen jetzt noch Atlas und Epistropheus. Ihre abweichende Gestalt gewinnen diese Wirbel dadurch,



dass frühzeitig der knorpelige Körper des Atlas (Fig. 322 *a*) mit dem Epistrophens (*c*) verschmilzt und seinen Zahnfortsatz darstellt. Der eine enthält daher weniger, der andere mehr als ein normal entwickelter Wirbel. Dass der Zahnfortsatz der eigentliche Körper des Atlas ist, lässt sich auch später noch an zwei Punkten erkennen. Erstens wird er, wie jeder andere Wirbelkörper, solange er knorpelig

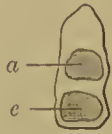


Fig. 322. Medianschnitt durch den Körper des Epistrophens mit Zahnfortsatz.

Im Knorpel sind zwei Knochenkerne *e* und *a* zu sehen.

Knorpelstück gebildet wird (hypochordale Knorpelspange, FRORIEP), eine Bildung, welche nach FRORIEP bei den Vögeln jedem Wirbel zukommt. Das Knorpelstück entwickelt im 1. Jahre einen Knochenkern, verschmilzt im 5. bis 6. Jahre mit den Seitenhälften und bildet den vorderen Bogen.

ist, von der Chorda durchsetzt, welche an seiner Spitze ins Ligamentum suspensorium und von diesem in die Schädelbasis eintritt. Zweitens erhält er im 5. Monat der Entwicklung einen eigenen Knochenkern (Fig. 322 *a*), der erst im 7. Lebensjahre mit dem Körper des Epistrophens vollständig verschmolzen ist.

Die selbständig gebliebenen Bogenhälften des Atlas verbinden sich ventralwärts von dem Zahnfortsatz unter einander durch einen Gewebstreifen, in welchem ein selbständiges

## 2. Das Kopfskelet.

Von der Wirbelsäule unterscheidet sich der vorderste Abschnitt des Achsenskelets, der dem Kopf der Wirbelthiere zur Stütze dient, in sehr wesentlichen Zügen. Es erklärt sich dies, wie ausser der Entwicklungsgeschichte namentlich auch die vergleichende Anatomie lehrt, aus dem Umstand, dass der Kopf, mit zahlreichen, nur ihm eigenthümlichen Organen ausgerüstet im Bauplan der Wirbelthiere eine bevorzugte Stellung einnimmt. Das Nervenrohr ist hier zu dem voluminösen und in ungleiche Abschnitte abgetheilten Gehirn differenzirt, in dessen unmittelbarer Nachbarschaft wieder hoch zusammengesetzte Sinnesorgane, wie Nase, Auge und Ohr, entstanden sind. Auch der im Kopf eingeschlossene Abschnitt des Verdauungsrohrs zeigt in mehrfacher Hinsicht ein eigenartiges Gepräge, indem er die Mundöffnung mit den Organen zur Aufnahme und Zerkleinerung der Nahrung enthält und sofern er ausserdem noch von den der Athmung dienenden Schlundspalten durchbrochen ist. Dies Alles wirkt bestimmend auf die Form des Skelets ein, welches sich dem Gehirn, den Sinnesorganen und den Aufgaben des Kopfdarms auf das genaueste anpasst und dadurch, zumal bei den höheren Wirbelthieren zu einem sehr complicirten Apparat wird. Denselben theilt man bekanntlich in den Lehrbüchern der descriptiven und ebenso der vergleichenden Anatomie in zwei Abschnitte ein: 1) in die Schädelkapsel, welche das Gehirn und die höheren Sinnesorgane einschliesst, und 2) in das Visceralskelet, welches sich ursprünglich zur Stütze in der Wand der Kopfdarmhöhle ausgebildet hat. An beiden unterscheidet man wie an der Wirbelsäule des Menschen und der Säugethiere drei verschiedene Stadien ihrer Entwicklung, die durch die histologische Beschaffenheit der Stützsubstanz gekennzeichnet werden, ein häutiges, ein knorpeliges und ein knöchernes Stadium. Wir besprechen dieselben nach einander und zwar getrennt für die Schädelkapsel und für das Visceralskelet.

a) Die häutige und knorpelige Schädelkapsel  
oder das Primordialcranium.

Auch im Bereich des Kopfes dient zur Grundlage des Skelets die Chorda, welche sich unter den Hirnblasen nach vorn bis zum Zwischenhirn erstreckt. Um ihr vorderes Ende erfolgt bei den Amnioten die Kopfbeuge, vermöge deren die Achse der ersten Hirnblase mit den zwei folgenden einen spitzen Winkel beschreibt (Fig. 158). Um die Chorda wächst auch hier frühzeitig das Mesenchym herum und umgibt sie mit einer skeletbildenden Schicht; von hier breitet es sich seitwärts und nach oben aus, die 5 Hirnblasen einhüllend, und sondert sich später in die Hirnhäute und eine Gewebsschicht, welche zur Grundlage der Schädelkapsel wird und den Namen des häutigen Primordialcranium erhalten hat.

So weit herrscht in der Entwicklung der Wirbelsäule und des Schädels eine Uebereinstimmung. Eigenartiger gestalten sich die Verhältnisse mit dem Eintritt des Verknorpelungsprocesses. Während im Bereich des Rückenmarks die skeletbildende Schicht eine regelmässige Sonderung in knorpelige und in bindegewebige Theile, in Wirbel und in Wirbelbänder erfährt und dadurch in hinter einander gelegene, verschiebbare Abschnitte gegliedert wird, unterbleibt am Kopf eine derartige Gliederung. Die als häutiges Primordialcranium bezeichnete Gewebsschicht verknorpelt im Ganzen zu einer unbeweglichen Kapsel, welche die Hirnblasen einhüllt. Gehen wir auch die ganze Reihe der Wirbelthiere bis zum niedersten durch, bei keinem einzigen findet sich eine Sonderung in bewegliche, Wirbeln entsprechende Segmente. Somit schlagen frühzeitig der vorderste und der übrige Abschnitt des Achsenskelets verschiedene Entwicklungsrichtungen ein.

Der Gegensatz begreift sich aus den verschiedenen Aufgaben, die hier und dort zu lösen sind, und namentlich aus dem verschiedenen Einfluss, welchen hierbei die Muskelwirkung auf die Gestaltung des Skelets ausübt. Die Rumpfmusculatur ist bei den im Wasser lebenden Thieren das wichtigste Locomotionsorgan, indem sie den Rumpf bald nach dieser, bald nach jener Richtung einbiegt und dadurch im Wasser vorwärts treibt. Wäre dagegen der Kopfabschnitt ebenso biegsam und beweglich, so würde daraus für die Vorwärtsbewegung ein Nachtheil erwachsen, da ein unbeweglicher Theil wie ein Wasserbrecher wirkt. Ferner übernimmt die am Kopf entwickelte Musculatur eine anders geartete Aufgabe, indem sie bei der Ergreifung der Nahrung und bei dem Athmungsprocess, der mit Erweiterung und Verengerung des Kiemendarms einhergeht, ventral gelegene Skelettheile der Skeletachse bald nähert, bald entfernt. Auch hier ist es günstiger, wenn die Skeletachse den Muskeln einen festen Ansatzpunkt darbietet. Die voluminöse Entfaltung des Gehirns und der höheren Sinnesorgane endlich ist ebenfalls ein Moment, welches mitwirkt, den zu ihrer Aufnahme dienenden Theil des Kopfes zu einem unbeweglichen Abschnitt zu machen. In Anbetracht dieser verschiedenen, in gleichem Sinne wirkenden Factoren wird es verständlich sein, warum am Kopf eine Segmentirung des Achsenskelets von vornherein ausbleibt.

Im Uebrigen herrscht in der Art und Weise, wie sich am häutigen Primordialcranium die Umwandlung in Knorpelgewebe vollzieht, eine



grosse Uebereinstimmung mit der Wirbelsäule. Bei beiden tritt die Verknorpelung zuerst in der Umgebung der Chorda dorsalis ein (Fig. 323), zu deren Seiten als Grundlage der Schädelbasis zwei Paar längsgestreckter Knorpel entstehen, nach hinten die beiden Parachordalknorpel (*PE*), nach vorn die beiden RATHKE'schen Schädelbalken (*Tr*), welche an der Chordaspitze beginnen und von da unter dem Zwischen- und Vorderhirn verlaufen. Bald verschmelzen die vier Stücke unter einander (Fig. 324). Die beiden Parachordalia wachsen zuerst unten, dann auch oben um die Chorda herum, hüllen sie ein und erzeugen so die Basilarplatte (*B*). Ihr vorderer Rand springt nach oben in den Biegungswinkel zwischen Mittel- und Zwischenhirn weit vor und entspricht der späteren Sattel lehne. Die nach vorn ausstrahlenden RATHKE'schen Schädelbalken

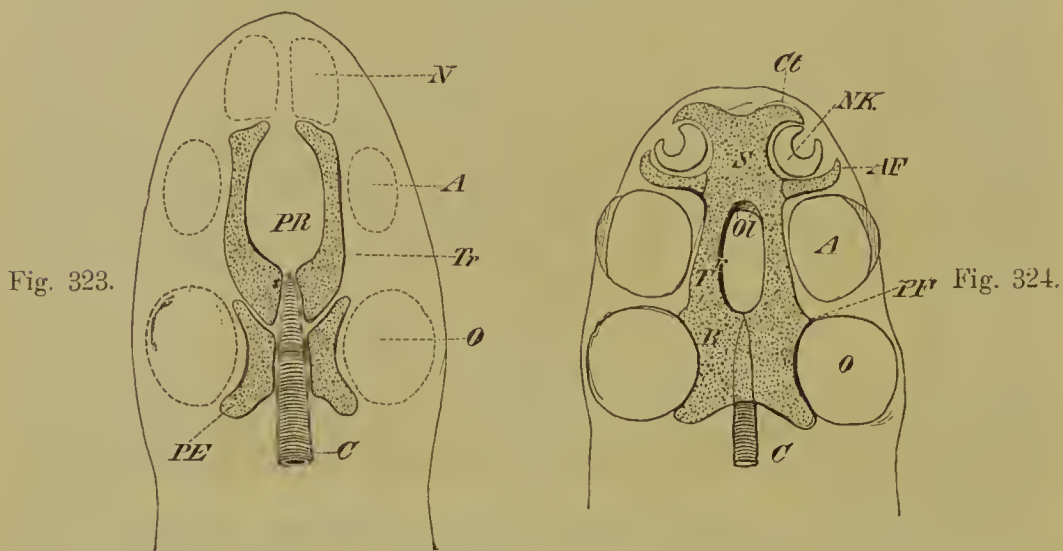


Fig. 323 u. 324. Anlage des knorpeligen Primordialcranium. Aus WIEDERSHEIM. Fig. 323 erstes und Fig. 324 zweites Stadium. *C* Chorda, *PE* Parachordalknorpel, *Tr* RATHKE'sche Schädelbalken, *PR* Durchtrittsstelle für die Hypophysis, *N*, *A*, *O* Nasengrube, Augen- und Ohrblase, *B* Basilarplatte, *T* Schädelbalken, welche sich nach vorn zur Nasenseidewand *S* und zur Ethmoidalplatte vereinigt haben, *Ct*, *AF* Fortsätze der Ethmoidalplatte zur Umschliessung des Geruchsorgans, *Ol* Foramina olfactoria, *PF* Postorbitalfortsatz, *NK* Nasengrube.

(*T*) verbreitern sich an ihren vorderen Enden und verschmelzen an diesen zu der Ethmoidalplatte (*S*), der Grundlage für den vorderen Schädelabschnitt, der durch Aufnahme des Geruchsorgans sein eigenes Gepräge erhält. In ihrer Mitte bleiben sie lange Zeit getrennt und umschliessen eine Oeffnung, welche der Sattelgrube entspricht und dadurch bedingt ist, dass von der Mundbucht her die Hypophysentasche entstanden und durch die häutige Schädelbasis hindurch dem Hirntrichter entgegengewachsen ist. Ziemlich spät bildet sich auch als Boden der Sattelgrube unter der Hypophyse eine dünne Knorpelplatte aus, welche nur von den Löchern für die inneren Carotiden durchbrochen wird.

Nachdem die Schädelbasis entwickelt ist, ergreift der Verknorpelungsprocess die Seitenwand und zuletzt die Decke des häutigen Primordialcranium, gerade wie aus dem Wirbelkörper nach oben die Bogenhälften hervorzunehmen und schliesslich dorsalwärts im knorpeligen Wirbeldorn ihren Abschluss erhalten.

Auf diese Weise entwickelt sich bei den niederen Wirbelthieren, bei denen das Achsenskelet zeitlebens im knorpeligen Zustande verharrt (Fig. 325), um das Gehirn eine geschlossene, ziemlich dickwandige Kapsel, das knorpelige Primordialeranium. An ihm unterscheidet man zur besseren Orientirung verschiedene Regionen, wobei man zwei verschiedene Eintheilungsprincipien benutzen kann. Nach dem Verhalten der Chorda dorsalis kann man das Primordialeranium in einen hinteren und einen vorderen Abschnitt zerlegen. Der hintere Abschnitt reicht bis zur Sattellehne und schliesst in seiner Basis die Chorda ein, welche beim Menschen vom Zahnfortsatz durch das Ligamentum suspensorium dentis in sie eintritt. Der vordere Abschnitt entwickelt sich vor dem zugespitzten Ende der Chorda aus den RATHKE'schen Schädelbalken. GEGENBAUR unterscheidet beide

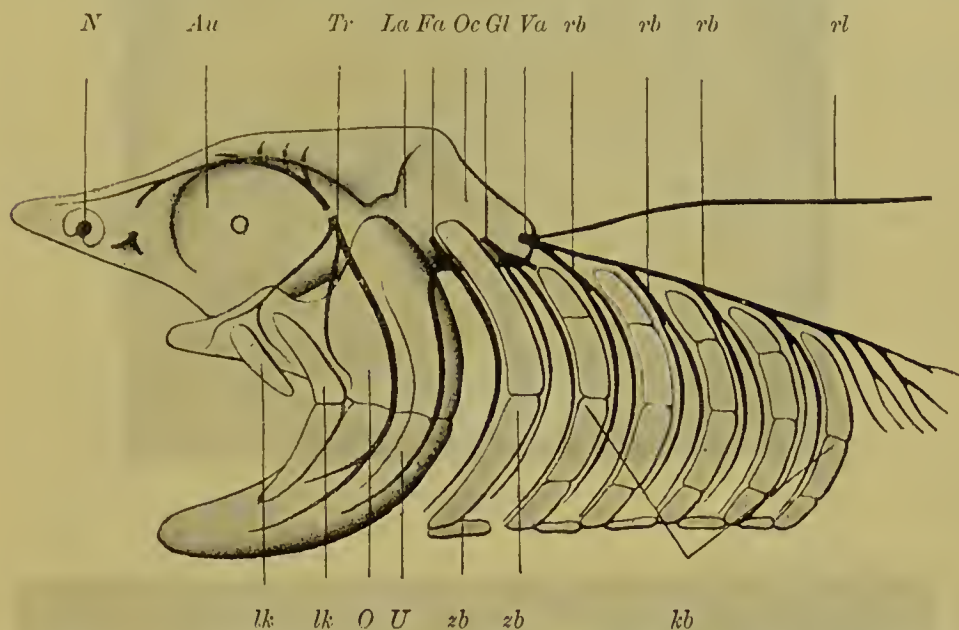


Fig. 325. Schematische Darstellung des knorpeligen Kopf- und Visceralskelets und der Hirnnerven eines Selachiers.

*N* Nasenkapsel, *Au* Augenhöhle (Orbitalregion), *La* Labyrinthregion, *Oc* Occipitalregion des Schädels, *O* Palatoquadratum, *U* Unterkiefer, *lk* Lippenknorpel, *zb* Zungenbeinbogen, *kb* 1. bis 5. Kiemenbogen, *Tr* Trigeminus, *Fa* Facialis, *Gl* Glossopharyngeus, *Va* Vagus, *rl* Ramus lateralis des Vagus, *rb* Rami branchiales des Vagus.

als vertebrale und evertebrale Region (wofür KÖLLIKER die Bezeichnung *chordal* und *prächordal* gebraucht). Die zweite Eintheilung geht von dem verschiedenen Aussehen aus, welches einzelne Strecken des Primordialeranium durch ihre Beziehungen zu den Sinnesorganen gewinnen. Das vordere Ende der Knorpelkapsel (Fig. 325) nimmt die Geruchsorgane auf, ein folgender Abschnitt erhält Gruben für die Augäpfel, in einem dritten sind die häutigen Gehör-Labyrinth eingebettet, ein vierter endlich vermittelt die Verbindung mit der Wirbelsäule. Auf diese Weise kann man eine Ethmoidal-, eine Orbital-, eine Labyrinth- und eine Occipital-Region unterscheiden.

Bei den höheren Wirbelthieren, bei welchen später in mehr oder minder hohem Grade Verknöcherungsprocesse eingreifen, erreicht das Primordialeranium eine weniger vollkommene Ausbildung; seine



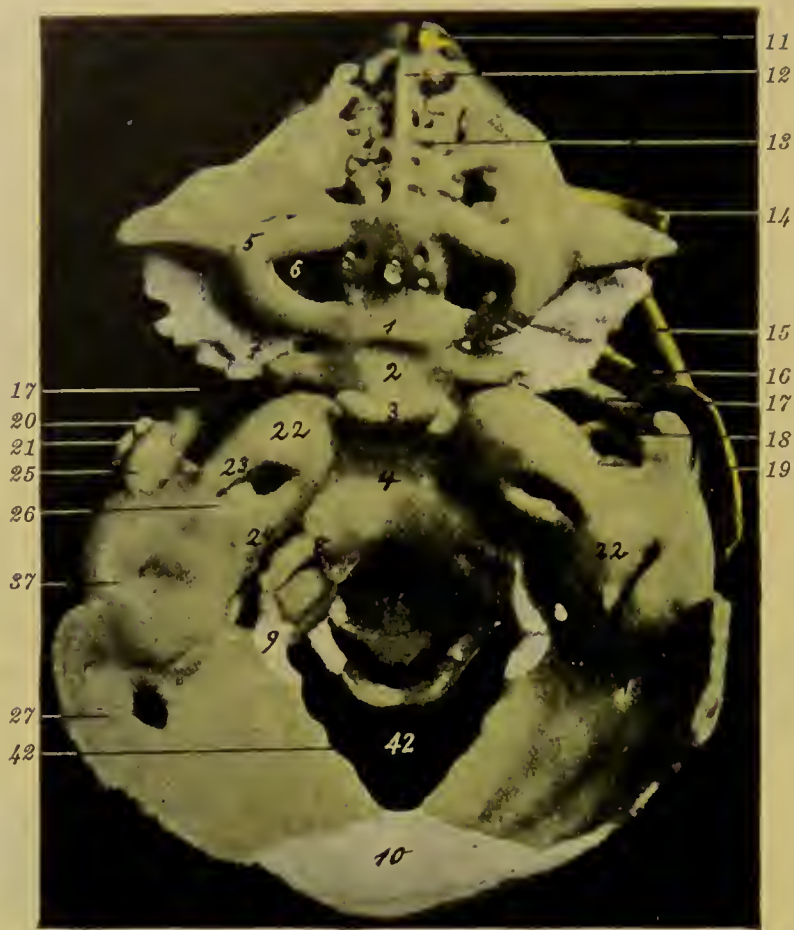


Fig. 326.

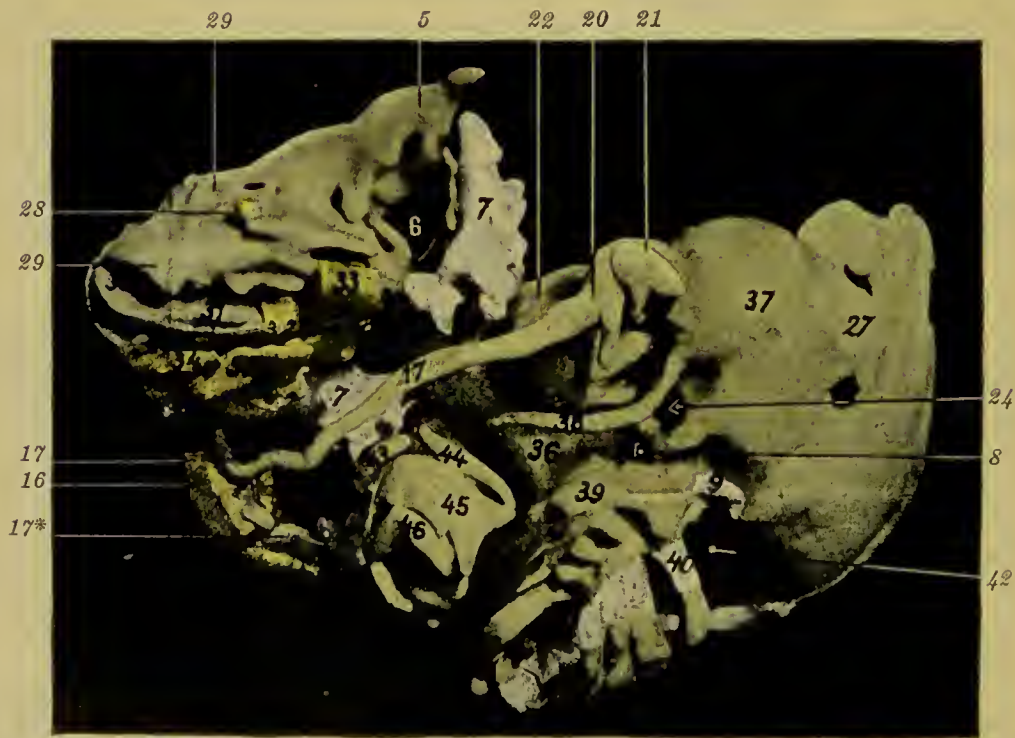


Fig. 327.

Fig. 326 u. 327. Zwei Ansichten vom Kopfskelet eines menschlichen Embryo von 8 cm Steiss-Scheitellänge aus dem 3. Monat der Schwangerschaft.

Aus einer Serie von Querschnitten wurde das knorpelige Primordialeranium nebst den primären und secundären Knochen von dem Beamten des Berliner anatomisch-biologischen Instituts H. SPITZ unter meiner Controle nach dem BORN'schen Plattenmodellirverfahren reconstruirt und im ZIEGLER'schen Atelier als Unterrichtsmodell ausgeführt. Die beiden Zinkographien sind nach photographischer Aufnahme des Modells angefertigt. Das knorpelige Primordialeranium und die knorpeligen Theile der ersten Halswirbel haben einen blauen Farbton erhalten; die primären, aus knorpeliger Anlage entstandenen Knochen und die secundären oder Belegknochen sind durch hellgraue und durch gelbe Farbe von einander unterschieden. Das Kopfskelet ist etwa um das Vierfache vergrössert.

Fig. 326. Ansicht des Kopfskelets von oben, nachdem die Belegknochen der Decke (Stirn- und Scheitelbein) beiderseits und linkerseits alle Belegknochen entfernt sind. Rechts sind das Nasenbein (11), das Jochbein (14), die Schuppe des Schläfenbeins (19) nebst Processus zygomaticus (15), der knöcherne Unterkiefer (16) und der Annulus tympanicus (18) mit dargestellt. Durch das ausserordentlich weite Hinterhauptsloch (42) sieht man auch noch die 3 ersten Halswirbel.

Fig. 327. Ansicht des Kopfskelets halb von der Seite und von unten. Auf der linken Hälfte des Schädels sind alle Belegknochen entfernt, mit Ausnahme des Thränenbeins (28), des Pflugscharbeins (32) und des Gaumenbeins (33). Das Visceralskelet, bestehend aus Ambos (21), Hammer (20), Steigbügel, MECKEL'schem Knorpel (17), Processus styloideus (38), Zungenbein (43 u. 44), Kehlkopf (45 u. 46), ist mit dargestellt. An das Hinterhauptsbein schliessen sich die oberen 4 Halswirbel an. Auf der rechten Hälfte des Schädels, von der man einzelne Theile noch überblickt, sind die Belegknochen nicht entfernt worden. Man sieht daher den Zwischenkiefer (34), den Oberkiefer (35) und das Gaumenbein der rechten Seite (ohne Nummer); ferner den knöchernen Unterkiefer (16), an dessen Innenfläche der dazu gehörige, ihm dicht anliegende MECKEL'sche Knorpel (17\*) seinen Weg nimmt.

1 Tuberculum ephippii.	16 Knöcherner Unterkiefer.	31 JACOBSON'scher Knorpel.
2 Sattelgrube.	17 MECKEL'scher Knorpel.	32 Vomer.
3 Sattellehne.	18 Annulus tympanicus.	33 Palatinum.
4 Clivus Blumenbachii.	19 Squama temporum.	34 Zwischenkiefer.
5 Ala orbitalis.	20 Hammer.	35 Oberkiefer.
6 Foramen opticum.	21 Ambos.	36 Knorpelige Schädelbasis (Occipito-sphenoidalis).
7 Ala temporalis.	22 Pars petrosa.	37 Knorpelige Pars masto- idea.
8 Canalis hypoglossi.	23 Meatus auditorius inter- nus.	38 Processus styloideus.
9 Knochenkern der Pars condyloidea.	24 Foramen iugulare oder lacerum posterius.	39 Atlas.
10 Knöcherner Theil der Hinterhauptschuppe.	25 Fortsatz der Regio pe- trosa über die Gehör- knöchelchen.	40 Knochenkern im Wirbel- bogen.
11 Os nasale auf der knor- peligen Pars nasalis	26 Regio petrosa.	41 Epistropheus.
12 Crista galli und	27 Regio occipitalis.	42 Hinterhauptsloch.
13 Foramina cribrosa in der knorpeligen Pars eth- moidalis des Primor- dialeranium.	28 Os lacrimale.	43 Körper des Zungenbeins.
14 Os zygomaticum.	29 Seitliche Wand der Na- senkapsel.	44 Grosses Horn des Zungen- beins.
15 Processus zygomaticus der Squama temporum.	30 Knorpelige Nasenscheide- wand.	45 Schildknorpel.
		46 Ringknorpel.

Wände bleiben dünner und erhalten an einzelnen Stellen sogar Oeffnungen, die durch Bindegewebsmembranen verschlossen werden. Besonders bei den Säugethieren und beim Menschen (Fig. 326 u. 327) wird das knorpelige Primordialeranium nur in unvollkommener Weise angelegt; seine Decke verknorpelt nur in der Umgebung des Hinterhauptslochs, während sie in der Gegend, wo später die Stirn- und Scheitelbeine liegen, häutig bleibt. Eine grössere Dicke erreicht der Knorpel an der Schädelbasis und in der Umgebung des Geruchsorgans und des häutigen Labyrinths, wo er die Nasen- und Ohrkapseln erzeugt. Einen vortrefflichen Einblick in die Beschaffenheit des knorpeligen menschlichen Primordialeranium geben die Fig. 326 und 327,



welche nach Photographieen eines Wachsmodells vom Kopfskelet eines Embryo aus dem 3. Monate angefertigt worden sind. Fig. 326 gibt eine Ansicht des knorpeligen Schädelgrundes bei Betrachtung von oben, Fig. 327 dagegen eine Ansicht halb von der Seite und von unten. Alle Theile des Skelets, welche aus hyalinem Knorpel bestehen, haben, um eine bessere Unterscheidung zu ermöglichen, einen blauen Farbton erhalten, während mehrere kleine Knochenplättchen, auf welche später noch genauer eingegangen werden wird, theils in grauer, theils in gelber Farbe ausgeführt sind.

Wie man auf den ersten Blick sieht, fehlt beim Menschen in der ganzen oberen Hälfte des Schädels jede Spur von Knorpelgewebe: hier findet sich nur eine dünne, bindegewebige Schicht, welche schon auf früheren Stadien die Hirnblasen einhüllt und als häutiges Primordialcranium unterschieden wird. Sie gibt den Mutterboden für verschiedene Belegknochen ab, die in der Figur nicht mit abgebildet sind. Dagegen ist die ganze Schädelbasis mit einem angrenzenden Theil der Seitenwand in Hyalinknorpel umgewandelt. In der Nasal- und Ethmoidalregion des Kopfskelets sieht man nicht nur die Nasenscheidewand (Fig. 327 30), sondern auch die seitliche Begrenzung (29) und die Decke der Riechhöhlen durch dünne Lamellen von Knorpelgewebe gestützt. An der Nasenscheidewand finden sich die JACOBSON'schen Knorpel (Cartilagine paraseptales, SPURGAT) (Fig. 327 31); „es sind stets zwei vorhanden, an jeder Seite ein grösseres und ein kleineres“ (MIHALKOVICS); sie erhalten sich beim Menschen, obwohl sie nicht mehr die schon früher für Säugethiere beschriebene Beziehung zum JACOBSON'schen Organ haben, bis in das postfötale Leben (E. SCHMIDT). Auch an der knorpeligen Seitenwand der Nase springt in der Gegend, wo sich das Thränenbein (Fig. 327 28) entwickelt, ein kurzer runder Knorpelstab vor und umgreift den Thränennasengang von der Seite. „Er verhält sich“, wie MIHALKOVICS bemerkt, „zum Oberkieferfortsatz ähnlich wie der MECKEL'sche Knorpel zum Unterkieferfortsatz; an der lateralen Seite beider entwickelt sich Knochengewebe, und der Knorpelfortsatz atrophirt im 6.—7. Monat.“

Der Rücken der äusseren Nase ist knorpelig und setzt sich nach hinten continuirlich in die gleichfalls knorpelige Decke des Geruchs-labyrinths fort, welche von zahlreichen Oeffnungen für Aeste der Riechnerven durchbohrt (Fig. 326 13) und in ihrer Mitte mit einer weit vorspringenden Crista galli (12) versehen ist. Seitwärts geht die Cartilago cribrosa in zwei dünne Knorpelplatten über, welche die Gegend der Pars orbitalis des Stirnbeins einnehmen, die Augenhöhlen von oben decken und sich nach hinten und seitwärts in flügelartig beschaffene Knorpel (5) fortsetzen, welche den kleinen Keilbeinflügeln entsprechen und eine sehr weite Oeffnung für den Durchtritt des Sehnerven enthalten (Canalis opticus) (Fig. 326 u. 327 6). Der vordere, zur Seite der Cartilago cribrosa gelegene Theil dieser horizontalen Knorpelplatte muss später rückgebildet werden, während der hintere, seitwärts mehr vorspringende Abschnitt zu den Alae orbitales verknöchert.

In der Mitte der Schädelbasis ist die Keilbeingegend schon im knorpeligen Zustand in ihrer charakteristischen Form vorgebildet: die Sattelgrube (Fig. 326 2), das davor gelegene Tuberculum ephippii (1) und die weit vorspringende Sattellehne (3). Seitwärts von der Sattelgrube geht das Knorpelgewebe continuirlich in zwei flügelartige Knochen-

fortsätze über, in die Alae temporales (7) des Keilbeins, welche auf einem noch jüngeren Stadium ebenfalls aus Knorpel bestanden (siehe hierüber auch S. 373, 377).

Die ganze hintere Hälfte der Schädelbasis, welcher die Labyrinth- und Occipitalregion angehört, stellt einen dicken, nach vorn mit dem Keilbeinkörper continuirlich zusammenhängenden Ring von Knorpelgewebe dar, welcher das bei jungen Embryonen ausserordentlich weite Hinterhauptsloch (42) einschliesst. Nach den Canälen, die den Knorpel durchsetzen, und nach der Modellirung der Oberfläche sind in der Labyrinth- und Occipitalregion deutlich folgende Theile zu unterscheiden: der von der Sattellehne zum Hinterhauptsloch schräg abfallende Clivus Blumenbachii (4), die Pars condyloidea mit dem Canalis hypoglossi (8), die Pars petrosa (22) mit dem Meatus auditorius internus (23). Pars condyloidea (8) und Pars petrosa (22) gehen theils mit ihrem Knorpelgewebe continuirlich in einander und in den knorpeligen Körper des Keil- und Hinterhauptsbeins (3 u. 4) über, theils sind sie durch das Foramen lacerum posterius (24) schärfer von einander geschieden. Erwähnenswerth an der Pars petrosa ist auch ein kleiner Fortsatz (25), welcher sich von oben her über Hammer (20) und Ambos (21) hinüberlegt. Nach hinten geht die knorpelige Pars petrosa (26) ohne Abgrenzung in die Pars mastoidea (37) und diese in die knorpelige Hinterhauptsschuppe (27) über. Nur an zwei Stellen sind auch im hinteren Theil des knorpeligen Primordialcraniums Verknochnerungen aufgetreten, welche erst später zu besprechen sind, nämlich in den Partes condyloideae (9) und in der Mitte der Schuppe (10).

#### b) Das häutige und das knorpelige Visceralskelet.

Ausser dem knorpeligen Primordialcranium entwickeln sich am Kopfe noch zahlreiche Knorpelstücke (Fig. 325), welche den Wandungen der Kopfdarmhöhle zur Stütze dienen, in ähnlicher, wenn auch nicht direct vergleichbarer Weise, wie im Bereich der Wirbelsäule die in den Rumpfwandungen entstandenen Rippen. Sie bilden zusammen einen Skeletapparat, der in der Reihe der Wirbelthiere sehr tiefgreifende, interessante Metamorphosen erfährt. Während er bei den niederen Wirbelthieren eine mächtige Entfaltung erreicht, verkümmert er zum Theil bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren; mit dem Theil aber, welcher bestehen bleibt, gibt er die Grundlage für den Gesichtsschädel ab. Ich beginne mit einer kurzen Skizze der ursprünglichen Verhältnisse niederer Wirbelthiere, besonders der Selachier.

Wie schon in einem früheren Kapitel (S. 171) beschrieben worden ist, werden die Seitenwände der Kopfdarmhöhle von den Schlundspalten durchsetzt. Die Substanzstreifen zwischen ihnen heissen die häutigen Schlund- oder Visceralbogen. Sie bestehen aus einer bindegewebigen Grundlage, die nach aussen von Epithel überzogen wird, aus quer gestreiften Muskelfasern und aus den Schlundbogengefässen (s. S. 344). Sie werden, da sie verschiedene Aufgaben zu erfüllen haben und demgemäss auch eine verschiedene Form gewinnen, als Kiefer-, Zungenbein- und Kiemenbogen unterschieden. Der vorderste von ihnen ist der Kieferbogen; er dient zur Begrenzung der Mundhöhle. Ihm folgt, nur durch eine rudimentäre Schlundspalte, das Spritzloch, getrennt, der Zungenbeinbogen, welcher zum Ursprung



der Zunge in Beziehung steht. An ihm schliessen sich gewöhnlich 5 Kiemenbogen an.

Zur Zeit, wo das häutige Primordialcranium verknorpelt, finden auch Verknorpelungsprocesse in Bindegewebe der häutigen Schlundbogen statt und lassen die knorpeligen Schlundbogen (Fig. 328) entstehen. Diese zeigen eine regelmässige Gliederung in mehrere übereinander gelegene, durch Bindegewebe beweglich verbundene Stücke.

Der Kieferbogen zerfällt, wie das Skelet des ausgebildeten Thieres zeigt (Fig. 325), auf jeder Seite in ein knorpeliges Palatoquadratum (*O*) und in einen Unterkiefer (*U*) (Mandibulare). Dieselben tragen in der sie überziehenden Schleimhaut die Kieferzähne. Die beiden Unterkiefer werden in der Medianebeue durch eine straffe Bindegewebsmasse unter einander verbunden. Die folgenden Schlundbogen haben dagegen das Gemeinsame, dass ihre beiden, in mehrere Stücke gegliederten Seitenhälften ventralwärts durch ein unpaares Verbindungsstück, die Copula, in ähnlicher Weise wie die ventralen Rippenenden durch das Brustbein zusammenhängen. Die Stücke des Zungenbeinbogens bezeichnet man in der Reihenfolge von oben nach unten als Hyomandibulare und Hyoid und die Copula als Os entoglossum.

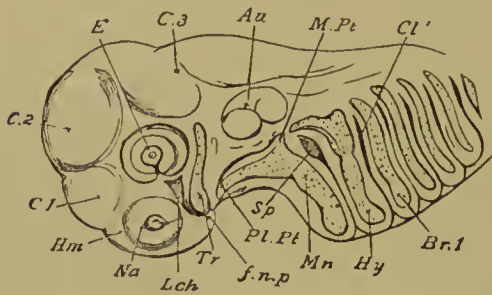


Fig. 328. Kopf eines Hai-fisch-Embryo von 11 Linien Länge. Aus PARKER.

*Tr* RATHKE'scher Schädelbalken, *Pl.Pt* Palato-Quadratum, *Mn* Mandibularknorpel, *Hy* Hyoidbogen, *Br'* erster Kiemenbogen, *Sp* Spritzloch, *Cl'* erste Kiemenspalte, *Lch* Rinne unter dem Auge, *Na* Nasenanlage, *E* Augapfel, *Au* Ohrblase, *C. 1, 2, 3* Gehirnblasen, *Hm* Hemisphären, *f.n.p* Stirn-nasenfortsatz.

angelegt, gehen aber in der Folgezeit nur zum kleinen Theil in knorpelige Stücke über, die auch ihrerseits niemals eine ansehnlichere Entfaltung erlangen und zugleich ihre ursprüngliche Function eingebüsst haben. Sie helfen den Gesichtstheil des Kopfskelets bilden. Zum Theil haben sie uns schon in früheren Kapiteln, bei Besprechung des Kopfdarms und des Geruchsorgans beschäftigt.

Wie schon auf Seite 170 hervorgehoben ist, wird bei sehr jungen, menschlichen und Säugethier-Embryonen die Mundöffnung von der Seite und von unten durch die paarigen Oberkiefer- und Unterkieferfortsätze begrenzt (Fig. 157). Die ersteren stehen in der Medianebeue weit auseinander, indem sich von oben her der unpaare Stirnfortsatz zunächst als ein breiter, hügeliger Vorsprung zwischen sie hincinschiebt. Später wird der Stirnfortsatz gegliedert, indem sich auf seiner gewölbten Fläche die beiden Geruchsgrübchen mit den zum oberen Mundrand führenden Nasenrinnen entwickeln (vergl. S. 307); er zerfällt dann in die äusseren und die inneren Nasenfortsätze. Die äusseren Nasenfortsätze werden vom Oberkieferfortsatz durch eine Rinne getrennt, welche vom Auge zur Nasenfurche führt und die erste Anlage des Thränencanals ist.

Auf den ersten Schlundbogen folgt nach hinten der Zungenbeinbogen (Fig. 157, 161, 332 *zb*), getrennt durch eine kleine Schlundspalte, welche zur Paukenhöhle und Ohrtrompete wird. An ihn schliessen

sich noch 3 weitere Schlundbogen mit 3 Schlundfurchen (resp. Spalten), welche nur von kurzem Bestand sind.

Auf einem späteren Stadium finden Verschmelzungen zwischen den die Mundöffnung umgebenden Fortsätzen statt (Fig. 287). Indem die Oberkieferfortsätze sich weiter nach innen verschieben, treffen sie auf die inneren Nasenfortsätze, verwachsen mit ihnen und erzeugen einen zusammenhängenden oberen Mundrand. Dabei wird jedes Geruchsgrübchen mit der Nasenrinne in einen Canal umgewandelt, der mit einer inneren Oeffnung dicht hinter dem Oberkiefertrand in die Mundhöhle führt. Auch verlieren der häutige Ober- und Unterkieferrand ihre oberflächliche Lage, indem die sie überziehende Haut sich in Falten nach aussen erhebt und die Lippen bildet, welche von jetzt ab die Begrenzung der Mundöffnung übernehmen.

Ein drittes Stadium führt mit der Entwicklung des Gaumens die Anlage des Gesichts im Wesentlichen ihrer Vollendung entgegen (vergl. S. 309, 310). Vom häutigen Oberkiefer nehmen 2 nach innen in die Mundhöhle vorspringende Leisten ihre Entstehung (Fig. 287, 288) und vergrössern sich zu den in horizontaler Richtung sich ausbreitenden Gaumenplatten. In der Mediaebene treten dieselben zusammen und verschmelzen unter einander und mit dem mittleren Theil des Stirnfortsatzes, der sich mittlerweile unter Vergrösserung des Geruchsorgans zur Nasenscheidewand verdünnt hat (Fig. 289). So ist von der primären Mundhöhle ein oberer Raum abgetrennt worden, welcher zur Vergrösserung der Nasenhöhlen beiträgt und sich durch die Choanen in die Rachenhöhle öffnet; gleichzeitig ist eine neue Decke der Mundhöhle entstanden, der Gaumen, der sich weiter in harten und in weichen Gaumen sondert.

An dem jetzt im häutigen Zustand ausgebildeten Gesicht führt der Verknorpelungsprocess eine weitere Sonderung herbei. Indessen lässt er bei den Säugethieren im Vergleich zu den Selachiern nur kleine und unbedeutende Skeletteile entstehen, welche theils wieder rückgebildet werden (MECKEL'scher Knorpel), theils als Gehörknöchelchen im Dienste des Gehörs Verwendung finden, theils sich zur Anlage des Zungenbeins und Schildknorpels umwandeln.

Wie die Verhältnisse im Einzelnen sich gestalten, soll nach Prä-

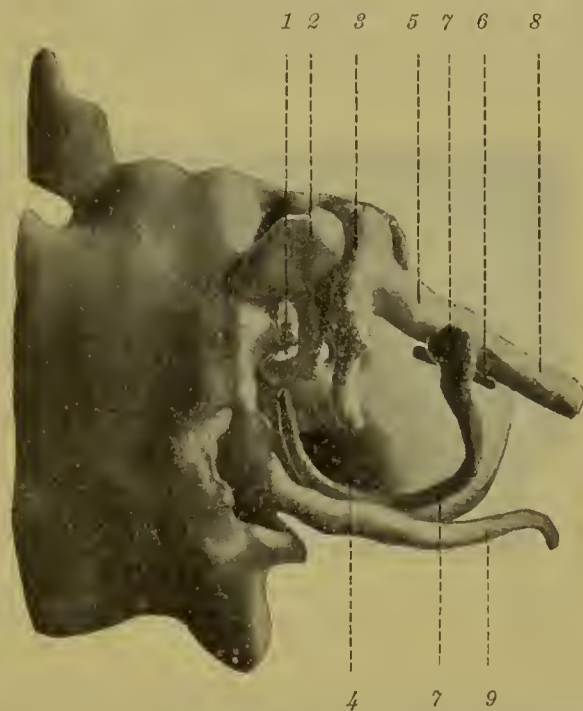


Fig. 329. Labyrinthregion eines menschlichen Embryo nach dem Modell Fig. 327, stärker vergrössert.

1 Steigbügel, 2 Ambos, 3 Hammer, 4 Manubrium mallei, 5 Langer Hammerfortsatz, der sich in den MECKEL'schen Knorpel fortsetzt, 6 Os angulare, 7 Annulus tympanicus, 8 MECKEL'scher Knorpel, 9 Griffelfortsatz.



paraten menschlicher Embryonen noch genauer beschrieben werden. Das schon oben besprochene Wachsmo- dell des menschlichen Kopf- skelets zeigt uns bei seitlicher Ansicht (Fig. 327) der Labyrinthregion von aussen dicht anliegend ein kleines Knorpelchen, welches sich nach seiner Form leicht als Ambos (21) erkennen lässt. Mit ihm articulirt der Hammer (20), welcher mit seinem langen Fortsatz continuirlich in den MECKEL'schen Knorpel (17) übergeht. Dieser reicht ventralwärts bis zur Mittellinie herab und vereinigt sich mit dem gleichen Stück der anderen Seite durch Bindegewebe zu einer Art Symphyse. Noch deutlicher sind die genannten Theile in Fig. 329 zu sehen, in welcher die Labyrinthregion des in Fig. 327 abgebildeten Modells für sich allein stärker vergrössert ist.

Sehr lehrreich für die Entwicklung des Visceralskelets ist auch die Figur 330, welche den Kopf und Hals eines schon älteren menschlichen Embryo aus dem 5. Monat darstellt. Hier sind die kleinen Knorpelchen des Visceralskelets nach Abtragung der Haut durch Präparation freigelegt: der Ambos (*am*), der Hammer (*ha*) und der mit ihm zusammenhängende MECKEL'sche Knorpel (*MK*). Nach hinten vom ersten Visceralbogen folgt in einiger Entfernung der zweite oder der Zungenbeinbogen, welcher auch der REICHERT'sche Knorpel

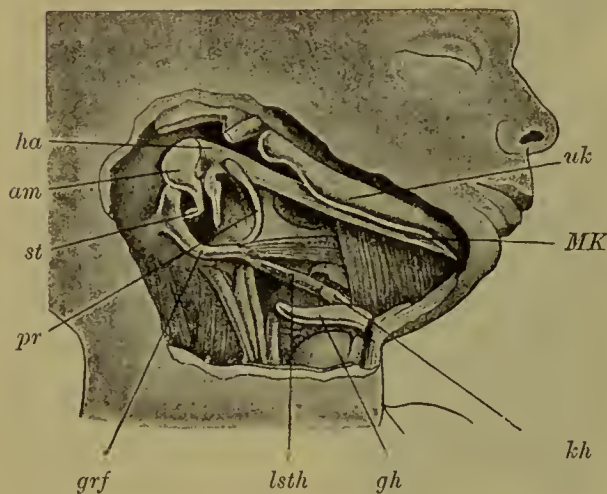


Fig. 330. Kopf und Hals eines menschlichen Embryo von 18 Wochen mit freigelegtem Visceralskelet. Vergrössert. Nach KÖLLIKER.

Der Unterkiefer ist etwas abgehoben, um den MECKEL'schen Knorpel zu zeigen, der zum Hammer führt. Das Trommelfell ist entfernt und der Paukenring (Annulus tympanicus) sichtbar. *ha* Hammer, der noch ohne Unterbrechung in den MECKEL'schen Knorpel *MK* übergeht, *uk* knöcherner Unterkiefer (Dentale) mit seinem am Schläfenbein articulirenden Gelenkfortsatz, *am* Ambos, *st* Steigbügel, *pr* Paukenring (Annulus tympanicus), *grf* Griffelfortsatz, *lsth* Ligamentum stylohyoideum, *kh* kleines Horn des Zungenbeins, *gh* grosses Horn des Zungenbeins.

genannt wird; er ist in drei Abschnitte gesondert. Der oberste Abschnitt ist mit der Labyrinthregion, dem noch knorpeligen Felsenbein, verschmolzen und stellt die Anlage des Griffelfortsatzes (Proc. styloideus) dar (Fig. 327 38, 329 9, 330 *grf*); der mittlere ist beim Menschen bindegewebig geworden und bildet ein festes Band, das Ligamentum stylohyoideum (Fig. 330 *lsth*), während er bei vielen Säugethieren zu einem ansehnlichen Knorpel wird; der dritte untere Abschnitt liefert das kleine Horn des Zungenbeins (Fig. 330 *kh*). Letzteres kann zuweilen, indem die untere Strecke des Ligamentum stylohyoideum verknorpelt, zu ansehnlicher Länge entwickelt sein und bis dicht zum unteren Ende des Griffelfortsatzes hinaufreichen.

Im dritten Schlundbogen tritt nur in der ventralen Strecke ein Verknorpelungsprocess ein und lässt auf jeder Seite des Halses die grossen Zungenbeinhörner (Fig. 327 44 u. 330 *gh*) hervorgehen. Grosse und kleine Hörner setzen sich an ein unpaares, median gelegenes

Knorpelstück an, welches einer Copula des Visceralskelets der Selachier entspricht und zum Körper des Zungenbeins wird (Fig. 327 43).

Auf Verknorpelungen endlich, die in der Gegend des ursprünglich vierten und fünften, häutigen Schlundbogens entstehen, lässt sich der Ursprung des Schildknorpels nach den Untersuchungen von DUBOIS und GEGENBAUR zurückführen (Fig. 327 45).

Nach neueren Untersuchungen (BAUMGARTEN, JACOBY, ZONDEK) scheint mir der Steigbügel (Fig. 329 1) ein einheitliches Skeletstück zu sein, das sich im obersten Theil des häutigen Zungenbeinbogens in unmittelbarer Nähe der knorpeligen Ohrkapsel anlegt. Seine ringförmige Beschaffenheit rührt daher, dass sein Bildungsgewebe von einem kleinen Ast der Carotis interna, der Arteria mandibularis oder perforans stapedia, durchbohrt wird. Diese bildet sich später bei dem Menschen und einigen Säugethieren vollständig zurück, während sie bei anderen (Nagern, Insectenfressern etc.) als ziemlich ansehnliches Gefäss erhalten bleibt.

Für die hier vertretene Ansicht, dass der Steigbügel dem zweiten, Hammer und Ambos dem ersten Schlundbogen angehören, spricht auch das wichtige Verhältniss der Nervenvertheilung am Musculus stapedius und am Tensor tympani, wie kürzlich in zutreffender Weise von RABL hervorgehoben worden ist. Der Muskel des Steigbügels wird von dem Nerv des zweiten Schlundbogens, dem Facialis, versorgt; er bildet eine zusammengehörige Gruppe mit dem M. stylohyoideus und dem hinteren Bauch des Biventer; der Muskel des Hammers empfängt einen Ast des Trigemini, welcher der Nerv des Kieferbogens ist.

Ursprünglich befinden sich alle Gehörknöchelchen, in weiches Gallertgewebe eingebettet, ausserhalb der Paukenhöhle, die noch als eine enge Spalte erscheint. Erst nach der Geburt ändert sich dieses Verhältniss. Unter Aufnahme von Luft weitert sich die Paukenhöhle aus, ihre Schleimhaut stülpt sich zwischen die Gehörknöchelchen aus, wobei das eben erwähnte Gallertgewebe einem Schrumpfungsprocess anheimfällt. Gehörknöchelchen und Chorda tympani kommen so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen; genau betrachtet aber sind sie nur in dieselbe vorgeschoben, da sie auch beim Erwachsenen noch in Schleimhautfalten eingeschlossen sind und dadurch mit der Wand der Paukenhöhle ihren ursprünglichen und genetisch begründeten Zusammenhang bewahren.

### c) Die Entwicklung des knöchernen Kopfskelets.

Bis jetzt ist im Grossen und Ganzen der Aufbau des Kopfskelets noch ein einfacher. Dagegen erreicht er auf dem dritten Entwicklungsstadium mit dem Eintritt des Verknöcherungsprocesses in kurzer Zeit eine sehr hohe Complication. Die Complication wird namentlich dadurch herbeigeführt, dass sich zwei vollständig verschiedene Knochenarten entwickeln, von denen man die einen als primordiale, die anderen als Deck- oder Belegknochen bezeichnet hat.

Primordiale Knochen sind solche, die sich aus dem knorpeligen Primordialskelet selbst entwickeln. Entweder entstehen hierbei, wie es bei der Verknöcherung der Wirbelsäule, der Rippen und des Brustbeins beschrieben wurde, Knochenkerne im Innern des Knorpels nach Erweichung und Auflösung seiner Grundsubstanz, oder es ändert die Knorpeloberhaut (das Perichondrium)



ihre bildende Thätigkeit und scheidet anstatt Knorpelschichten Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel aus. Im ersten Fall kann man von einer entochondralen, im zweiten Fall von einer perichondralen Verknöcherung reden. Auf beide Weisen kann das knorpelige Primordialskelet verdrängt und durch ein knöchernes ersetzt werden, wobei in den einzelnen Wirbelthierclassen Knorpelreste in bald grösserem, bald geringerem Umfang erhalten bleiben.

Am Kopfskelet menschlicher Embryonen beginnen schon einzelne primordiale Knochen im 3. Monat aufzutreten; sie sind in den Fig. 326 u. 327 leicht an dem hellgrauen Ton von dem blau gefärbten Knorpel zu unterscheiden: die grossen Keilbeinflügel (7), die Knochenkerne (9) in den knorpeligen Partes condyloideae (8) und ein Knochenkern (10) in der Hinterhauptsschuppe.

Die Deck- oder Belegknochen dagegen nehmen ausserhalb des Primordialschädels in dem ihn einhüllenden Bindegewebe ihren Ursprung entweder in der seine Oberfläche bedeckenden Haut oder in der die Kopfdarmhöhle auskleidenden Schleimhaut. Sie sind daher Verknöcherungen, welche am ganzen übrigen Achsenskelet nicht vorkommen und welche auch dem Kopfskelet ursprünglich fremd sind. Daher kann man sie auf früheren Entwicklungsstadien und in manchen Wirbelthierclassen selbst beim erwachsenen Thier abpräpariren, ohne den Primordialschädel in irgend einer Weise zu beschädigen. Anders liegt es bei den primären Knochen, deren Entfernung immer eine theilweise Zerstörung des Knorpelskelets bedingt.

Wenn die Belegknochen dem Kopfskelet, wie oben gesagt wurde, ursprünglich fremd sind, so erwächst daraus die Frage nach ihrer Herkunft. Zu ihrer Beantwortung muss ich etwas weiter ausholen. Bei niederen Wirbelthieren entwickelt sich ausser dem inneren, knorpeligen Achsenskelet noch ein äusseres oder Hautskelet, welches zum Schutz der Körperoberfläche dient, sich aber am Mund auch noch eine Strecke weit in die Kopfdarmhöhle fortsetzt und hier als Schleimhautskelet bezeichnet werden kann. Im einfachsten Zustand besteht es, wie der Schuppenpanzer der Selachier, aus kleinen, dicht bei einander gelegenen Zähnchen, den Placoidschuppen, die durch Verknöcherung von Haut- und Schleimhautpapillen hervorgegangen sind (siehe S. 182). In anderen Abtheilungen der Fische setzt sich der Hautpanzer aus grösseren oder kleineren Knochenplatten zusammen, die an ihrer freien Fläche zahlreiche Zähnchen oder einfachere Stacheln tragen. Sie werden als Schuppen, Schilder, Tafeln, Hautknochen je nach ihrer Form und Grösse beschrieben; sie lassen sich aus dem Placoidschuppenpanzer der Selachier in sehr einfacher Weise ableiten dadurch, dass grössere oder kleinere Gruppen von Zähnchen an ihrer Basis verschmolzen sind und so grössere oder kleinere Skeletstücke erzeugt haben. Grössere Knochenstücke entstehen meist im Bereich des Kopfskelets und besonders an solchen Stellen, wo knorpelige Theile der Schädelkapsel oder der Schlundbogen dicht an die Oberfläche herantreten. So findet man bei vielen Ganoiden und Teleostiern das Gehirn von einer doppelten Kapsel eingehüllt, von einer inneren, rein knorpeligen oder mit Knochenkernen versehenen Kapsel und von einem ihr unmittelbar aufliegenden, knöchernen Panzer. Bei den höheren Wirbelthieren wird das Hautskelet meist voll-

ständig rückgebildet, am Kopf aber bleibt es zum grossen Theil erhalten und liefert die oben erwähnten Deck- und Belegknochen, die zur Ergänzung und Vervollständigung des inneren Skelets beitragen.

In die ursprüngliche Entwicklung der Deckknochen kann man bei vielen Amphibien noch interessante Einblicke thun (Fig. 331). Pflugschar- und Gaumenbeine z. B., welche Belegknochen sind, entstehen bei sehr jungen Tritonlarven in der Weise,

dass sich in der Schleimhaut der Mundhöhle kleine Zähne ( $z'$ ) bilden, und dass diese dann an ihrer Basis zu kleinen, zahntragenden Knochenplatten ( $z, z'$ ) verschmelzen. Die Knochenplatten vergrössern sich eine Zeit lang, indem in der benachbarten Schleimhaut weitere Zahnschmelzen angelegt werden und sich an ihren Rand neu ansetzen; später verlieren sie häufig den Besatz der Zähne, welche resorbirt und zerstört werden. Der hier geschilderte, ursprüngliche Entwicklungsprocess der Deckknochen ist bei den meisten Amphibien, man kann sagen, abgekürzt. Bei ihnen werden an den Stellen der Schleimhaut, welche Pflugschar- und Gaumenbein einnehmen, Zahnschmelzen überhaupt nicht mehr angelegt, sondern es findet in der Gewebsschicht, in welcher sonst die Basen der Zähne verschmolzen sein würden, ein Verknöcherungsprocess direct statt. In derselben abgekürzten Weise nehmen dann auch die Deckknochen bei allen Reptilien, Vögeln und Säugethieren ihren Ursprung.



Fig. 331. Pflugscharbein (Vomer) einer 1,3 cm langen Axolotllarve.

Durch Verschmelzung von Zähnen  $z, z'$  ist eine zahntragende Knochenplatte in der Schleimhaut entstanden.  $z'$  in Entwicklung begriffene Zahnschmelzen, die sich später an den Rand der Knochenplatte ansetzen und zu ihrem Wachsthum beitragen.

Bei den höheren Wirbelthieren, insbesondere bei den Säugethieren, sind das Primordialcranium, die primären Verknöcherungen und die Belegknochen, die bei den Fischen und Amphibien auch beim erwachsenen Thiere leicht von einander zu unterscheiden sind, nur auf sehr frühen Entwicklungsstadien als gesonderte Theile zu erkennen. Leicht ist ihre Unterscheidung auch noch an dem Kopfskelet des menschlichen Embryo aus dem 3. Monat, wie aus den Fig. 326 und 327 zu ersehen ist. Hier sind die Belegknochen durch einen gelben Farbton gut kenntlich gemacht: in Fig. 326 das Nasale (11), das Zygomaticum (14), die Schuppe des Schläfenbeins (19) mit Processus zygomaticus (15), der Annulus tympanicus (18), der knöcherne Unterkiefer (16). Auf der linken Seite des Modells sind sie abgetrennt, damit die einzelnen Theile des knorpeligen Primordialcranium für sich leichter zu überschauen sind. Bei der in Fig. 327 dargestellten seitlichen Ansicht nimmt man von Belegknochen noch das Thränenbein (28), Pflugschar- und Gaumenbein (32 u. 33), endlich den Zahnfortsatz und die Gaumenplatte vom Zwischen- und Oberkiefer (34 u. 35) wahr.

Später wird am Kopfskelet des Menschen, wie überhaupt aller höheren Thiere, die Erkennung des verschiedenartigen Ursprungs der Skelettheile immer schwieriger, zuletzt unmöglich. Es hängt dies von verschiedenen Factoren ab. Einmal wird das knorpelige Primordialcranium von Anfang an in einem theilweise verkümmerten Zustande angelegt; ein grosser Theil seiner Decke fehlt; die so entstandene



Oeffnung wird durch eine Bindegewebsmembran verschlossen. Zweitens schwindet das knorpelige Primordialcranium später theils durch Auflösung, theils durch Umwandlung in primordiale Knochen fast vollständig bis auf geringe Reste, welche sich allein in der knorpeligen Nasenscheidewand und den damit verbundenen Knorpeln der äusseren Nase erhalten haben. Drittens ist an ausgebildeten Schädel eine Unterscheidung der primordialen Knochen und der Deckknochen nicht mehr möglich, weil letztere ihre oberflächliche Lage verlieren, sich innig mit den aus dem Primordialschädel entstandenen Knochen verbinden und mit ihnen, die Lücken ausfüllend, ein festes, geschlossenes Knochengehäuse gemischten Ursprungs bilden. Viertens verschmelzen beim erwachsenen Thiere vielfach Knochen, die beim Embryo getrennt angelegt werden und sich bei niederen Wirbelthieren auch getrennt erhalten. Es verschmelzen nicht nur Knochen desselben Ursprungs, sondern auch Beleg- und primordiale Knochen, wodurch die Möglichkeit ihrer Unterscheidung später vollständig aufgehoben wird. Viele Knochen des menschlichen Schädels stellen somit Knochencomplexe dar. Im Allgemeinen kann als Regel gelten, dass die Verknöcherungen an der Basis und Seitenwand des Schädels primordiale sind, dass dagegen an der Decke und im Gesicht Belegknochen auftreten.

Im Einzelnen gehören zu den primordialen Elementen folgende Theile des menschlichen Schädels: 1) das Hinterhauptsbein mit Ausnahme des oberen Theiles der Schuppe, 2) das Keilbein mit Ausnahme der inneren Lamelle des Flügelfortsatzes, 3) das Siebbein und die Muscheln, 4) die Pyramide und der Warzenfortsatz des Schläfenbeins, 5) die Gehörknöchelchen: Hammer, Ambos, Steigbügel, 6) der Körper des Zungenbeins mit grossem und kleinem Horn.

Dagegen sind Belegknochen 1) der obere Theil der Schuppe des Hinterhauptsbeins, 2) das Scheitelbein, 3) das Stirnbein, 4) die Schuppe des Schläfenbeins, 5) die innere Lamelle des Flügelfortsatzes vom Keilbein, 6) der Annulus tympanicus, 7) das Gaumenbein, 8) Pflugscharbein, 9) Nasenbein, 10) Thränenbein, 11) Jochbein, 12) Oberkiefer, 13) Unterkiefer.

Nach dieser Uebersicht lasse ich einige genauere Details über die Entwicklung der oben aufgezählten Kopfknochen folgen.

#### a) Knochen der Schädelkapsel.

1) Das Hinterhauptsbein stellt zuerst einen das Hinterhauptsloch umgebenden knorpeligen Ring dar, der am Anfang des 3. Monats von drei (Fig. 326), dann vier Punkten aus zu verknöchern beginnt. Ein Knochenkern bildet sich nach vorn, ein anderer nach hinten vom Hinterhauptsloch (Fig. 326 10), zwei weitere zu seinen Seiten (Fig. 326 u. 327 9). Auf diese Weise entstehen 4 Knochen, die je nach dem Grad ihrer Entwicklung durch breitere, später schmalere Knorpelstreifen zusammenhängen. Bei niederen Wirbelthieren, Fischen, Amphibien erhalten sie sich in diesem Zustand getrennt und werden als Occipitale basilare, superius und laterale unterschieden.

Zu ihnen gesellt sich bei den Säugethieren und beim Menschen noch ein Deckknochen, der weiter oberhalb des Hinterhauptslochs mit zwei getrennten Verknöcherungscentren im Bindegewebe seinen Ursprung nimmt, das Interparietale. Es beginnt schon im 3. Fötal-

monat mit dem Occipitale superius zu verschmelzen und mit ihm zusammen die Schuppe zu bilden, doch so, dass bis zur Geburt eine von links und rechts einspringende Furche die Grenze der beiden genetisch verschiedenen Theile andeutet.

Beim Neugeborenen sind Schuppe, Occipitalia lateralia und O. basillare noch durch schmale Knorpelreste von einander getrennt. Im 1. Jahre verschmilzt darauf die Schuppe mit den Seitentheilen (Partes condyloideae), und zuletzt verbindet sich mit diesen noch im 3. bis 4. Jahre der Grundtheil (Pars basilaris). Das Hinterhauptsbein ist also ein aus 5 getrennten Knochen entstandener Complex.

2) Das Keilbein entsteht gleichfalls aus zahlreichen, in der Basis des Primordialcranium auftretenden Knochenkernen, die bei niederen Wirbelthierclassen getrennt bleibende Theile der Schädelkapsel darstellen. In der Verlängerung der Pars basilaris des Hinterhauptsbeins nach vorn erscheinen in der Gegend der Sattelgrube ein hinteres und ein vorderes Paar von Knochenkernen und bilden die Anlage des vorderen und des hinteren Keilbeinkörpers. Zur Seite derselben entwickeln sich besondere Knochenkerne für die kleinen und für die grossen Flügel. Beim Menschen treten die Knochenkerne des letzteren in der knorpeligen Anlage des Keilbeins am frühzeitigsten auf (Fig. 326 u. 327 7).

Bei den meisten Säugethieren verschmelzen die kleinen Flügel mit dem vorderen, die grossen Flügel mit dem hinteren Körper. Es entstehen daher 2 durch einen dünnen Knorpelstreifen getrennte Keilbeine, ein vorderes und ein hinteres, welches sich nach vorn an das Hinterhauptsbein anschliesst. Beim Menschen vereinigen sich schliesslich noch beide durch Verknöcherung des oben erwähnten Knorpelstreifens zum unpaaren, einfachen, mit mehreren Fortsätzen versehenen Keilbein. Die Verschmelzung der zahlreichen Knochenkerne geht hier in der Reihenfolge vor sich, dass im 6. fötalen Monat die kleinen Keilbeinflügel mit dem vorderen Körper verwachsen, kurz vor der Geburt dieser mit dem hinteren Körper verschmilzt, und im 1. Lebensjahre sich noch die grossen Flügel hinzugesellen. Von diesen wachsen nach abwärts die äusseren Lamellen der Flügelfortsätze hervor, während die inneren als Deckknochen angelegt werden. Im Bindegewebe der Seitenwand der Mundhöhle entwickelt sich ein besonderer Verknöcherungsherd und liefert ein dünnes Knochenplättchen, das sich bei vielen Säugethieren als ein besonderes, dem Flügelfortsatz des Keilbeins anliegendes Skeletstück (Os pterygoideum) erhält. Beim Menschen verschmilzt es frühzeitig mit dem Keilbein, obwohl es einen von ihm ganz verschiedenartigen Ursprung hat.

3) Das Schläfenbein ist ein Complex verschiedener Knochen, die noch beim Neugeborenen zum grössten Theil getrennt sind. Das Felsenbein mit dem Warzenfortsatz entwickelt sich mit mehreren Knochenkernen aus dem Theil des Primordialschädels, welcher das Gehörorgan einschliesst und daher auch als knorpelige Ohrkapsel bezeichnet worden ist. Mit ihm vereinigt sich nach der Geburt der Griffelfortsatz, der beim Embryo ein Knorpelstück ist, das aus dem oberen Ende des 2. Schlundbogens hervorgeht und durch einen eigenen Knochenkern selbständig verknöchert.

Zu den primordialen gesellen sich beim Menschen 2 Deckknochen, Schuppe und Pankentheil, welche dem Primordialcranium ebenso fremd sind, wie die Scheitel- oder Stirnbeine. Von ihnen ist der



Paukentheil (Fig. 329 7, 330 *pr*) anfänglich ein schmaler Ring, welcher zur Einrahmung des Trommelfells dient. Er entwickelt sich im Bindegewebe nach aussen von den Gehörknöchelchen, besonders nach aussen vom Hammer (*ha*) und des mit ihm verbundenen MECKEL'schen Knorpels (*MK*). So erklärt sich die Lage des langen Fortsatzes des Hammers in der Fissura petrotympanica, wenn bald nach der Geburt die primordiale und die Deckknochen unter einander verschmelzen. Der Paukenring nämlich verbreitert sich allmählich zu einer Knochenplatte, welche dem äusseren Gehörgang zur Stütze dient; die Platte verwächst dann mit dem Felsenbein bis auf eine enge Spalte, die Fissura petrotympanica oder Glaseri, welche offen bleibt, weil hier die Chorda tympani und der lange Fortsatz des Hammers beim Embryo zwischen die Knochen, als sie noch getrennt waren, eingeschoben waren.

Bei niederen Wirbelthieren, aber auch bei vielen Säugern, bleiben die angeführten Stücke getrennt und werden in der vergleichenden Anatomie als Os petrosum, Os tympanicum und Os squamosum unterschieden.

4) Das Siebbein und die Nasenmuscheln sind primordiale Knochen, die sich aus dem hinteren Theil der knorpeligen Nasenkapsel entwickeln, während ihr vorderer Theil bestehen bleibt und die knorpelige Nasenscheidewand und die äusseren Nasenknorpel liefert.

Von den Deckknochen des Primordialcranium, die im Allgemeinen am Anfange des 3. Monats zu verknöchern beginnen, erhalten sich getrennt: das Scheitelbein, das Stirnbein, Nasenbein, Thränenbein und Pflugscharbein. Von diesen ist das Stirnbein ursprünglich ebenfalls eine paarige Bildung und besteht als solche noch bis ins 2. Lebensjahr hinein, in welchem die Verschmelzung in der Stirnnaht beginnt. Nasen- und Thränenbeine sind Belegknochen der knorpeligen Nasenkapsel (Fig. 326 *II* u. 327 *28*). Das Pflugscharbein entsteht zu beiden Seiten der knorpeligen Nasenscheidewand im 3. Monat als paarige Bildung (Fig. 327 *32*). Die beiden Lamellen verschmelzen später unter Schwund des zwischen ihnen gelegenen Knorpels.

### β) Knochen des Visceralskelets.

Die übrigen Kopfknochen, welche bisher nicht erwähnt wurden, gehören dem Visceralskelet an, theils als primordiale, theils als Belegknochen.

Primordiale Theile sind das Zungenbein und die Gehörknöchelchen, Ambos, Hammer und Steigbügel. Sie zeichnen sich durch sehr geringe Dimensionen aus und treten gegenüber den mächtig entwickelten Belegknochen sehr in den Hintergrund. Das Zungenbein beginnt gegen Ende des embryonalen Lebens von mehreren Punkten aus zu verknöchern. Die Gehörknorpel erhalten schon im 4. Monat vom Periost aus einen knöchernen Ueberzug, innerhalb dessen hier und da Knorpelreste auch beim Erwachsenen bestehen bleiben. Nach neueren Untersuchungen erweist sich der Hammer als ein zusammengesetztes Skeletstück. Der lange Fortsatz nämlich entwickelt sich als ein Belegknochen (Fig. 329 *b*) auf dem Theil des MECKEL'schen Knorpels (*8*), der zwischen Felsenbein und Paukenring hindurchtritt. Während der Knorpel sich rückbildet, verschmilzt der Belegknochen mit dem grösseren primordialen Theil des Hammers. Wahrscheinlich entspricht er dem Os angulare niederer Wirbelthiere.

Die Belegknochen des Visceralskelets, Oberkiefer,

Gaumenbein, Flügelbein, Jochbein und Unterkiefer entwickeln sich in der Umgebung der Mundöffnung im Bindegewebe des häutigen Oberkiefer- und Unterkieferfortsatzes.

Die Oberkiefer (Fig. 327 35) sind ein Complex von zwei Paar Knochen, die sich bei den meisten Wirbelthieren auch getrennt erhalten. Ein Paar entwickelt sich auf den beiden Oberkieferfortsätzen lateral von der knorpeligen Nasenkapsel. Das andere Paar erscheint in der 8.—9. Woche, wie TH. KÖLLIKER genau verfolgt hat, auf dem zwischen beiden Nasenlöchern gelegenen Theil des Stirnfortsatzes. Es entspricht einem wirklichen paarigen Zwischenkiefer (Intermaxillare, Praemaxillare) und schliesst später die Anlagen der 4 Schneidezähne in sich ein (Fig. 327 34).

Die 2 Zwischenkiefer verschmelzen beim Menschen frühzeitig mit den Anlagen der 2 Oberkiefer, nachdem sich zuvor die 2 häutigen Oberkieferfortsätze mit den inneren Nasenfortsätzen verbunden haben. An jugendlichen Schädeln bezeichnet noch eine vom Foramen incisivum quer nach aussen ziehende, nahtartige Stelle (die Sutura incisiva), welche zuweilen auch beim Erwachsenen erhalten ist, die Grenze zwischen Maxillare und Intermaxillare.

Von den 2 Oberkiefern wachsen frühzeitig horizontale Lamellen in die Gaumenfortsätze hinein und erzeugen mit entsprechenden Fortsätzen der beiden Gaumenbeine den harten oder knöchernen Gaumen (Fig. 327).

Gaumenbeine (Fig. 327 33) und Flügelbeine entwickeln sich in der Decke und Seitenwand der Mundhöhle; sie sind daher Schleimhautknochen. Die Flügelbeine legen sich, wie schon auf S. 377 erwähnt wurde, den knorpeligen, nach vorn gerichteten Auswüchsen der grossen Keilbeinflügel an. Bei vielen Säugethieren erhalten sie sich zeitlebens getrennt vom Keilbein, beim Menschen aber verwachsen sie mit ihm und werden nun als innere Lamelle des Flügelfortsatzes von der äusseren Lamelle unterschieden, welche durch Verknöcherung des Knorpels ihren Ursprung nimmt.

Die Vorgänge bei der Entwicklung des Visceralskelets, welche hier und in früheren Abschnitten (S. 170, 308) besprochen worden sind, geben die Grundlage ab für das Verständniss von Missbildungen, welche beim Menschen ziemlich häufig in der Oberkiefer- und Gaumengegend beobachtet werden. Ich meine die Lippen-, Kiefer- und Gaumenspalten, welche nichts Anderes als Hemmungsmissbildungen sind. Sie entstehen, wenn die einzelnen Anlagen, von welchen die Oberlippe, der Oberkiefer und der Gaumen gebildet werden, nicht zur normalen Vereinigung gelangen (Fig. 274, 287—289).

Die Hemmungsmissbildung kann sehr verschiedene Variationen darbieten, je nachdem die Verwachsung gänzlich oder nur theilweise, auf beiden Seiten des Gesichts oder nur einseitig unterblieben ist.

Bei totaler Hemmung, bei doppelseitiger Gaumen-, Kiefer-, Lippenspalte stehen beide Nasenhöhlen mit der Mundhöhle durch eine von vorn nach hinten durchgehende, linke und rechte Spalte in weitem Zusammenhang. Von oben ragt die Nasenscheidewand frei in die Mundhöhle hinein, nach vorn verbreitert sie sich und trägt hier den mangelhaft ausgebildeten Zwischenkiefer mit den verkümmerten Schneidezähnen. Vor ihm liegt ein kleiner Hautwulst, die Anlage des Mittelstücks der Oberlippe. Seitwärts von den Spalten



und den Nasenlöchern, die nach unten keinen Abschluss erhalten haben, liegen die beiden getrennten Oberkieferfortsätze mit den knöchernen Oberkiefern und den Anlagen der Eck- und Backzähne. Von ihnen springen die horizontalen Gaumenplatten nur eine kleine Strecke weit als Leisten in die Mundhöhle vor und haben den Anschluss an die Nasenscheidewand nicht erreicht. Eine derartige Missbildung ist sehr lehrreich auch für das Verständniss der früher beschriebenen normalen Entwicklungsprozesse.

Wenn die Hemmung nur eine theilweise ist, so kann die Verschmelzung entweder nur an den Oberkieferfortsätzen oder nur an den Gaumenplatten auf einer oder auf beiden Seiten unterbleiben. Im ersten Fall entsteht die Kieferlippenspalte oder sogar nur eine Lippenspalte (Hassenscharte), während harter und weicher Gaumen normal gebildet sind. Im anderen Falle ist der Oberkiefer gut entwickelt und äusserlich von einer Missbildung nichts wahrzunehmen, während ein einseitiger oder doppelseitiger Spalt durch den weichen Gaumen oder gleichzeitig auch noch durch den harten Gaumen hindurchgeht (Wolfsrachen).

Mit eingreifenden Metamorphosen ist die Entwicklungsgeschichte des Unterkiefers verbunden. Wie schon früher dargestellt wurde, wird bei den jüngsten Embryonen die Mundhöhle von unten her durch die häutigen Unterkieferfortsätze begrenzt. In ihnen entwickelt sich dann der MECKEL'sche Knorpel (Fig. 327 17, 329 3 u. 330 MK), der mit seinem Schädelende die Anlage des Hammers (20 u. *ha*) liefert und dadurch wieder mit dem Ambos (21 u. *am*) in Gelenkverbindung steht (vergl. S. 372). An seinem ventralen Ende verbindet er sich in der Mittellinie bei den Säugethieren mit dem entsprechenden Theil der anderen Seite, während beim Menschen ein kleiner Zwischenraum zwischen ihnen bleibt.

Da die oben genannten kleinen Knorpelchen im ersten häutigen Schlundbogen entstanden sind, entsprechen sie in ihrer Lage, nicht minder auch in ihrer gegenseitigen Verbindung und in manchen anderen Beziehungen den grossen Knorpelstücken, die wir oben bei den Selachiern (Fig. 325) als Palatoquadratum (*O*) und Mandibulare (*U*) kennen gelernt haben. Bei den Selachiern dienen Palatoquadratum und Mandibulare als echter Kieferapparat, indem sie auf ihren Rändern die nur in der Schleimhaut befestigten Zähne tragen und indem sich an ihre Oberfläche die Kaumuskeln ansetzen.

Bei den Säugethieren und dem Menschen ist die Aufgabe der im ersten Schlundbogen entstandenen Knorpel eine wesentlich andere geworden; sie sind in den Dienst des Gehörapparats getreten; eine tiefgreifende, in ihrem Endergebniss wunderbare und höchst bedeutungsvolle Metamorphose hat sich hier vollzogen. Um dieselbe zu verstehen, muss ich ein paar vergleichend-anatomische Thatsachen kurz berühren.

Mit dem Auftreten von Verknöcherungen verliert der primäre Unterkiefer bei den Knochenfischen, Amphibien und Reptilien seine einfache Beschaffenheit und wandelt sich zu einem oft sehr zusammengesetzten Apparat um. Die Verknöcherungen sind wieder in derselben Weise, wie es im Bereich des übrigen Kopfskelets der Fall ist, von zweierlei verschiedener Art, primäre und secundäre. Primär ist ein Knochen, der im Gelenktheil des Knorpels auftritt und das Os articulare

liefert. Dazu gesellen sich mehrere, im umgebenden Bindegewebe entstehende Belegknochen, von denen zweien, dem Angulare und dem Dentale, eine allgemeinere Bedeutung zukommt. Beide legen sich an der Aussenseite des Knorpelstabes an, das Angulare nahe am Gelenk, das Dentale nach vorn von ihm bis zur Symphyse. Das Dentale wird ein wichtiges Skeletstück, das eine beträchtliche Grösse erreicht, in seinem oberen Rande die Zähne aufnimmt und den MECKEL'schen Knorpel derart unwächst, dass er fast allseitig in einen knöchernen Cylinder eingeschlossen wird. Der ganze complicirte Apparat, zusammengesetzt aus mehreren Knochen und ans dem von ihnen eingeschlossenen, ursprünglichen Knorpel, bewegt sich im primären Kiefergelenk zwischen Palatoquadratum und Os articulare.

Denselben Anlagen begegnen wir auch bei den Säugethieren und beim Menschen wieder. Im Gelenktheil des Unterkieferknorpels, der die Form des Hammers angenommen hat (Fig. 327 20, 329 3 u. 330 ha), bildet sich ein besonderer Knochenkern, der dem Articulare anderer Wirbelthiere entspricht. In seiner Nähe erscheint als Belegknochen ein ausserordentlich kleines Angulare (Fig. 329 b), das später mit ihm verschmilzt und den langen Fortsatz des Hammers liefert. Der zweite Belegknochen oder das Dentale (Fig. 327 16 u. 330 uk) erreicht dagegen eine beträchtliche Grösse und wird allein zum später functionirenden Unterkiefer, während die übrigen Theile, welche bei den Knochenfischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln im zusammengesetzten Kieferapparat beim Kaugeschäft mitwirken (Palatoquadratum resp. Quadratum, Articulare, Angulare und MECKEL'scher Knorpel), ihre ursprüngliche Function verlieren und eine anderweite Verwendung finden.

Die wichtigste Veranlassung zu dieser tiefgreifenden Umgestaltung ist wohl hauptsächlich darin zu suchen, dass bei den Säugethieren und beim Menschen sich an Stelle des primären Kiefergelenks ein neues secundäres Kiefergelenk entwickelt. Das primäre Kiefergelenk, in welchem das zahntragende Dentale bewegt wird, liegt, wie wir oben gesehen haben, zwischen Palatoquadratum und Articulare.

Da nun bei den Säugethieren das Palatoquadratum und das Articulare dem Ambos und dem Hammer entsprechen, so ist im Hammer-Ambosgelenk das primäre Kiefergelenk niederer Wirbelthiere zu suchen. Vermittelst desselben wird bei den Säugethieren und dem Menschen das Dentale nicht mehr bewegt, weil dieses selbst mit der Schädelkapsel eine directere Gelenkverbindung eingeht. Es sendet nämlich einen Knochenfortsatz, den Processus condyloideus (Fig. 330) nach oben empor und verbindet sich hierdurch mit der Schuppe des Schläfenbeins in einiger Entfernung vor dem primären Gelenk zum secundären Kiefergelenk, an welchem nur Belegknochen theilnehmen.

Die naturgemässe Folge von der neuen Gelenkbildung ist, dass der primäre Unterkieferapparat für den Kauact überflüssig geworden ist und in seiner Entwicklung gehemmt wird. Ambos, Hammer und das dem letzteren verbundene Angulare werden in Theile des Gehörorgans umgewandelt (siehe S. 371). Der übrige Theil des MECKEL'schen Knorpels (Fig. 327 17 u. 330 MK) beginnt beim Menschen vom 6. Monat an zu verkümmern. Eine Strecke, welche vom langen Fortsatz des Hammers an oder von der Fissura petrotympanica bis zur Eintrittsstelle in den knöchernen Unterkiefer am Foramen alveolare reicht, wandelt sich in einen Bindegewebsstreifen, das Ligamentum



laterale internum maxillae inferioris, um. Eine kleine Strecke nahe am vorderen Ende erhält schon früh einen besonderen Knochenkern und verschmilzt mit dem Belegknochen. Was sonst noch vom MECKEL'schen Knorpel im Canal des Unterkiefers vom Foramen alveolare an eingeschlossen ist, wird allmählich zerstört und aufgelöst, doch werden Reste des Knorpels noch beim Neugeborenen in der Symphyse aufgefunden.

Ursprünglich ist der knöcherne Unterkiefer eine paarige Bildung, bestehend aus zwei zahmtragenden Hälften. Diese erhalten sich bei vielen Säugethieren auch getrennt und werden durch Bindegewebe zu einer Symphyse verbunden. Beim Menschen vereinigen sie sich im 1. Lebensjahr durch Verknöcherung des Zwischengewebes zu einem unpaaren Stück.

### 3. Ueber die Stellung des Kopfskelets zum Rumpfskelet.

Schon in verschiedenen Abschnitten dieses Lehrbuchs, bei Besprechung der Ursegmente, des Nervensystems, besonders aber jetzt bei Besprechung des Achsenskelets wurde auf vielfache Uebereinstimmungen hingewiesen, welche zwischen Einrichtungen des Kopfes und des Rumpfes wahrgenommen werden. Auf die Uebereinstimmungen und Verschiedenheiten, welche zwischen beiden Regionen des Körpers im Laufe ihrer Entwicklung hervortreten, sei hier im Zusammenhang noch einmal kurz hingewiesen.

Die Gliederung des Wirbelthierkörpers nimmt ihren Ausgang von den Wandungen der primären Leibessäcke, deren dorsaler an die Chorda und das Nervenrohr angrenzender Abschnitt durch Faltenbildung in hinter einander gelegene Säckchen, die Ursegmente, zerfällt (Fig. 107 u. 109).

Da sich aus der Wand der Ursegmente die willkürliche Musculatur entwickelt, so stellt sie das am frühzeitigsten segmentirte Organsystem der Wirbelthiere dar. Die „Myomerie“ ist nun wohl die directe Ursache einer segmentalen Anordnung der peripheren Nervenbahnen, indem die zu einem Segment gehörenden Bewegungsnerven sich zu einer vorderen Wurzel an ihrem Austritt aus dem Rückenmark vereinigen und ebenso die Empfindungsnerven, die von einer entsprechenden Hautstrecke herkommen, zusammen eine sensible Wurzel darstellen.

Zur Zeit, wo sich die Segmentirung der Musculatur und der peripheren Nervenbahnen schon ausgebildet hat, ist das Skelet noch ungegliedert: denn es wird nur dargestellt durch die Chorda dorsalis. Das weiche Mesenchym, welches die Chorda und das Nervenrohr einhüllt und zum Mutterboden für das später in die Erscheinung tretende, gegliederte Achsenskelet wird, ist noch eine zusammenhängende Füllmasse.

In dieser Zeit ist die Sonderung von Kopf und Rumpf schon erfolgt. Sie wird erstens dadurch herbeigeführt, dass sich am vordersten Abschnitt des Körpers die höheren Sinnesorgane anlegen, zweitens dadurch, dass sich das Nervenrohr zu den ansehnlichen Hirnblasen ausweitet, drittens dadurch, dass die Wandungen des Kopfdarmus von regelmässigen Schlundspalten durchbohrt werden und so ebenfalls eine Art von Segmentirung (die Branchiomerie) erfahren.

Der sich in dieser Weise zum Kopf umwandelnde Abschnitt des Körpers ist von Anfang an gegliedert

und baut sich aus Segmenten auf, deren Zahl noch strittig ist.

Die Entwicklung von Schlundspalten hat noch weitere Verschiedenheiten zwischen Kopf und Rumpf zur Folge. Der vorderste Theil der Leibeshöhle wird durch das Auftreten der Schlundspalten in mehrere, hinter einander gelegene Kopfhöhlen gegliedert. Indem diese ihren Hohlraum verlieren, hat sich am Kopfe eine der Brust- und Bauchhöhle entsprechende Einrichtung zurückgebildet. Ferner entwickeln sich aus den Wandzellen der Kopfhöhlen ansehnliche, quergestreifte Muskelmassen zur Bewegung und Verengung der einzelnen Abschnitte des Kiemendarms, während am Rumpf die willkürliche Musculatur nur von den Ursegmenten abstammt. Diese breiten sich am Rumpf sowohl dorsalwärts über das Nervenrohr, als auch ventral in die Brust- und Bauchwand aus, während sie am Kopf auf einen kleinen Raum beschränkt bleiben und keine reichere Entwicklung erfahren.

Nachdem so Kopf und Rumpf schon in hohem Grade verschiedenartig geworden sind, beginnt sich erst das knorpelige Achsenskelet anzulegen. Es ist mithin eine Einrichtung von verhältnissmässig jungem Ursprung, wie sie denn auch nur dem Stamm der Wirbelthiere eigenthümlich ist und hier selbst ihrem einfachsten Vertreter, dem *Amphioxus lanceolatus*, noch fehlt.

Das knorpelige Achsenskelet entwickelt sich von vornherein in den beiden Hauptabschnitten des Körpers zum Theil in gleichartiger, zum Theil in ungleichartiger Weise.

Gleichartig ist die Entwicklung, insofern der Verknorpelungsprocess am Kopf und Rumpf im perichordalen Bindegewebe beginnt, sich dann von oben und unten um die Chorda erstreckt und sie einschneidet und schliesslich sich noch auf die Bindegewebsschicht fortsetzt, welche das Nervenrohr umhüllt.

Die Ungleichartigkeit dagegen spricht sich in der eintretenden oder ausbleibenden Segmentirung aus. Am Rumpf entsteht unter dem Einfluss der Musculatur eine Gliederung des knorpeligen Achsenskelets, indem feste Wirbelstücke mit bindegewebig bleibenden Zwischenwirbelbändern abwechseln. Am Kopf entwickelt sich gleich eine zusammenhängende Knorpelkapsel um die Hirnblasen. Die Gliederung, welche sich hier in anderen Organ-systemen, in dem Auftreten der Ursegmente und in der Anordnung der Hirnnerven ausprägt, hat keine Gliederung des zu ihnen gehörigen Achsenskelets zur Folge. Bei keinem Wirbelthier ist im Laufe seiner Entwicklung eine wechselnde Folge von Knorpelstücken und von bindegewebigen Zwischenscheiben als erste Anlage des Primordialeranium beobachtet worden. Eine solche aber als ursprünglicheren Zustand voranzusetzen, scheint keine Veranlassung vorzuliegen. Lassen sich doch in der geringen Entwicklung der aus den Ursegmenten des Kopfes hervorgehenden Muskeln, in der voluminösen Entfaltung des Gehirns und der Sinnesorgane Factoren erblicken, welche den Kopf schon früh zu einem minder beweglichen Abschnitt als den Rumpf gemacht haben. Damit aber kommt für den Kopf die Ursache, welche am Rumpf die Segmentirung des Achsenskelets nothwendig gemacht hat, in Wegfall.

In den letzten Jahren ist von mehreren Seiten (ROSENBERG, STÖHR, FRORIEP) die Ansicht ausgesprochen worden, dass in einigen



Wirbelthierclassen die Occipitalregion des Primordialcranium einen Zuwachs durch Verschmelzung mit Wirbelanlagen der Halsregion erfahre und so gleichsam „in stetem caudalen Vorrücken begriffen sei“.

Ausser der Gliederung in Wirbel spricht sich eine Segmentirung des Achsenskelets noch in dem Auftreten von unteren Bogen aus, welche sich von vorn nach hinten in regelmässiger Folge wiederholen. Sie werden am Kopf als Schlundbogen, am Rumpf als Rippen bezeichnet. Auch die Lage dieser Skelettheile steht in Abhängigkeit zu den ersten Segmentirungen, von welchen der Organismus der Wirbelthiere betroffen wurde. Denn die Rippen entwickeln sich zwischen den Muskelsegmenten durch Verknorpelungsprocesse in den sie trennenden Bindegewebsblättern, den Zwischenmuskelnbändern; die Schlundbogen aber stehen in Abhängigkeit zu den Schlundspalten, durch welche die ventrale Kopfgegend in eine Summe auf einander folgender Segmente zerlegt worden ist. Aus dem Bestehen von Rippen und von Schlundbogen lässt sich nicht folgern, dass die dazu gehörige Skeletachse gleichfalls segmentirt gewesen sein müsse. Sie sind nur ein Zeichen für die Segmentirung der Körperregion, zu welcher sie hinzugehören.

Dass bei den ausgebildeten Wirbelthieren die embryonal vorhandene Segmentirung des Kopfes mehr oder minder verloren geht, hängt besonders von zwei Momenten ab. Erstens entwickeln sich die Ursegmente nur wenig, liefern unbedeutende Muskeln, bilden sich zum Theil ganz zurück, zweitens wird das Visceralskelet von tief eingreifenden Metamorphosen betroffen. Namentlich bei den höheren Wirbelthieren erfährt es solche Rück- und Umbildungen, dass schliesslich nichts mehr von der ursprünglich segmentalen Anordnung seiner Theile (Kiefergaumenapparat, Gehörknöchelchen, Zungenbein) zu Tage tritt.

## B. Die Entwicklung des Extremitätenskelets.

Die Gliedmaassen setzen sich bei den Wirbelthieren vorn und hinten zur Seite des Rumpfes als kleine, flossenartige Auswüchse an (Fig. 141, 198, 332). Dass sie hier mehr der ventralen als der dorsalen Fläche des Körpers angehören, geht daraus hervor, dass sie von den ventralen Aesten der Rückenmarksnerven innervirt werden.

Ferner scheinen die Gliedmaassen zu einer grösseren Anzahl von Rumpfsegmenten zu gehören. Es lässt sich dies sowohl aus der Art der Nervenvertheilung, als auch aus der Abstammung ihrer Musculatur erschliessen. Denn die vorderen und die hinteren Gliedmaassen beziehen ihre Nerven immer von einer grösseren Anzahl von Spinalnerven. Die Muskeln aber stammen aus derselben Quelle wie die ganze Rumpfmusculatur, nämlich von den Ursegmenten ab, Verhältnisse, die bei Selachierembryonen leicht festzustellen sind. Bei ihnen wachsen, wie Untersuchungen von DOHRN gelehrt haben, von einer grösseren Anzahl von Ursegmenten je zwei Knospen in das Gallertgewebe der Flossenanlage hinein, lösen sich dann von ihrem Mutterboden ab und theilen sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, die Anlage der Streck- und der Beugemusculatur. Jede Flosse enthält mithin eine Reihe hinter einander gelegener, segmental entstandener Muskelanlagen, eine Thatsache, welche noch bei manchen anderen Fischen, welche den Ursprung der Gliedmaassen betreffen, ins Gewicht fällt.

Beim Menschen nimmt die Anlage der Gliedmaassen in der 5. Woche schon eine bestimmtere Gestalt an. Der Höcker hat sich vergrössert und in zwei Stücke gegliedert, von denen das distale zu Hand und Fuss wird (Fig. 161). Auch beginnt an der vorderen Extremität bereits die Hand an ihrem vorderen Rand Einkerbungen zu erhalten, durch welche sich die ersten Rudimente der Finger markiren. In der 6. Woche sind die drei Hauptabschnitte der Gliedmaassen zu erkennen, indem sich noch das proximale Stück durch eine Quersfurche in Ober- und Unterarm, Ober- und Unterschenkel gesondert hat. Auch sind jetzt am Fuss die Zehen durch Einschnürungen, aber weniger deutlich als an der Hand angedeutet. In der 7. Woche bemerkt man an den Spitzen der Finger krallenartige, aus Epidermiszellen bestehende Ansätze, die Urnägel. „An der Hand fällt auf diesem Stadium“, wie HENSEN bemerkt, die „Aehnlichkeit mit der von der Sohle aus betrachteten Vorderextremität eines Carnivoren auf: die Polster sind bei zehenartiger Kürze und Dicke der Finger stark entwickelt.“

Bei ihrer Vergrösserung legen sich die Gliedmaassen der Bauchfläche des Embryo an und sind dabei schräg von vorn nach hinten gerichtet, und zwar die vorderen Gliedmaassen mehr als die hinteren. Bei beiden liegt ursprünglich die spätere Streckseite dorsal, die Beugeseite ventral. Sowohl der radiale wie der tibiale Rand mit dem Daumen und der grossen Zehe sind kopfwärts und der 5. Finger und die 5. Zehe sind schwanz-

wärts gewandt. Hieraus, sowie aus der Annahme, dass die Gliedmaassen mehreren Rumpsegmenten angehören, erklären sich einige Verhältnisse in der Vertheilung der Nerven der oberen Extremität. Es wird nämlich am Arm „die radiale Seite von Nerven versorgt (Axillaris, Musculocutaneus), deren Fasern auf den fünften bis siebenten Cervicalnerven zurückzuführen sind. An der Ulnarseite finden wir dagegen Nerven (Nervus cutaneus medialis, medius und ulnaris), deren Entstehung aus dem unteren, secundären Stamme des Plexus ihre Abstammung aus dem achten Hals- und ersten Dorsalnerven unschwer erkennen lässt“. (SCHWALBE.)

$s^4 s^3$  zb uk

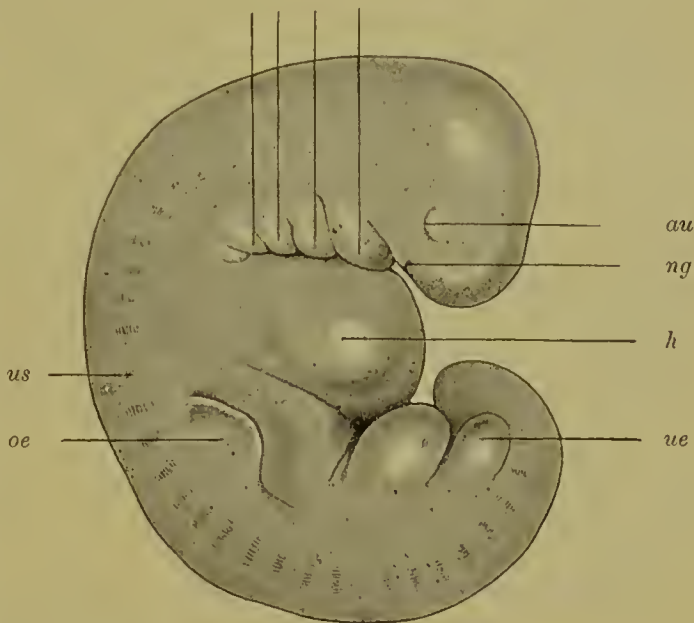


Fig. 332. Sehr junger menschlicher Embryo aus der 4. Woche von 4 mm Nackensteisslänge, der Gebärmutter einer Selbstmörderin 8 Stunden nach ihrem Tode entnommen. Nach RABL.

au Auge, ng Nasengrube, uk Unterkiefer, zb Zungenbeinbogen,  $s^3$ ,  $s^4$  dritter, vierter Schlundbogen, h durch die Entwicklung des Herzens verursachte Auftreibung der Rumpfwand, us Grenze zweier Ursegmente, oe, ue obere, untere Extremität.



Im weiteren Fortgang der Entwicklung verändern die beiden Gliedmaassen ihre Ausgangsstellung, und zwar die vordere in höherem Grade als die hintere, indem sie sich um ihre Längsachse in entgegengesetzter Richtung drehen; auf diese Weise kommt am Oberarm die Streckseite nach hinten, am Oberschenkel nach vorn zu liegen; Radius und Daumen sind jetzt lateralwärts, Tibia und grosse Zehe medianwärts gelagert. Diese Lageveränderungen durch Drehung sind bei Bestimmung der Homologieen von vorderer und hinterer Extremität naturgemäss in Rechnung zu bringen, so dass Radius und Tibia, Ulna und Fibula einander entsprechen.

In der ursprünglich gleichmässigen Zellenmasse setzen sich allmählich Skelet- und Muskelanlagen schärfer von einander ab, indem die Zellen einen bestimmteren, histologischen Character gewinnen. Hierbei ist folgende Erscheinung zu beobachten: Die Theile des Extremitätenskelets werden nicht alle gleichzeitig angelegt, sondern halten eine bestimmte Reihenfolge ein, etwa in der Weise, wie bei der Entwicklung des Achsenskelets der Gliederungsprocess vorn beginnt und nach rückwärts fortschreitet. So bilden sich an den Gliedmaassen die proximal, d. h. dem Rumpfe näher gelegenen Skeletstücke früher aus, als die distal oder entfernter gelegenen. Am auffälligsten tritt dies an den Fingern und Zehen hervor. Während die erste Phalanx sich schon vom umgebenden Gewebe bei Embryonen der 5. und 6. Woche abgesetzt hat, ist die zweite und dritte noch nicht zu erkennen; das Ende der Finger- und Zehenanlagen wird noch von einer kleinzelligen, in Wucherung begriffenen Masse dargestellt. In dieser sondert sich hierauf die zweite, zuletzt die dritte Phalanx. Ferner eilen die vorderen Gliedmaassen den hinteren in ihrer Ausbildung etwas voraus.

Bei der Entstehung des Extremitätenskelets sind ebenfalls wie bei der Wirbelsäule und dem Schädel drei verschiedene Stadien zu unterscheiden, ein Stadium der häutigen, der knorpeligen und der knöchernen Anlage.

1) **Schulter- und Beckengürtel.** Die Extremitätengürtel bestehen bei ihrer Anlage aus je einem Paar von gebogenen Knorpelstücken, die unter der Haut in die Rumpfmuskeln eingebettet sind und etwa in ihrer Mitte eine Gelenkfläche zur Aufnahme des Skelets der freien Extremität tragen. Hierdurch zerfällt jeder Knorpel in eine dorsale, der Wirbelsäule genäherte und in eine ventrale Hälfte. Die erstere ist bei den Säugethieren und dem Menschen zu einem breiten, schaufelförmigen Stück umgestaltet, die ventrale Hälfte dagegen, welche entweder nahe oder bis zur Medianebene heranreicht, ist in zwei auseinanderweichende Fortsätze, einen vorderen und einen hinteren, gesondert. Die so unterscheidbaren Knorpelstücke verknöchern von besonderen Knochenkernen aus und gewinnen hierdurch noch einen höheren Grad von Selbständigkeit.

Das Schulterblatt des Menschen ist anfangs ein Knorpel von ähnlicher Gestalt wie beim Erwachsenen, nur dass die Basis scapulae weniger entwickelt ist. Im 3. Monat beginnt die Verknöcherung vom Collum scapulae aus. Doch bleiben lange Zeit die Ränder, die Schultergräte und das Acromion knorpelig, was sie zum Theil auch noch beim Neugeborenen sind. In ihnen entstehen hier und da noch accessorische Kerne im Kindesalter.

Vom Gelenktheil des Schulterblattes geht ventralwärts ein knorpe-

liger Fortsatz aus, der beim Menschen kurz, bei anderen Wirbelthieren aber von beträchtlicher Grösse ist und dann bis zum Brustbein heranreicht. Er entspricht der hinteren der oben erwähnten Spangen, in welche sich der ventrale Theil des Knorpelbogens gesondert hat, und ist als Pars coracoidea in der vergleichenden Anatomie bekannt. Beim Menschen ist er nur kümmerlich entwickelt. Seine grössere Selbständigkeit gibt sich aber noch darin zu erkennen, dass er im 1. Lebensjahre einen eigenen Knochenkern erhält. Aus diesem entsteht allmählich ein Knochenstückchen (Os coracoideum), welches bis zum 17. Jahre durch einen Knorpelstreifen mit dem Schulterblatt verbunden ist und sich daher ablösen lässt. Später vereinigt es sich mit ihm durch Knochenmasse und stellt den Rabenschnabelfortsatz dar. Noch später erfolgt die Verschmelzung der oben erwähnten Nebenkerne, welchen eine grössere, morphologische Bedeutung nicht beizulegen ist.

Ueber die Stellung, welche das Schlüsselbein am Schultergürtel einnimmt, gehen die Ansichten nach zwei Richtungen auseinander. Nach GÖTTE und HOFFMANN etc. gehört es zu den primordialis, knorpelig vorgebildeten Skelettheilen und entspricht der vorderen ventralen Spange, welche die Urform des Schultergürtels besessen hat. Nach GEGENBAUR ist es ein Belegknochen, der mit dem knorpeligen Skelet in ähnlicher Weise, wie am Schädel die Belegknochen mit dem Primordialcranium, in Verbindung getreten ist. Zu der verschiedenen Auffassung hat die eigenthümliche Entwicklungsweise des Schlüsselbeins die Veranlassung gegeben. Es ist der erste Knochen, der beim Menschen, und zwar schon in der 7. Woche, gebildet wird. Wie GEGENBAUR zuerst gefunden hat, entwickelt er sich am Anfang aus einem völlig indifferenten Gewebe. Dann setzen sich an seinen beiden Enden Knorpelmassen an, die weicher und mit weniger Zwischensubstanz versehen sind als die gewöhnlichen embryonalen Knorpel. Sie dienen, wie bei den anderen knorpelig vorgebildeten Knochen, dem Längenwachsthum des Schlüsselbeins nach beiden Enden hin. Auch entwickelt sich im sternalen Ende, wie KÖLLIKER erwähnt, eine Art Epiphysenkern zwischen dem 15. und 20. Lebensjahre und verschmilzt bis zum 25. Jahre mit dem Hauptstück.

Der Beckengürtel lässt auch beim Menschen und bei den Säugethieren die ursprünglichen Verhältnisse noch am getreuesten erkennen. Er besteht in seiner ersten Anlage aus einem linken und einem rechten Hüftbeinknorpel, die ventralwärts in der Symphyse durch Bindegewebe vereinigt werden und in ihrer Mitte die Gelenkpfanne tragen. Jeder Hüftbeinknorpel lässt einen dorsal von der Pfanne gelegenen, verbreiterten Theil, welcher sich mit dem Sacralabschnitt der Wirbelsäule verbindet, den Darmbeinknorpel, unterscheiden, sowie zwei ventrale, in der Symphyse zusammenstossende Knorpelspangen, Scham- und Sitzbein, welche das Hüftbeinloch (Foramen obturatorium) umschliessen. Vom Schambeinknorpel berichtet ROSENBERG, dass er zuerst selbständig angelegt werde, aber sehr bald mit den anderen Knorpeln in der Pfanne verschmelze.

Die Verknöcherung beginnt am Ende des 3. Monats von drei Stellen aus, und so bildet sich ein knöchernes Darm-, Scham- und Sitzbein auf Kosten des Knorpels, der aber noch zur Zeit der Geburt in ansehnlichen Resten vorhanden ist. Denn noch ist



knorpelig der ganze Darmbeinkamm, der Rand und Grund der Pfanne, die ganze Strecke vom Sitzbeinhöcker zum Schambeinhöcker.

Nach der Geburt schreitet das Wachsthum der drei Knochenstücke nach der Pfanne vor, wo sie unter einander zusammentreffen, aber noch bis zur Pubertät durch Knorpelstreifen, welche eine dreistrahligte Figur zusammen bilden, getrennt bleiben. Im 8. Lebensjahre etwa verschmelzen Schan- und Sitzbein mit ihrem ab- und aufsteigenden Ast unter einander, so dass jetzt jedes Hüftbein aus zwei durch Knorpelgewebe in der Pfanne vereinigten Stücken, dem Darmbein und einem Schamsitzbein, besteht. Diese vereinigen sich zu einem Stück erst zur Zeit der Pubertät. Wie am Schulter- kommen auch am Beckengürtel Nebenkerne vor, von denen einer, der zuweilen in Knorpel der Pfanne auftritt, der wichtigste ist und als *Os acetabuli* beschrieben wird. Andere entstehen im knorpeligen Darmbeinkamm und in den *Spinae* und *Tubercula* und im *Tuber ischii*. Sie gesellen sich zum Hauptknochen erst am Ende der Wachstumsperiode hinzu.

2) **Skelet der freien Extremität.** Alle Skelettheile von Hand, Ober- und Unterarm, ebenso von Fuss, Ober- und Unterschenkel sind ursprünglich solide, hyaline Knorpelstücke, welche im Grossen und Ganzen ziemlich frühzeitig die äusseren Formen der später an ihre Stelle tretenden Knochen gewinnen. Gegen ihre Umgebung sind sie durch eine besondere faserige Bindegewebsschicht, die Knorpeloberhaut oder das *Perichondrium*, abgegrenzt.

Vom Anfang des 3. Monats beginnt an den grösseren Skeletstücken der Verknöcherungsprocess, bei welchem in ähnlicher Weise wie an der Wirbelsäule das Knorpelgewebe zerstört und durch Knochengewebe ersetzt wird. Hierbei treten mehrere, allgemein gesetzmässige Erscheinungen hervor, auf welche ich noch näher eingehen will, ohne indessen dabei die complicirten, histologischen Vorgänge zu berücksichtigen, über welche Lehrbücher der Gewebelehre Auskunft geben.

Der Verknöcherungsprocess gestaltet sich äusserlich etwas verschieden, je nachdem die Knorpel klein und in den verschiedenen Dimensionen mehr gleichmässig entwickelt sind, wie an der Hand- und der Fusswurzel, oder sich mehr in die Länge gestreckt haben.

Im ersten Falle ist der Hergang ein einfacherer. Von der Knorpeloberhaut her wachsen bindegewebige, zellenreiche Fortsätze mit Gefässen in den Knorpel hinein, lösen die Grundsubstanz auf und vereinigen sich in dem Centrum unter einander. Es entsteht ein Netzwerk von Markräumen, in deren Umgebung es zu einer Ablagerung von Kalksalzen, (einer provisorischen Verkalkung) kommt. Die Markräume dehnen sich mehr und mehr durch Zerstörung von Knorpelsubstanz aus. Dann werden von den oberflächlich gelegenen Markzellen Knochenlamellen, die sich nach und nach verdicken, abgeschieden. Der so entstandene Knochenkern vergrössert sich langsam, bis schliesslich der Knorpel fast ganz verdrängt und von ihm nur noch eine dünne Schicht als Ueberzug an der Oberfläche übrig geblieben ist. Die Verknöcherung der Hand- und Fusswurzelknochen ist somit eine rein *enchondrale* und geht gewöhnlich von einem, zuweilen auch von zwei Knochenkernen aus. Sie beginnt erst sehr spät, in den ersten Jahren nach der Geburt. Eine Ausnahme machen nur am Fuss der *Calcaneus* und *Talus*, welche im 6. und 7. Monat einen Knochenkern erhalten, und das *Cuboid*, das kurz vor der Geburt zu ossificiren

beginnt. Bei den übrigen findet die Verknöcherung nach der Geburt, wie KÖLLIKER angibt, in folgender Reihenfolge statt.

I. An der Hand: 1) Capitatum und Hamatum (1. Jahr). 2) Triquetrum (3. Jahr). 3) Multangulum majus und Lunatum (5. Jahr). 4) Naviculare und Multangulum minus (6.—8. Jahr). 5) Pisiforme (12. Jahr).

II. Am Fuss: 1) Naviculare (1. Jahr). Cuneiforme I und II (3. Jahr). 3) Cuneiforme III (4. Jahr).

In einer complicirteren Weise vollzieht sich der Verknöcherungsprocess an den langen Knorpeln, an denen er auch viel früher, meist schon vom 3. embryonalen Monat an beginnt. Der Hergang ist ein ziemlich typischer. Zuerst findet eine perichondrale Verknöcherung in der Mitte der einzelnen Knorpel, des Humerus und des Femur, der Tibia und der Fibula, des Radius und der Ulna statt. Von der Knorpeloberhaut wird anstatt knorpeliger Grundsubstanz Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel aufgelagert, so dass er in seiner Mitte von einem immer dicker werdenden Knochenzylinder eingeschleitet wird.

Das Weiterwachsthum des so aus zwei Geweben zusammengesetzten Skeletstücks geht in einer doppelten Weise vor sich, erstens durch Wucherung des Knorpels und zweitens durch Vermehrung der Knochensubstanz. Das Knorpelgewebe vermehrt sich an den beiden Enden des Skeletstücks und trägt zu seiner Verlängerung und Verdickung bei. In der Mitte dagegen, wo es von einem Knochenzylinder eingehüllt ist, bleibt es im Wachsthum stehen. Hier findet fortwährend eine Auflagerung neuer Knochenlamellen auf die bereits gebildeten von der ursprünglichen Knorpeloberhaut oder, wie man jetzt richtiger sagt, von der Knochenoberhaut aus statt. Hierbei dehnen sich die später abgelagerten Lamellen immer weiter nach den beiden Enden des Skeletstücks aus; es werden immer neue Knorpelbezirke vom Knochen eingeschleitet und in ihrem Wachsthum gehemmt. Die periostale Knochenhülle aber nimmt in Folge dessen die Form zweier mit ihren Spitzen verbundener Trichter an.

Der den Trichter ausfüllende Knorpel erfährt frühzeitig eine allmähliche Um- und Rückbildung. Von der knöchernen Hülle aus wachsen Bindegewebszüge mit Blutgefässen in ihn hinein, lösen die Grundsubstanz auf und erzeugen grössere und kleinere Markräume. Indem dann an der Oberfläche derselben auch Knochengewebe auf die stehen gebliebenen Knorpelreste ausgeschieden wird, entwickelt sich eine spongiöse, knöcherne Substanz, welche die trichterförmigen Höhlen des periostal entstandenen, compacten Knochenmantels ausfüllt. Der spongiöse Knochen ist übrigens nur eine vergängliche Bildung. Nach und nach wird er von der Mitte des Skeletstücks aus wieder aufgelöst, wobei an seine Stelle weiches, mit Blutgefässen reichlich versehenes Mark tritt. Auf diese Weise entsteht in der ursprünglich ganz compacten Knorpelanlage die grosse Markhöhle der Röhrenknochen.

Während dieser Vorgänge bleiben die beiden Enden immer noch knorpelig und dienen noch lange Zeit durch ihre Wucherung zum Längenwachsthum des Skeletstücks. Sie werden als die beiden Epiphysen bezeichnet, im Gegensatz zu dem zuerst verknöcherten Mittelstück, welches den Namen der Diaphyse erhalten hat. Letztere vergrössert sich auf Kosten des Epiphysenknorpels, indem sich der



enchondrale Verknöcherungsprocess mit einer sich deutlich markirenden Verknöcherungslinie nach beiden Enden fortsetzt.

Eine neue Complication tritt in der Entwicklung der Röhrenknochen entweder kurze Zeit vor der Geburt oder in den ersten Lebensjahren ein. Es bilden sich dann nämlich in der Mitte jeder Epiphyse besondere Verknöcherungscentren, die sogenannten *Epiphysenkerne*, aus, indem in der schon früher beschriebenen Weise blutgefässführende Canäle durch Auflösung der Knorpelsubstanz entstehen und sich zu grösseren Markräumen verbinden, an deren Oberfläche dann Knochengewebe ausgeschieden wird. Durch langsam fortschreitende, auf Jahre sich erstreckende Vergrösserung der Knochenkerne wird der Epiphysenknorpel nach und nach in eine spongiöse Knochenscheibe umgewandelt und schliesslich bis auf geringe Reste zerstört. Einmal erhält sich eine nur wenige Millimeter dicke Schicht als Ueberzug an der freien Oberfläche und stellt den „Gelenkknorpel“ dar. Zweitens bleibt eine dünne Knorpelschicht lange Zeit zwischen dem zuerst entstandenen, knöchernen Mittelstück und den knöchernen, scheibenförmigen Epiphysen bestehen und dient dem Längenwachsthum des Skeletstücks. Der Knorpel nämlich vermehrt sich durch Wucherung seiner Zellen in energischer Weise und wird in demselben Maasse immer wieder neu ersetzt, wie er an seinen beiden Endflächen durch enchondrale Verknöcherung aufgelöst wird; denn auf seine Kosten wächst sowohl die knöcherne Epiphyse als auch, und zwar in viel bedeutenderem Maasse, die sich rascher vergrössernde Diaphyse.

So kommt es, dass man Röhrenknochen, deren Wachsthum noch nicht abgeschlossen ist, in drei Knochenstücke zerlegen kann, wenn man die organischen Theile durch Fäulniss entfernt. Eine Verschmelzung zu einem einzigen Knochenstück erfolgt erst, wenn zur Zeit der Geschlechtsreife das Längenwachsthum des Körpers beendet ist. Dann werden die dünnen Knorpellamellen zwischen der Diaphyse und ihren beiden Epiphysen zerstört und noch in Knochensubstanz umgewandelt. Von dieser Zeit an ist eine weitere Vergrösserung des Knochens in der Länge nicht mehr möglich.

Ausser den drei eben beschriebenen, typischen und hauptsächlichen Centren, von denen die Verknöcherung der knorpeligen Anlage eines Röhrenknochens ausgeht, legen sich in vielen Fällen noch kleinere Verknöcherungscentren von einer mehr untergeordneten Bedeutung an, welche man als *accessorische Knochenkerne* oder als *Nebenkerne* bezeichnet. Sie entstehen immer erst in späteren Jahren, wenn die Epiphysen weit entwickelt und zuweilen schon mit der Diaphyse in Verschmelzung begriffen sind. Sie treten dann an solchen Stellen auf, an denen die knorpelige Anlage Höcker und Vorsprünge besitzt, wie in den Tubercula des Oberarms, in den Trochanteren des Femur, den Epicondyli etc. Sie dienen zur Umwandlung derselben in Knochenmasse und verschmelzen gewöhnlich am spätesten mit dem Hauptknochen.

**Angaben über den Beginn der Verknöcherung in den einzelnen Skeletstücken.** Das Oberarmbein verknöchert in der Diaphyse in der 8. Woche. Epiphysenkerne bilden sich erst nach der Geburt am Anfang des 1. oder am Anfang des 2. Lebensjahres. Im 2. Jahre treten Nebenkerne im Tuberculum majus und minus, vom 5. Jahre an in den Epicondylen auf. — Radius und Ulna verknöchern in der Diaphyse ebenfalls von der 8. Woche an. Epiphysenkerne erscheinen erst vom 2. bis

5. Lebensjahre an. Nebenkerne werden ziemlich spät in den Griffelfortsätzen beobachtet. — Die Metacarpalia verknöchern von der 9. Woche an, doch so, dass nur eine knorpelige Epiphyse und zwar (mit Ausnahme des Metacarpale des Daumens) am distalen Ende entsteht. Diese erhält im 3. Lebensjahre einen eigenen Knochenkern. — Die Verknöcherung in den Phalangen beginnt zu derselben Zeit wie in den Metacarpalia. — Das Oberschenkelbein verknöchert von der 7. Woche an. Geringe Zeit vor der Geburt legt sich in der distalen Epiphyse ein Knochenkern an, welcher mit zu den Zeichen, dass ein Kind ausgetragen ist, gehört und daher für forensische Zwecke eine gewisse Bedeutung besitzt. Nach der Geburt tritt bald ein Epiphysenkern im Kopf des Femur auf. Nebenkerne bilden sich im 5. Lebensjahre im Trochanter maior, im 13. bis 14. im Trochanter minor. — Tibia und Fibula erhalten ihre Epiphysenkerne nach der Geburt zuerst am proximalen, dann am distalen Ende im 1. und 3. Lebensjahre, und zwar so, dass die Verknöcherungen in der Fibula etwa um ein Jahr später als in der Tibia erfolgen. GEGENBAUR sieht hierin eine Unterordnung der functionellen Bedeutung der Fibula im Vergleiche zur Tibia ausgedrückt. — Die Kniescheibe verknöchert vom 3. Jahre an. — Für die Metatarsalia und die Zehenphalangen gilt im Allgemeinen das für die entsprechenden Theile der Hand Gesagte.

3) **Entwicklung der Gelenke.** Da sich die einzelnen Knorpelstücke des Körpers in den Bindegewebsschichten durch histologische Metamorphose anlegen, so werden sie ursprünglich unter einander durch Reste des Muttergewebes verbunden. Dieses nimmt gewöhnlich eine mehr derbfaserige Beschaffenheit an und gestaltet sich so zu einem besonderen Bande. Eine derartige Vereinigung der einzelnen Skelettheile ist bei niederen Wirbelthieren, wie bei den Haien, die vorherrschende. Bei den höheren Wirbelthieren und dem Menschen erhält sie sich nur an manchen Orten, wie an der Wirbelsäule, in welcher die einzelnen Wirbelkörper durch bindegewebige Zwischenscheiben zusammenhängen. An solchen Stellen dagegen, an welchen die auf einander stossenden Skelettheile einen höheren Grad von Beweglichkeit zu einander gewinnen, tritt an Stelle der einfacheren, bindegewebigen Vereinigung die complicirtere Gelenkverbindung.

Bei der Entwicklung der Gelenke sind folgende allgemeine Erscheinungen zu beobachten:

Junge Knorpelanlagen, wie z. B. vom Ober- und Unterschenkel, sind auf frühen Stadien an den Stellen, wo sich später die Gelenkhöhle ausbildet, durch ein sehr zellenreiches Zwischengewebe getrennt (Zwischenscheibe von HENKE und REIHER). Das Zwischengewebe verliert später an Ausdehnung, indem auf seine Kosten die Knorpel an ihren Enden wachsen. In vielen Fällen schwindet es vollständig, so dass dann die Endflächen der betreffenden Skelettheile sich unmittelbar eine Strecke weit berühren.

Jetzt hat sich auch schon die spezifische Krümmung der Gelenkflächen mehr oder minder gut ausgebildet. Es ist dies zu einer Zeit geschehen, wo eine Gelenkhöhle noch nicht vorhanden ist, und wo auch Bewegungen der Skelettheile nicht ausgeführt werden können, da die Muskeln nicht functionsfähig sind. Hieraus folgt, dass während des embryonalen Lebens die Gelenkflächen ihre spezifische Form nicht unter dem Einfluss der Muskelthätigkeit gewinnen können, und dass sie sich nicht gleichsam durch Abschleifung und Anpassung an einander in Folge bestimmter, wiederkehrender Verschiebungen auf einfach



mechanischem Wege bilden, wie von manchen Seiten angenommen worden ist. Die frühzeitig eintretende typische Gestaltung der Gelenke erscheint daher als eine ererbte (BERNAYS). Nur für Veränderungen auf späteren Stadien kann die Muskelthätigkeit in Frage kommen, und wird sie auf die weitere Ausbildung und Formung der Gelenkflächen nicht ohne Einfluss sein.

Wenn nach Schwund des Zwischengewebes die Endflächen der sich entwickelnden Knorpel in unmittelbare Berührung kommen, tritt zwischen ihnen ein schmaler Spalt auf als erste Anlage der Gelenkhöhle. Er wird unmittelbar vom hyalinen Gelenkknorpel begrenzt, der in seinem Bereich keine besondere Knorpeloberhaut besitzt. Gegen das umgebende Bindegewebe findet hierauf allmählich eine schärfere Abgrenzung der Gelenkhöhle statt, indem sich von einem Knorpel zum anderen eine festere Bindegewebsschicht entwickelt und zum Kapselband wird und andere Faserzüge sich zu einzelnen straffen Gelenkbändern formen.

Etwas abweichend gestaltet sich der Entwicklungsprocess, wenn die Gelenkflächen nicht auf einander passen. In diesen Fällen können sich die Enden der Knorpel nicht in der oben beschriebenen Weise unmittelbar berühren; sie bleiben jetzt durch mehr oder minder bedeutende Reste des zellenreichen Zwischengewebes getrennt, welches alsdann immer mehr eine derbfaserige Beschaffenheit annimmt.

Wenn das Zwischengewebe in ganzer Ausdehnung erhalten bleibt, entsteht eine feinknorpelige Zwischengelenkscheibe (Zwischenknorpel), welche sich als ein elastisches Polster zwischen die Skeletstücke hineinschiebt. Hier bildet sich je eine Gelenkspalte zwischen der Bandscheibe und den beiden Endflächen der Gelenkknorpel aus, oder mit anderen Worten, es entwickelt sich eine Gelenkhöhle, welche durch eine Zwischenscheibe in zwei Räume getrennt ist.

Endlich kommt noch eine besondere Modification der Gelenke zu Stande, wenn sich die Knorpel theilweise berühren, theilweise durch Zwischengewebe getrennt bleiben. In diesem Falle erscheint an der Berührungsstelle eine einfache Gelenkspalte; seitwärts aber vergrößert sich dieselbe dadurch, dass sich die nicht congruenten Theile der Knorpelflächen von dem sie trennenden Zwischengewebe abspalten. So entsteht zwar eine einheitliche Gelenkhöhle, doch schieben sich in sie von der Gelenkkapsel her die Umbildungsproducte des Zwischengewebes hinein und stellen die sogenannten halbmondförmigen Faserknorpel oder Menisci, wie am Kniegelenk, dar.

Wie schon früher bei der Entwicklung der Extremitätenknochen beschrieben wurde, erhält sich ein ausserordentlich geringer Rest der Knorpelanlage auch nach Abschluss des Verknöcherungsprocesses und bildet einen nur wenige Millimeter dicken Knorpelüberzug an den Gelenkflächen. Einen solchen besitzen die Gelenkenden aller Knochen, welche sich aus einer knorpeligen Anlage entwickeln.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn Knochen, die im Bindegewebe direct entstanden sind, wie die Belegknochen, in eine wirkliche Gelenkverbindung mit einander treten. Einen derartigen Fall bietet uns bei den Säugethieren das Kiefergelenk dar. An ihm wird der Gelenkfortsatz des Unterkiefers, sowie die Gelenkgrube an der Schuppe des Schläfenbeins von einer dünnen, nicht verknöcherten Gewebsschicht überzogen. Sie sieht bei flüchtigem Anblick wie Knorpel aus und wird auch gewöhnlich als solcher beschrieben. Bei mikroskopischer

Untersuchung aber zeigt sich, dass sie sich nur aus Lagen von Bindegewebsfasern zusammensetzt. Wie es knorpelig und bindegewebig präformirte Knochen gibt, so hat man auch zu unterscheiden zwischen Gelenken mit einem Ueberzug von hyalinem Knorpel und Gelenken mit einem Ueberzug von faseriger Bindesubstanz.

## Repetitorium zu Kapitel XII.

**I. Entwicklung des Herzens.** 1) In der ersten Anlage des Herzens sind zwei verschiedene Typen bei den Wirbelthieren zu unterscheiden: a) Bei Cyclostomen, Selachiern, Ganoiden, Amphibien entwickelt sich das Herz von Anfang an unpaar an der unteren Fläche der Kopfdarmhöhle im ventralen Darmgekröse, welches dadurch in ein Mesocardium anterius und posterius zerlegt wird. b) Bei Vögeln und Säugethieren entwickelt sich das Herz aus zwei getrennten Hälften, welche nachträglich unter einander zu einem einfachen und dann wie beim ersten Typus gelagerten Schlauch verschmelzen.

2) Der zweite Typus ist von dem ersten abzuleiten und aus Anpassung an den Dottergehalt des Eies zu erklären, indem sich das Herz zu einer Zeit anlegt, wo die Darmplatte noch auf dem Dotter ausgebreitet und noch nicht zur Kopfdarmhöhle zusammengefaltet ist.

3) Das Herz legt sich bei allen Wirbelthieren zuerst in der Kopfhalsgegend hinter dem letzten Schlundbogen an.

4) Das hintere, venöse Ende des Herzschauchs nimmt das Blut aus dem Körper durch die Venae omphalo-mesentericae auf, das vordere, arterielle Ende gibt es durch den Truncus arteriosus an den Körper ab.

5) Der einfache Herzschauch geht bei den Amnioten a) durch Krümmungen, Einschnürungen und Lageveränderungen und b) durch Bildung von Scheidewänden im Innern in das aus zwei Kammern und zwei Vorhöfen zusammengesetzte Herz über.

6) Der gerade Schlauch nimmt die Form eines S an.

7) Der venöse Abschnitt des S kommt mehr dorsal, der arterielle mehr ventral zu liegen; beide setzen sich durch eine enge Stelle, den Ohrcanal, als Vorhof und Kammer gegen einander ab.

8) Der Vorhof treibt seitliche Ausstülpungen, die Herzohren, welche sich von hinten um den Truncus arteriosus herumlegen.

9) Die Scheidewandbildung, durch welche Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus in eine linke und eine rechte Hälfte abgetheilt werden, beginnt von drei verschiedenen Stellen aus.

a) Zuerst zerfällt der Vorhof durch die Vorhofsscheidewand in eine linke und eine rechte Hälfte; die Trennung wird aber wieder eine unvollständige dadurch, dass in der Scheidewand eine Durchbrechung entsteht, das Foramen ovale, das bis zur Geburt offen bleibt.

b) Indem die Vorhofsscheidewand nach abwärts wächst (Septum intermedium, Hrs), trifft sie den Ohrcanal und zerlegt ihn in das linke und das rechte Ostium atrioventriculare.

c) Die Kammer zerfällt durch das von der Herzspitze aus entstehende Septum ventriculi in ihre durch den Sulcus interventricularis auch äusserlich gesonderten Hälften.

d) Der Truncus arteriosus theilt sich in Pulmonalarterie und Aorta durch Entwicklung einer besonderen Scheidewand, welche zuerst



oben beginnt, nach abwärts wächst und sich mit der Kammerseidewand vereinigt.

e) Die vollständige Trennung im Vorhof erfolgt erst nach der Geburt durch dauernden Verschluss des Foramen ovale.

10) Am Ostium atrioventriculare und am Ostium arteriosum bilden sich die ersten Anlagen der Klappen als nach innen vorspringende Verdickungen des Endocards (Endothelkissen).

**II. Entwicklung der grossen Arterien des Menschen.** 1) Aus dem Truncus arteriosus entspringen 6 Paar Schlundbogengefässe (Aortenbogen), welche an den Schlundbogen verlaufen, die Kopfdarmhöhle umfassen und sich dorsal zu den beiden primitiven Aorten vereinigen.

2) Die beiden primitiven Aorten verschmelzen frühzeitig zu der unpaaren, unter der Wirbelsäule gelegenen Aorta.

3) Von den 6 Paar Schlundbogengefässen bildet sich das erste, zweite und fünfte Paar zurück, das dritte liefert das Anfangsstück der Carotis interna, der vierte Bogen wird auf der linken Seite zum Aortenbogen, auf der rechten Seite zur Arteria anonyma brachiocephalica und dem Anfangsstück der Subclavia; der letzte Bogen gibt Aeste zur Lunge ab und wird zur Pulmonalarterie, bleibt aber linkerseits bis zur Geburt durch den Ductus Botalli mit dem Aortenbogen in offener Verbindung, während er auf der rechten Seite verkümmert.

4) Nach der Geburt schliesst sich der Ductus Botalli und liefert das gleichnamige Band.

5) Von der Aorta gehen 2 Paar Arterienstämme zu den embryonalen Anhangsorganen, die Arteriae omphalo-mesentericae zu dem Dottersack, die Nabelarterien zum Harnsack und zum Mutterkuchen.

6) Die Arteriae omphalo-mesentericae dienen dem Dotterkreislauf und verkümmern später mit der Rückbildung des Nabelbläschens.

7) Die Nabelarterien, welche mit der Entwicklung des Mutterkuchens ansehnlicher werden, entspringen vom Lendentheil der Aorta, ziehen in der seitlichen Beckenwand nach vorn, dann zur Seite der Blase an der Innenfläche des Bauches zum Nabel und Nabelstrang.

8) Die Nabelarterien geben die A. iliaca interna zur Beckenhöhle, die A. iliaca externa zur unteren Extremität ab.

9) Nach der Geburt verkümmern die Nabelarterien zum seitlichen Blasennabelband (Ligamentum vesico-umbilicale laterale), bis auf ihr Anfangsstück, das als A. iliaca communis bestehen bleibt.

**III. Entwicklung der grossen Venen.** 1) Mit Ausnahme der unteren Hohlvene werden alle Venenstämme paarig angelegt.

2) Die beiden Venae jugulares sammeln das Blut vom Kopf, die beiden Cardinalvenen vom Rumpf, besonders aber von den Urnieren.

3) Jugular- und Cardinalvenen verbinden sich jederseits zu den CUVIER'schen Gängen, die in querer Richtung von der seitlichen Rumpfwand zum hinteren Ende des Herzens ziehen, in eine Querfalte der vorderen Rumpfwand, das Septum transversum, eingebettet.

4) Die beiden Dottervenen sammeln das Blut aus dem Dottersack und verlaufen vom Nabel an in dem ventralen Darmgekröse gleichfalls zum Septum transversum.

5) Die beiden Nabelvenen sammeln das Blut aus dem Mutterkuchen und verlaufen von der Insertion der Nabelschnur anfangs in der Bauchwand zum Septum transversum.

6) Im Septum transversum vereinigen sich CUVIER'sche Gänge, Dotter- und Nabelvenen zum Sinus reuniens, welcher später als selbständiges Gebilde schwindet und in den Herzvorhof eingezogen wird.

7) Die Cardinalvenen verlieren an Bedeutung a) in Folge der Rückbildung der Urniere und b) dadurch, dass die untere Hohlvene das Blut aus der unteren Körperhälfte zum Herzen zurückleitet.

8) Die untere Hohlvene entsteht mit ihrem oberen Theil als ein unpaares Gefäß zwischen beiden Cardinalvenen und verbindet sich darauf an der Einmündungsstelle der Nierenvene mit der rechten Cardinalvene, die sich so zum unteren Abschnitt der unteren Hohlvene umbildet.

9) Die CUVIER'schen Gänge mit dem Anfang der Jugularvenen werden als obere Hohlvenen bezeichnet.

10) Eine Asymmetrie der paarig angelegten Venenstämme wird dadurch hervorgerufen, dass sich die beiden oberen Hohlvenen und die beiden Cardinalvenen in ihrer Mitte durch Querstämme verbinden.

11) Da durch die Queranastomosen das Blut aus den Stämmen der linken Körperhälfte in diejenigen der rechten Hälfte mehr und mehr übergeleitet wird, bildet sich das Endstück der oberen linken Hohlvene zurück bis auf einen kleinen, in der Kranzfurche des Herzens gelegenen Theil, der die Herzvenen aufnimmt und zum Sinus coronarius cordis wird. Ebenso schwindet das Herzende der linken Cardinalvene.

12) Aus paarigen Anlagen gehen so die unpaare obere Hohlvene, der Sinus coronarius cordis, die V. azygos und hemiazygos hervor.

13) Die Dottervenen, die später unpaar werden, erzeugen, wenn sich die Leber entwickelt, den Pfortaderkreislauf (V. hepaticae advehentes und revehentes).

14) Die Nabelvenen, von denen die rechte früh verkümmert, gehen ursprünglich in der Bauchwand über der Leber zum Sinus reuniens, dann bildet die linke eine Anastomose mit der Dottervene unter der Leber, wodurch ihr Blutstrom sich am Pfortaderkreislauf betheiliget.

15) Aus einer Anastomose zwischen der Nabelvene und dem Herzende der unteren Hohlvene entsteht an der unteren Fläche der Leber der Ductus venosus Arantii, was eine Theilung des Nabelvenenblutes in zwei Strömbahnen zur Folge hat.

16) Nach der Geburt verkümmert die Nabelvene zum Ligamentum teres hepatis, der Ductus venosus Arantii obliterirt; die Venae hepaticae advehentes erhalten ihr Blut nur noch vom Endstück der Dottervene, der späteren Pfortader, welche das Blut vom Darmcanal sammelt.

17) Das Septum transversum, in welchem die zum Herzen tretenden Venenstämme verlaufen, bildet den Ausgang für die Entwicklung des Zwerchfells und des Herzbeutels und stellt zuerst eine unvollständige Scheidewand zwischen Bauchhöhle und Herzbeutelbrusthöhle dar, welche jederseits von der Wirbelsäule noch unter einander zusammenhängen.

18) Zuerst sondert sich der Herzbeutel von der Brusthöhle a) dadurch, dass die CUVIER'schen Gänge (die oberen Hohlvenen) anstatt quer, immer mehr schräg von oben nach unten verlaufen, sich vom Septum transversum loslösen und das Brustfell zu der von oben nach unten verlaufenden, nach innen vorspringenden Herzbeutel-falte erheben, b) dadurch, dass die Herzbeutel-falte mit dem Mediastinum



posterius verschmilzt, in welchem Speiseröhre und Aorta eingeschlossen sind, wobei die oberen Hohlvenen in das Mediastinum mit überwandern.

19) Die Brusthöhlen stellen eine Zeit lang dorsal vom Herzbeutel links und rechts von der Wirbelsäule gelegene, röhrenförmige Hohlräume dar, welche die sich entwickelnden Lungen aufnehmen und caudalwärts noch mit der Bauchhöhle zusammenhängen.

20) Die beiden Brusthöhlen trennen sich von der Bauchhöhle, indem der dorsale Rand des Septum transversum mit Bauchfellfalten der hinteren Rumpfwand (den Pfeilern Uskow's) verschmilzt.

21) Das Zwerchfell setzt sich aus einem ventralen Theil, dem Septum transversum, und einem dorsalen Theil, den Pfeilern, zusammen.

22) In das Septum transversum, sowie in das mit ihm zusammenhängende Mesogastrium anterius wächst die Leber bei ihrer ersten Anlage hinein, löst sich aber später von ihm ab und bleibt nur noch durch ihren Bauchfellüberzug, das Kranzband und einen Theil des Ligamentum suspensorium mit dem Zwerchfell verbunden.

### Entwicklung des Skelets.

**A. Die Wirbelsäule.** 1) Man unterscheidet drei verschiedene Entwicklungsstufen: a) die häutige Wirbelsäule mit Chorda dorsalis (Rückensaite); b) die knorpelige und c) die knöcherne Wirbelsäule.

2) Die Chorda entwickelt sich aus einem unterhalb des Nervenrohrs gelegenen Zellenstreifen des inneren Keimblattes (Chordaentoblast, Chordaanlage) und trennt sich von ihm durch Abschnürung (Chordafalten).

3) Die Chorda bildet einen aus blasigen Zellen zusammengesetzten, von einer festen Scheide abgegrenzten Stab, der unterhalb des Mittelhirnbläschens (in der Gegend des späteren Türkensattels der Schädelbasis) beginnt und bis ins Schwanzende reicht.

4) Als bleibende Skeletanlage findet sich die Chorda nur bei Amphioxus und den Cyclostomen.

5) Eine knorpelige Wirbelsäule bleibt nur bei Selachiern und einigen Ganoiden bestehen, bei den übrigen Wirbelthieren spielt sie nur als Vorläufer der knöchernen Wirbelsäule eine Rolle.

6) Die knorpelige Wirbelsäule entwickelt sich durch histologische Metamorphose aus embryonalem Bindegewebe, das a) als skeletogene Chordascheide die Chorda einschliesst, b) um das Nervenrohr eine Hülle (häutige Wirbelbogen) herstellt, c) zwischen die Myomeren die Ligamenta intermuscularia entsendet.

7) Der Verknorpelungsprocess beginnt zu beiden Seiten der Chorda und bildet um sie einen Knorpelring, den Wirbelkörper, von welchem der Verknorpelungsprocess sich in der häutigen Hülle des Nervenrohrs ausbreitet, die Wirbelbogen liefert und mit der Entstehung des Wirbelorns seinen Abschluss findet.

8) Erst durch die Verknorpelung der skeletbildenden Chordascheide erfährt das Achsenskelet eine Gliederung in einzelne Wirbelabschnitte dadurch, dass Reste des Muttergewebes nicht verknorpeln und zwischen den Wirbelkörpern zu den Zwischenwirbelscheiben, zwischen den Bogen zu den Ligamenta intercruralia etc. werden.

9) Die Segmentirung der Wirbelsäule ist in Abhängigkeit von der Segmentirung der Musculatur entstanden in der Weise, dass

Skelet- und Muskelsegmente mit einander alterniren und dass die neben dem Achsenskelet gelegenen Längsmuskelfasern sich mit ihren Enden an zwei Wirbel ansetzen und sie gegen einander zu bewegen im Stande sind.

10) Die von den knorpeligen Wirbelkörpern eingeschlossene Chorda wird in ihrem Wachsthum gehemmt und bei den einzelnen Classen der Wirbelthiere in verschiedener Weise rückgebildet: bei den Säugethieren verkümmert ihr Abschnitt im Wirbelkörper vollständig, während sich in der Zwischenwirbelscheibe ein Rest als Gallertkern erhält.

11) Die knorpelige Wirbelsäule wandelt sich bei den meisten Wirbelthierclassen in eine knöcherne um dadurch, dass das Knorpelgewebe zerstört und durch Knochengewebe ersetzt wird.

12) Jede knorpelige Wirbelanlage verknöchert beim Menschen von drei Kernen aus, von einem Kern in dem Körper und von je einem Kern in den Bogen. (Später noch accessorische Knochenkerne.)

13) Zu jedem Wirbelsegment gesellt sich ein Paar Rippen hinzu, welche durch einen Verknorpelungsprocess in den Ligamenta intermuscularia ihren Ursprung nehmen.

14) Beim Menschen bilden sich die verschiedenen Abschnitte der Wirbelsäule durch Metamorphose der Wirbel- und Rippenanlagen.

a) An der Brustwirbelsäule gelangen die Rippen zu voller Ausbildung, verbreitern sich zum Theil mit ihren ventralen Enden und vereinigen sich zu den beiden Sternalleisten, aus deren Verschmelzung das unpaare Brustbein hervorgeht (*Fissura sterni*).

b) An der Hals- und Lendenwirbelsäule bleiben die Rippenanlagen klein und verschmelzen mit Auswüchsen der Wirbel, mit den Querfortsätzen, zu den Seitenfortsätzen. Hierbei erhält sich am Hals zwischen dem Querfortsatz und dem Rippenrudiment das Foramen transversarium für die Vertebralarterie.

c) Atlas und Epistropheus nehmen eine besondere Gestalt dadurch an, dass sich der Körper des Atlas von seiner Bogenanlage getrennt erhält, dagegen sich mit dem Körper des Epistropheus vereinigt und seinen Zahnfortsatz darstellt (Knochenkern im Zahnfortsatz).

d) Das Kreuzbein geht aus der Verschmelzung von 5 Wirbeln und von den zu ihnen gehörigen Sacralrippen hervor, welche durch ihre Verschmelzung die *Massae laterales* erzeugen.

**B. Das Kopfskelet.** 1) Der Schädel durchläuft wie die Wirbelsäule drei Formzustände: a) häutiges, b) knorpeliges Primordialcranium, c) knöcherne Schädelkapsel.

2) Das häutige Primordialcranium besteht: a) aus dem vordersten Ende der Chorda, welche bis zum vorderen Rand des Mittelhirnbläschens reicht, und b) aus einer Bindegewebsschicht, welche als skeletogene Schicht die Chorda umgibt und nach oben eine häutige Umhüllung um die fünf Hirnblasen liefert.

3) Durch gewebliche Metamorphose des häutigen Primordialcranium nimmt das knorpelige seinen Ursprung.

a) Zu beiden Seiten der Chorda legen sich zuerst zwei knorpelige Parachordalia an, welche alsbald von oben und unten die Chorda umwachsen und sich zu einer Knorpelplatte verbinden.

b) Nach vorn von den Parachordalia treten die RATHKE'schen Schädelbalken auf, vereinigen sich bald an ihren hinteren Enden mit den Parachordalknorpeln, verbreitern sich an ihren vorderen Enden



und verschmelzen zur Ethmoidalplatte; in ihrer Mitte bleiben sie längere Zeit getrennt und umfassen die Hypophysis (Gegend der Sattelgrube).

c) Von der so entstandenen knorpeligen Schädelbasis aus greift der Verknorpelungsprocess wie bei der Entwicklung der Wirbelsäule zuerst auf die Seitenwand, zuletzt auf die Decke des häutigen Primordialcranium über und nimmt hierbei zum Theil die höheren Sinnesorgane in sich auf.

4) Bei den Selachiern stellt das knorpelige Primordialcranium eine bleibende Bildung dar mit dicken Wandungen; bei den Säugethieren und beim Menschen dagegen dient es zur Grundlage für die an seine Stelle tretende knöcherne Schädelkapsel; es ist daher auch weniger als bei den Selachiern entwickelt, indem nur Basis und Seitentheile knorpelig sind, während die Decke grössere, durch häutige Membranen verschlossene Lücken aufweist.

5) Am knorpeligen Primordialcranium unterscheidet man a) nach seinem Verhalten zur Chorda einen vertebralen (chordalen) und einen evertbralen (prächordalen) Abschnitt, b) nach Beziehungen zu den Sinnesorganen eine Ethmoidal-, Orbital-, Labyrinth- und Occipitalregion.

6) Wie sich die Rippen als untere Bogenbildungen zu der Wirbelsäule hinzugesellen, so verbindet sich am Kopf das Visceralskelet mit dem Primordialcranium.

7) Das Visceralskelet setzt sich aus gegliederten Knorpelspangen zusammen, die durch Verknorpelungsprocesse in den häutigen Schlundbogen zwischen den Schlund- oder Kiemenspalten entstehen.

8) Die knorpeligen Schlund- oder Visceralbogen sind nur bei niederen Wirbelthieren (dauernd bei den Selachiern) wohl entwickelt und werden nach ihrer Lage und Gestalt als Kieferbogen, Zungenbeinbogen und Kiemenbogen, deren Zahl schwankt, unterschieden.

9) Der Kieferbogen zerfällt in den knorpeligen Oberkiefer (Palatoquadratum) und den knorpeligen Unterkiefer (Mandibulare); der Zungenbeinbogen in das Hyomandibulare, das Hyoid und die unpaare Copula.

10) Bei den Säugethieren und beim Menschen wird ein knorpeliges Visceralskelet nur sehr verkümmert angelegt und wandelt sich in die Gehörknöchelchen und das Zungenbein um.

11) Im häutigen Kieferbogen entsteht a) der Ambos, welcher dem Palatoquadratum niederer Wirbelthiere entspricht, b) der Hammer, der Repräsentant des Gelenktheils des knorpeligen Mandibulare, c) der MECKEL'sche Knorpel, der dem übrigen Abschnitt des Mandibulare entspricht, sich aber später vollständig zurückbildet.

12) Der häutige Zungenbeinbogen liefert a) in seinem obersten Theil den Steigbügel, b) den Griffelfortsatz, c) das Ligamentum stylohyoideum, d) das kleine Horn und den Zungenbeinkörper.

13) Der dritte häutige Schlundbogen verknorpelt nur in seinem untersten Abschnitt zum grossen Horn des Zungenbeins.

14) Das Primordialcranium zeigt auf keinem Stadium seiner Entwicklung eine Zusammensetzung aus Segmenten wie die Wirbelsäule.

15) Die ursprüngliche Segmentirung des Kopfes spricht sich allein aus in dem Auftreten mehrerer Ursegmente (Muskelabschnitte), in der Anordnung der Hirnnerven und in der Anlage des Visceralskelets.

16) Das Primordialcranium ist also eine unsegmentirte Skeletanlage in einem anderweitig segmentirten Körperabschnitt.

17) Die Verknöcherung des Kopfskelets ist ein viel complicirterer Process als die Verknöcherung der Wirbelsäule.

18) Während sich an der Wirbelsäule nur Knochen einer Art durch Substitution des Knorpelgewebes entwickeln, sind bei der Verknöcherung des Kopfskelets zwei verschiedene Arten von Knochen, primäre und secundäre, zu unterscheiden.

19) Die primären Kopfknochen entstehen aus knorpeliger Grundlage, wie die Knochenkerne in der knorpeligen Wirbelsäule.

20) Die secundären Knochen, Beleg- oder Deckknochen, entstehen ansserhalb des primordialis Kopfskelets aus bindegewebiger Grundlage als Haut- und Schleimhautverknöcherungen und sind bei niederen Wirbelthieren Theile eines über den ganzen Körper verbreiteten Hautskelets.

21) Die Belegknochen entwickeln sich in einzelnen Fällen, die man als die ursprünglichen auffassen kann, durch Verschmelzung der Basis zahlreicher, in der Haut und Schleimhaut entstehender Zähnen.

22) Primäre und secundäre Knochen erhalten sich auf späteren Stadien theils getrennt, theils verschmelzen sie unter einander zu Knochencomplexen, wie das Schläfenbein und Keilbein.

23) Vom Primordialcranium bleiben nur unbedeutende Reste als knorpelige Nasenscheidewand und als Nasenknorpel erhalten.

**C. Das Extremitätenskelet.** 1) Das Skelet der Gliedmaassen legt sich mit Ausnahme des Schlüsselbeins, dessen Entwicklung manche Eigenthümlichkeiten zeigt, in knorpeligem Zustand an (knorpeliger Schultergürtel, knorpeliger Beckengürtel, Knorpel von Arm und Bein).

2) Die Verknöcherung erfolgt in derselben Weise wie an der Wirbelsäule und am Primordialcranium von Knochenkernen aus unter Zerstörung und Ersatz des Knorpelgewebes durch Knochengewebe.

3) Die kleinen Knorpel der Fuss- und Handwurzel verknöchern zum grösseren Theil von einem Knochenkern aus, die grösseren platten Knorpel des Schulter- und Beckengürtels von mehreren Centren aus.

4) Die knorpeligen Anlagen der Röhrenknochen verknöchern zuerst in der Diaphyse, während ihre beiden Enden, die Epiphysen, lange Zeit knorpelig bleibend, das Längenwachsthum vermitteln.

5) Die knorpeligen Epiphysen beginnen beim Menschen theils im letzten Monat vor der Geburt, theils erst nachher von eigenen Centren aus (Epiphysenkernen) zu verknöchern.

6) Die Verschmelzung der knöchernen Diaphyse und der knöchernen Epiphysen erfolgt mit Beendigung des Längenwachsthums des Skelets unter Verdrängung des trennenden Knorpelgewebes.

7) Vor beendetem Wachsthum lassen sich die Röhrenknochen in ein Mittelstück und zwei knöcherne Epiphysenscheiben zerlegen.

8) Von der Knorpelanlage eines Röhrenknochens erhält sich nur ein geringer Rest als Ueberzug der Gelenkenden (Gelenkknorpel).

9) Die Markhöhle der Röhrenknochen entwickelt sich durch Resorption der im Knorpel zuerst gebildeten, spongiösen Knochensubstanz.

10) Während die Gelenkenden der knorpelig angelegten Knochen von hyalinem Knorpel überzogen sind, zeigen die Gelenkflächen der Knochen bindegewebigen Ursprungs (Belegknochen) einen Ueberzug faseriger Bindesubstanz (Kiefergelenk).



## Register.

- Abortiveier 19.  
 Acervulus cerebri 267.  
 Achsenskelet 356.  
 Adergeflecht, hinteres 264.  
 Adergeflecht, vorderes 266.  
 Adergeflecht, seitliches 275.  
 Adergeflechtfalte 274.  
 Adergeflechtfurche 274.  
 Afteranlage 167.  
 Aftergrube 168.  
 Aftermembran 169, 170, 243.  
 Albumen des Hühnereies 11, 129.  
 Aleithale Eier 6.  
 Allantois der Reptilien und Vögel 127.  
 Allantois der Säugethiere, des Menschen 135, 146.  
 Allantoiskreislauf 341, 343.  
 Ambos 372, 378.  
 Ammonsfalte 274.  
 Ammonsfurche 273, 274.  
 Ammonshorn 273, 275.  
 Amnion der Reptilien und Vögel 124.  
 Amnion der Säugethiere 135.  
 Amnion des Menschen 145, 147.  
 Amnionfalte 124, 135.  
 Amnionscheide der Nabelschnur 148.  
 Amnionthiere (Amnioten) 162.  
 Amnionwasser des Menschen 147.  
 Ampulle der halbkreisförmigen Canäle 298.  
 Anamnia (Amnionlose) 162.  
 Animaleulisten 12.  
 Animaler Eipol 7.  
 Animale Zellen des Keims 35.  
 Aorta caudalis 348.  
 Aorta, primitive 342, 344.  
 Aorta, bleibende 333, 336.  
 Aortenbogen 344, 346.  
 Aquaeductus Sylvii 265.  
 Arbeitstheilung 60.  
 Area opaca 85.  
 Area pellucida 85.  
 Area vasculosa 111.  
 Arca vitellina 113.  
 Arteria carotis 346, 373.  
 Arteria centralis retinae 284, 287.  
 Arteria hyaloidea 287.  
 Arteria iliaca 348.  
 Arteria omphalo - mesenterica 342.  
 Arteria perforans stapedis 373.  
 Arteria pulmonalis 333, 336, 346.  
 Arteria sacralis media 348.  
 Arteria spermatica 234.  
 Arteria subclavia 346.  
 Arteria umbilicalis 343, 348.  
 Arteria vertebralis 346.  
 Arteriensystem 326.  
 Ascensus medullae spinalis 258.  
 Atlas 361.  
 Atresia pupillae eongenita 286.  
 Atrioventricularklappe 332.  
 Atrium bursae omentalis 198.  
 Auge 282.  
 Augenbecher 282.  
 Augenblase 282.  
 Augenblasenstiel 282.  
 Augenhäute 287.  
 Augenlid 293.  
 Augenkammer 287.  
 Augenspalte 283.  
 Auriculae cordis 332.  
 Aeussere Geschlechtstheile 243.  
 Aeusseres Keimblatt 63.  
 Organe desselben 255.  
 Balgdrüsen der Zunge 189.  
 Balken 276.  
 Basalplatte der Placenta uterina 157.  
 Bauehspeicheldrüse 198.  
 Bauchstiel menschlicher Embryonen 145.  
 Beckendarmhöhle 122, 135.  
 Beckengürtel 387.  
 Befruchtungsprocess 22.  
 Belegknochen 373, 374.  
 Aufzählung derselben 376.  
 Bildungsdotter 8.  
 Bindegewebe, fibrilläres 325.  
 Bindesubstanz 107.  
 Biogenese 54.  
 Blastula 33, 91.  
 Blinddarm 179.  
 Blutbildung 110.  
 Blutgefässsystem 326.  
 Blutinseln, Blutpunkte 111, 342.  
 Blutkörperchen, embryonale 112.  
 Blutkreislauf, einfacher 333.  
 Blutkreislauf, doppelter 333, 354.  
 Branchiomerie 382.  
 Brücke 265.  
 Brückenbeuge 260, 261.  
 Brustbein 360.  
 Brustbeinleisten 360.  
 Brusthöhle 340.  
 Bursa omentalis 179.  
 Calcar avis 273, 275.  
 Canalis auricularis 332.  
 Canalis hyaloideus 287.  
 Canalis ineisivus 310.  
 Canalis neurentericus des Amphioxus 65, 167; der Amphibien 78; der Vögel, Reptilien etc. 90; der Säugethiere 95.  
 Canalis reunions 300.  
 Canalis utriculo-saccularis 299.  
 Cardinalvenen 348, 351.  
 Caruneula lacrimalis 293.  
 Cauda equina 258.  
 Cavum tympani 305.

- Centralcanal des Rückenmarks 257.  
 Centralfurche des Grosshirns 276.  
 Centrolecithale Eier 11.  
 Centrosoma 24.  
 Chalazen 11.  
 Chorda 65.  
 Chordaanlage 65.  
 Chordarinne des Amphioxus 66; der Amphibien 75; der Selachier 84; Vögel, Säugethiere 98.  
 Chordascheide, skeletogene 357.  
 Chorda tympani 306, 378.  
 Chorionicapillaris 290.  
 Chorioidea 290.  
 Chorioidealspalte 291.  
 Chorion der Säugethiere 137.  
 Chorion des Menschen 147, 153.  
 Chorionepithel 154.  
 Chorionzotten 137, 147.  
 Chromatin des Kerns 46.  
 Chromosomen 21.  
 Cicatricula 9.  
 Ciliarfortsätze, Ciliarkörper 288, 289.  
 Clitoris 248.  
 Cloake 243.  
 Cloakenmembran 243.  
 Coelenteron 63.  
 Coloboma chorioideae 291.  
 Coloboma iridis 291.  
 Conarium 267.  
 Conjunctivalsack 293.  
 Conus medullaris 257.  
 Corium 313.  
 Corona radiata des Eies 7.  
 Corpus luteum 230.  
 Corpus papillare 313.  
 Corpus striatum 273.  
 Corti'sches Organ 300.  
 Cotyledonen der Eihäute der Wiederkäuher 138.  
 Cotyledonen der menschlichen Placenta 152.  
 Crista acustica 296, 300.  
 Cutisplatte 109.  
 Cuvier'sche Gänge 339, 340, 349.  
**Damm** 248.  
 Darmbein 387.  
 Darmdottersack 123.  
 Darmdrüsenblatt 66.  
 Darmfalte 71.  
 Darmfollikel 201.  
 Darmleibeshöhle 63.  
 Darmnabel 124.  
 Darmpforte 122, 135.  
 Darmplatte 120.  
 Darminne 122.  
 Darmrohr 166.  
 Darmschleife 177.  
 Darmstiel 124.  
 Decidua 139; des Menschen 143; reflexa 143, 152; scrotina 143, 152; vera 143, 149.  
 Deciduazellen 151.  
 Deckknochen 373, 374.  
 Dentale 381.  
 Descensus testicularum 237.  
 Descensus ovariorum 242.  
 Deutoplasma 3.  
 Diaphyse (Diaphysenkern) 389.  
 Differenzirung, histologische 60, 324.  
 Diphyodont 185.  
 Discus proligerus 9, 230.  
 Diverticulum Nuckii 242.  
 Doppelbildungen 54.  
 Dotter (Dotterplättchen) 3.  
 Dottergang 124, 148.  
 Dotterhaut 3, 5.  
 Dotterhof 113.  
 Dotterkerne 40.  
 Dotterkreislauf 341.  
 Dotterpfropf 68, 97.  
 Dottersack 119, 123.  
 Dottersack des Menschen 148.  
 Dottersyncytium 39.  
 Dotterwall 87.  
 Ductus Botalli 347.  
 Ductus cochlearis 297.  
 Ductus Cuvieri 339, 340, 349.  
 Ductus endolymphaticus 297.  
 Ductus lingualis 191.  
 Ductus Santorini 199.  
 Ductus venosus Arantii 354.  
 Ductus vitello-intestinalis 124, 148.  
 Ductus Wirsungianus 199.  
 Duralscheide des Schnerven 292.  
 Durchbruch der Zähne 187.  
**Ei** 3; der Amphibien 7, 33; der Echinodermen 3, 30; des Menschen 7; von Ascaris 19; der Säugethiere; 6; der Vögel 8.  
 Eidotter 3.  
 Eierstock 226.  
 Eihäute 124.  
 Eihäute, hinfällige 143.  
 Eihügel 230.  
 Eihüllen der Reptilien und Vögel 124; der Säugethiere 131; des Menschen 141.  
 Eikern 18.  
 Eileiter des Huhns 11.  
 Eileiter des Menschen 241.  
 Einester 227.  
 Eiweissack beim Hühnerrei 128.  
 Eizelle 3; holoblastische 32; meroblastische 32; alecithale 6; centrolecithale 11; telolecithale 7.  
 Ektoblast 63.  
 Ektoderm 63.  
 Embryonalbezirk 120.  
 Embryonalfleck 92.  
 Embryonalschild 86, 92.  
 Empfängniss Hügel 24.  
 Endocard 327.  
 Endolymph des Gehörorgans 296.  
 Entwicklungsprincipien 55.  
 Entoblast 63; Entoderm 63.  
 Enterocöl 77.  
 Epidermis 312.  
 Epididymis 235.  
 Epigenese 2.  
 Epiphyse (Epiphysenkern) 389, 390.  
 Epistropheus 361.  
 Epithelmuskelzellen 206.  
 Epitrichium 312.  
 Eponychium 316.  
 Epophoron 240.  
 Ersatzhaar 315.  
 Ersatzzähne 184; des Menschen 187.  
 Ethmoidalregion des Schädels 365.  
 Eustachische Röhre 306.  
 Evolutionstheorie 2.  
 Extremitäten, Skelet 384; Muskeln 384; Nerven 385.  
**Faltenbildung** 56.  
 Faltungsprocess 56.  
 Femur 391.  
 Fibrin, canalisirtes der Placenta 155.  
 Fibula 391.  
 Fissuren des Gehirns 272, 273.  
 Fissura cerebri transversa 275.  
 Fissura calcarina 273, 275.  
 Fissura chorioidea 273, 274.  
 Fissura hippocampi 273, 274, 276.  
 Fissura Glaseri 378.  
 Fissura petrotympanica 378.  
 Fissura parieto-occipitalis 273, 275.  
 Fissura sterni 360.  
 Filum terminale 258.  
 Flügelfortsatz des Keilbeins 377.  
 Flügelbein 377.  
 Follikelbildung des Eierstocks 227.  
 Follikelzellen 227.  
 Foramen coecum 191.  
 Foramen ovale 334, 338.  
 Foramen parietale 267.  
 Foramen incisivum 379.



- Foramen Panizzac 337.  
 Foramen Monroi 272.  
 Fornix 273.  
 Fossa Sylvii 273.  
 Fretum Halleri 332, 337.  
 Fruchthof 85.  
 Fruchtschmiere 312.  
 Fruchtwasser des Menschen 147.  
 Funiculus umbilicalis 148, 159.  
 Furchungshöhle 32.  
 Furchungskern 25.  
 Furchungsprocess 29; äqualer 32; inäqualer 33; partieller discoidaler 36; partieller, superficialer 41.  
 Furchungsschema 32.  
 Fusswurzelknochen 389.  
  
 Gallengang 195.  
 Gallenblase 195.  
 Gallertgewebe 324.  
 Gallertkern der Echinodermenlarven 59.  
 Gallertkern der Zwischenwirbelseiben 358.  
 Ganglion spirale 300.  
 Ganglion acusticum 300.  
 Gartner'sche Canäle 239.  
 Gastrula des Amphioxus 62; der Amphibien 68; der Seelachier 81; des Hühnehens 86; der meroblastischen Eier 80; der Reptilien 85; der Säugethiere 94.  
 Gaumen 310, 371.  
 Gaumenbein 375.  
 Gaumenplatte 309, 371.  
 Gaumensegel, primitive 170, 270.  
 Gaumenspalte 309, 379.  
 Gebärmutter 242.  
 Gefässbildung 110.  
 Gefässendothel 110.  
 Gefässhaut der Linse 286.  
 Gefässhof 110.  
 Gefässknäuel der Urniere 220.  
 Gefässknäuel der Vorniere 216.  
 Gehirn 258.  
 Gehörknöchelchen 306.  
 Gehörorgan 294.  
 Gekröse 175.  
 Gelber Dotter 9.  
 Gelber Körper des Eierstocks 230.  
 Gelenkbildung 391.  
 Gelenkknorpel 390.  
 Genitalstrang 235, 241.  
 Geruchsgrübchen 307.  
 Geruchslabyrinth 310, 311.  
 Geruchsorgan 307.  
 Geschlechtsfalten 247.  
 Geschlechtshöcker 247.  
 Geschlechtsorgane 214.  
 Geschlechtsrinne 247.  
 Geschlechtsstränge der Urniere 231, 232.  
 Geschlechtstheil der Urniere 235, 239.  
 Geschlechtstheile, äussere 243.  
 Geschlechtswulst 247.  
 Gesichtsschädel 369.  
 Glandula pinealis 267.  
 Glandulae utriculares 149.  
 Glaskörper 284, 287.  
 Gliedmaassen 384.  
 Glomerulus der Urniere 220.  
 Glomerulus der Vorniere 216.  
 Graaf'sche Bläschen der Säugethiere 230.  
 Grenzrinne 119.  
 Griffelfortsatz 372.  
 Grosshirn 272.  
 Gubernaculum Hunteri 234, 237.  
 Gyri 276.  
  
 Haarbalg 314.  
 Haare 313.  
 Haarkeim 313.  
 Haarpapille 313.  
 Haarwechsel 315.  
 Haarzwibel 314.  
 Haftwurzeln des Chorion 153.  
 Hagelschnüre 11.  
 Hahnentritt 9.  
 Halbkreisförmige Canäle, häutige 298; knöcherne 302.  
 Halsbucht 174.  
 Halsfisteln 175.  
 Halshöhle 329, 338.  
 Halsrippe 361.  
 Halswirbel 361.  
 Hammer 372, 378, 380.  
 Handwurzelknochen 389.  
 Harnblase 245.  
 Harnleiter 222, 245.  
 Harnorgane 214.  
 Harnröhre 248.  
 Harnsack der Reptilien und Vögel 127; der Säugethiere 135; des Menschen 146.  
 Hasenscharte 380.  
 Hassall'sche Körperchen der Thymus 190.  
 Haut 312.  
 Hautdottersack 123.  
 Häutige Ohrkapsel 301.  
 Hautnabel 124.  
 Hautskelet 374.  
 Hautstiel 124.  
 Hemisphärenbläschen 259, 272.  
 Hemisphärenspalte 275.  
 Hemmungsmißbildungen 79, 239, 351, 379.  
 Heusen'scher Knoten 95.  
 Hermaphroditismus 249.  
 Herz 114, 327.  
 Herzbeutel 338.  
 Herzbeutelbrusthöhle 338.  
 Herzcontractionen 342.  
 Herzendothel (Abstammung) 114.  
 Herzgekröse 194, 327.  
 Herzhoren 332.  
 Hexenmilch 318.  
 Highmorshöhle 311.  
 Hinterhauptsbein 376.  
 Hinterhauptsflappen 274.  
 Hinterhirnbläschen 263.  
 Hirnanhang 269.  
 Hirnblasen 258.  
 Hirnblasen, erste 266; zweite 265; dritte 263.  
 Hirnmantel 262.  
 Hirnsand 267.  
 Hirnschlitz 266.  
 Hirnstamm 262.  
 Hoden 231.  
 Hodensack 249.  
 Hörbläschen der Wirbelthiere 295; der Wirbellosen 296.  
 Hörfleck, Hörleiste 296.  
 Hörgrübchen 295.  
 Hörner des Seitenventrikels 274.  
 Hörstein 296.  
 Hohlvene, untere 349; obere 340.  
 Holoblastische Eier 32.  
 Hornblatt 255.  
 Hornhaut 287.  
 Howship'sche Grübchen 188.  
 Hüllbildungen des Hodens 239.  
 Humerus 390.  
 Hunter'sches Leitband 234, 238.  
 Hydatide des Nebenhodens 236; des Eileiters 241.  
 Hydramnion 148.  
 Hyoid 370.  
 Hyomandibulare 370.  
 Hypophysis 269.  
 Hypophysensäckchen 270.  
 Hypophysentasche 270.  
 Hypospadie 249.  
  
 Jacobson'scher Knorpel 311.  
 Jacobson'sches Organ 308, 311.  
 Idioplasma 44.  
 Infundibulum 266.  
 Insel (Insula Reilii) 273.  
 Insertio centralis, marginalis, velamentosa der menschlichen Nabelschnur 160.  
 Intervillöse Räume der Placenta 157.  
 Intraplacentare Räume 157.

- Intumescencia cervicalis und lumbalis 258.  
 Intumescencia gangliiformis Searpac 300.  
 Joehbein 376.  
 Iris 288, 289.  
 Irisspalte 291.  
 Jugularvene 348.  
  
 Kammerscheidewand 336.  
 Kehlkopf 192.  
 Keilbein 369, 377.  
 Keimbläschen 4, 16.  
 Keimblase 33, 41, 91, 133.  
 Keimblasencölon 123, 144.  
 Keimblätter 55; des Amphioxus 62; der Amphibien 67; der Vögel und Reptilien 84; der Fische 80; der Säugethiere 90.  
 Keimepithel 226.  
 Keimfleck 5.  
 Keimhaut 42.  
 Keimhöhle 32, 33.  
 Keimkern 25.  
 Keimscheibe 9, 36.  
 Kernsegment 21.  
 Kieferbogen 369.  
 Kiefergelenk, primäres 381; secundäres 381.  
 Kieferspalte 379.  
 Kiemenarterien 345.  
 Kiemenblättchen 173.  
 Kiemenbogen 172, 369.  
 Kiemendeckelfortsatz 174.  
 Kiemenfurchen 172.  
 Kiemenspalten 173.  
 Kiemenvenen 345.  
 Kindspech 198.  
 Kleinhirn 264.  
 Kleinhirnanlage 264.  
 Kniescheibe 391.  
 Knochengewebe 326.  
 Knochenkern 359.  
 Knöchernes Labyrinth 301.  
 Knorpelgewebe 325.  
 Kopfbeuge 260.  
 Kopfdarmhöhle 122, 135.  
 Kopffalte, Kopfhöcker 120.  
 Kopffortsatz des Primitivstreifens 94.  
 Kopfhöhlen 383.  
 Kopfscheide 124.  
 Kopfsegmente 383.  
 Kopfskelet 373.  
 Körperform, Entstehung 117.  
 Kranzband der Leber 341.  
 Kreuzbein 361.  
 Kryptorehismus 239.  
  
 Labia maiora u. minora 248.  
 Labyrinth, häutiges 297; knöchernes 301.  
 Labyrinthanhang 297.  
 Labyrinthregion des Schädels 365, 369.  
  
 Lamina spiralis ossea 304.  
 Lamina fusca 291.  
 Lamina terminalis 272.  
 Lanugo 315.  
 Lappen des Grosshirns 273.  
 Latebra des Hühnerieies 9.  
 Leber 194, 339, 352.  
 Lebercylinder 196.  
 Leberkreislauf 352.  
 Lederhaut 313.  
 Leibeshöhle 65, 71; ausser-embryonale 123.  
 Leistenband der Urniere 234, 237, 242.  
 Leisteneanal 238.  
 Lendenwirbel 361.  
 Lieberkühn'sche Drüsen 200.  
 Ligamentum Arantii 354.  
 Ligamentum Botalli 347.  
 Ligamentum coronarium hepatis 341.  
 Ligamentum hepato-gastricum 197.  
 Ligamentum hepato-duodenale 197.  
 Ligamentum hepato-umbilicale 354.  
 Ligamentum intermusculare 213.  
 Ligamentum intervertebrale 358.  
 Ligamentum laterale internum maxillae inf. 382.  
 Ligamentum ovarii 242.  
 Ligamentum phrenico-lie-nale 182.  
 Ligamentum stylo-hyoideum 372.  
 Ligamentum suspensorium hepatis 197, 341.  
 Ligamentum teres hepatis 197.  
 Ligamentum teres uteri 234, 242.  
 Ligamentum vesico-umbilicale medium 247.  
 Ligamentum vesico-umbilicale laterale 348.  
 Limbus Vieussenii 338.  
 Linse 282, 284.  
 Linsensäckecken 282, 284.  
 Linsensterne 286.  
 Linsenwachsthum 285.  
 Lippenspalte 379.  
 Liquor amnii 126.  
 Liquor folliculi 229.  
 Lobus frontalis, temporalis 273.  
 Lobus parietalis, occip. 274.  
 Lobus olfactorius 276.  
 Luftkammer des Hühnerieies 11, 128.  
 Luftröhre 192.  
 Lunge, Lungenanlage 192, 333, 340.  
  
 Lungenalveolen, Luftzellen 194.  
 Lungenbläschen 193.  
  
 Macula acustica 296, 300.  
 Macula germinativa 3, 5.  
 Magen 175.  
 Magensaftdrüse 200.  
 Mamma 319.  
 Mammalia deciduata 139; indeciduata 139; achoria, choriata 162.  
 Mandibulare 370.  
 Mantelspalte 272.  
 Marksegel 264, 265.  
 Markstränge des Eierstocks 231.  
 Maulbeerkuugel des Eies 33.  
 Meekel'scher Knorpel 372, 380.  
 Meconium 198.  
 Mediastinum 341.  
 Medulla oblongata 264.  
 Medullarfalten, Medullarplatte 65, 70, 78.  
 Mehrfachbildungen 54.  
 Meibom'sche Drüsen 293.  
 Membrana adamantina 186.  
 Membrana chorii 153.  
 Membrana eboris 183, 186.  
 Membrana granulosa 230.  
 Membrana limitans 290.  
 Membrana reuniens superior 109.  
 Membrana reuniens inferior 330.  
 Membrana nictitans 293.  
 Membrana pupillaris 286, 287.  
 Membrana vitellina 3, 5.  
 Meroblastische Eier 32.  
 Merocyten 39.  
 Mesenchym 59, 107; Organe desselben 324.  
 Mesenterium 175, 194.  
 Mesoblast 67, 75, 82.  
 Mesocardium anterius posterius 194, 327, 330.  
 Mesocolon 180.  
 Mesogastrium 175, 178.  
 Mesorchium 234.  
 Mesovarium 234.  
 Milchdrüsen 317.  
 Milzhähne, Milzhahgebiss 187.  
 Milz 356.  
 Mittelhirnbläschen 265.  
 Mittelohr 305.  
 Mittelplatte 219.  
 Mittleres Keimblatt, siehe Mesoblast.  
 Modiolus 304.  
 Monro'sches Loch 272.  
 Morgagni'sche Hydatide 241.  
 Morula des Eies 33.



- Mosaiktheorie 52.  
 Müller'scher Gang 223, 234, 236, 241.  
 Mund, Entwicklung des bleibenden Mundes 170.  
 Mundbucht 170.  
 Musculatur, willkürliche 206.  
 Musculatur des Kopfes 383; der Extremitäten 384.  
 Musculus cremaster 239.  
 Musculus obliquus abdom. int. 239.  
 Muskelblätter 207, 209.  
 Muskelkästchen 207, 209.  
 Muskelplatte 109.  
 Muskelprimitivbündel 207, 211.  
 Mutterbänder 242, 243.  
 Mutterkuchen: siehe Placenta.  
 Myocard 327.  
 Myocoel 211.  
 Myomeren 313.  
 Myotom 107, 209.  
  
 Nabelbläschen des Menschen 148.  
 Nabelgefäße 343.  
 Nabelstrang, Nabelschnur 148, 159.  
 Nabelvene 343.  
 Nachfurchung 39.  
 Nachgeburt 161.  
 Nackenbeuge 260.  
 Nackenhöcker 260.  
 Nagel, Nagelplatte 315.  
 Nahrungsdotter 8, 9, 117.  
 Nase 312.  
 Nasenbein 378.  
 Nasenfeld 307.  
 Nasenfortsätze, innere und äussere 308.  
 Nasenfurche 308.  
 Nasengaumengang 310.  
 Nasenloch, inneres, äusseres 309.  
 Nasenmuscheln 311, 378.  
 Nasenrachengang 310.  
 Nebeneierstock 240.  
 Nebenhoden 235.  
 Nebenknochenkerne 390.  
 Nebenniere 249.  
 Nephrostom 221.  
 Nephrotom 220.  
 Nerven 278.  
 Nervenleiste 279.  
 Nervenplatte, Nervenrohr siehe Medullarplatte.  
 Nervensystem 255.  
 Nervenwurzeln 279.  
 Nervus acusticus 300.  
 Nervus cochleac 300.  
 Nervus laryngeus inf. 347.  
 Nervus opticus 291.  
 Nervus vagus 178.  
 Nervus vestibuli 300.  
  
 Netzbeutel, grosser 178, 181; kleiner 197.  
 Netzhaut 288, 289.  
 Neuroblasten 256.  
 Neuromer, Neuromerie 263.  
 Nickhaut 293.  
 Niere 222.  
 Nierentrichter 221.  
  
 Oberarmbein 390.  
 Oberhaut 312.  
 Oberkiefer 379.  
 Oberkieferfortsatz 171, 370.  
 Oberschenkel 391.  
 Occipitalregion des Schädels 365, 369.  
 Odontoblasten 183.  
 Ohr, äusseres 306; inneres 294; mittleres 305.  
 Ohranal 332.  
 Ohrenschmalzdrüsen 316.  
 Ohrmuschel 307.  
 Omentum maius 178, 181; minus 197.  
 Ooscop von Preyer 126.  
 Orbitalregion des Schädels 365.  
 Os acetabuli 388.  
 Os angulare 378, 381.  
 Os articulare 380.  
 Os coracoideum 387.  
 Os dentale 381.  
 Os entoglossum 370.  
 Os intermaxillare 379.  
 Os interparietale 376.  
 Os maxillare 379.  
 Os petrosum 378.  
 Os prae-maxillare 379.  
 Os pterygoideum 377.  
 Os squamosum 377, 378.  
 Os tympanicum 377, 378.  
 Ostoklasten 188.  
 Ostium abdominale tubae 225.  
 Otolith 296.  
 Ovisten 12.  
  
 Palatoquadratum 370.  
 Pander'scher Kern 9.  
 Pankreas 198.  
 Papille der Milchdrüse 317, 318.  
 Papillarkörper der Haut 313.  
 Parachordalknorpel 364.  
 Paradidymis 235.  
 Paraplasma 3.  
 Parietalauge 269.  
 Parietalhöhle 329, 338.  
 Paroophoron 241.  
 Parovarium 240.  
 Pars membranacea des Herzens 337.  
 Parthenogenetische Eier 12, 19, 27, 48.  
 Paukenhöhle 306.  
 Paukentreppe 304.  
  
 Penis 248.  
 Periblast 39.  
 Pericard 327.  
 Perilymphatische Räume 301, 302.  
 Pflugscharbein 375, 378.  
 Pflüger'sche Schläuche 227.  
 Pfortader 354.  
 Pfortaderkreislauf 349, 352.  
 Pialscheide des Sehnerven 292.  
 Placenta des Menschen 152; der Säugethiere 137.  
 Placenta praevia 152.  
 Placenta foetalis 138, 153.  
 Placenta uterina 138, 156.  
 Placenta zonaria 140.  
 Placenta discoidca 140.  
 Placentarkreislauf 341, 343.  
 Placentarraum 157.  
 Pleuropericardialfalte 340, 350.  
 Plexus chorioideus: siehe Tela chorioidea.  
 Plica semilunaris 293.  
 Pol des Eies, animaler, vegetativer 7.  
 Polare Differenzirung des Eies 7.  
 Polständiges Dottermaterial 15.  
 Polyphyodont 185.  
 Polzellen 16, 18.  
 Postanaler Darm 168.  
 Präformationstheorie 2, 44.  
 Primitivorgan 63.  
 Primitivrinne, Primitivstreifen 85, 94, 96, 166.  
 Primordialcranium, vertebrales, evertebrales, chordales, prächordales, häutiges, knorpeliges 3, 368, 375.  
 Primordiale Knochen 373; Aufzählung derselben 376.  
 Princip der organbildenden Keimbezirke 49.  
 Proamnion 124.  
 Processus vaginalis peritonei 238, 242.  
 Processus styloideus 372.  
 Prochorion 133.  
 Pronucleus 18.  
 Prostata 248.  
 Pulmonalarterie 333, 346.  
 Pupille 289.  
  
 Rabenschnabelfortsatz 387.  
 Rachenhaut 170, 270.  
 Radius 390.  
 Randbogen 274.  
 Randsinus der Placenta 157.  
 Randvene (-sinus) des Gefässhofs 113.  
 Randwulst 87.  
 Randzone des Keims 67.

- Rathke'sche Schädelbalken 364.  
 Rathke'sche Tasche 270.  
 Rauber'sche Schicht 93.  
 Rautengrube 264.  
 Recessus labyrinthi 297.  
 Reductionstheilung 22.  
 Regio olfactoria respiratoria 309.  
 Reifeerscheinungen des Eies 16; des Samens 21.  
 Reservestoffe des Eies 3.  
 Rete testis 233, 235.  
 Retina 289.  
 Richtungskörper 18.  
 Ricchlappen 276.  
 Ricchnerv 276.  
 Riesenzellen der Placenta 156.  
 Rindenfurchen 276.  
 Rippen 359.  
 Rückenmark 255.  
 Rumpfplatte 120.  
 Rundes Mutterband 234, 242.  
 Rusconi'scher Dotterpfropf 68.  
 Sacculus 299.  
 Sacralrippen 361.  
 Samenknippen 232.  
 Samenbildung 19.  
 Samenkanälchen 232.  
 Samenfaden 12.  
 Samenkern 24.  
 Samenkörper der Nematoden 26.  
 Samenleiter 235.  
 Samenmutterzellen 19.  
 Samenzellen 19.  
 Scalae (Scala tympani, vestibuli) 301.  
 Scapula 386.  
 Schädel 363.  
 Schädelbalken 364.  
 Schafhäutchen 124.  
 Schale des Hühnereies 11.  
 Schalenhaut des Hühnereies  
 Schambein 387.  
 Schamlippen 248.  
 Scheide 242.  
 Scheidenfortsatz des Baueh-  
 fels 238.  
 Scheidenvorhof 248.  
 Scheitelbein 378.  
 Scheitelhöcker 260, 266.  
 Scheitellappen 274.  
 Schilddrüse 191.  
 Schildknorpel 373.  
 Schläfenbein 377.  
 Schläfenlappen 273.  
 Schlüsselbein 387.  
 Schlundbogen 172, 369.  
 Schlundbogengefäße 344,  
 369.  
 Schlundfurchen 172.  
 Schlundspalten 171, 305.  
 Schlussplatte der Placenta  
 156.  
 Schmelzkeim 185.  
 Schmelzmembran 183.  
 Schmelzorgan 185.  
 Schmelzpulpa 186.  
 Schnecke 299.  
 Schneckengang, häutiger  
 297; knöcherner 304, 305.  
 Schulterblatt 386.  
 Schultergürtel 386.  
 Schwanzdarm 168.  
 Schwanzfalte, Schwanz-  
 höcker 120.  
 Schwanzknospe 167.  
 Schwanzscheide 124.  
 Schweissdrüsen 316.  
 Schnerv 291.  
 Seitenfalten des Rumpfes 120.  
 Seitenfortsatz der Wirbel  
 361.  
 Seitenplatten 105, 219.  
 Seitenventrikel 272, 274.  
 Semilunarklappen 337.  
 Septa placenta 156.  
 Septum atriorum 333, 334.  
 Septum pellucidum 275.  
 Septum transversum 339.  
 Septum ventriculorum 336.  
 Seröse Hülle 126, 135.  
 Siebbein 378.  
 Siebbeinzellen 311.  
 Sinnesorgane 281.  
 Sinus cervicalis (praccervi-  
 calis) 174.  
 Sinus eoronarius 337, 351.  
 Sinus ethmoidales 311.  
 Sinus frontales 312.  
 Sinus occipitales 312.  
 Sinus sphenoidales 312.  
 Sinus genitalis 242.  
 Sinus prostaticus 237, 242,  
 248.  
 Sinus reuniens 333.  
 Sinus superior der vertiealen  
 Bogengänge 298.  
 Sinus terminalis 113, 342.  
 Sinus urogenitalis 245.  
 Sitzbein 387.  
 Skelet 356.  
 Skeletogenes Gewebe 109.  
 Sklerotom 107, 209.  
 Smegma embryonum 312.  
 Speicheldrüsen 190.  
 Spermacentrum 24.  
 Spermatide 232.  
 Spermatozoen 12.  
 Spina bifida 80.  
 Spinalknoten 278.  
 Spongioblasten 256.  
 Spritzloch der Selachier 369.  
 Stammheil der Grosshirn-  
 hemisphären 273.  
 Steigbügel 373, 378.  
 Steissbein 361.  
 Stenson'scher Gang 310.  
 Stirnbein 378.  
 Stirnfortsatz 170, 370.  
 Stirnlappen 273.  
 Streifenhügel 273.  
 Substanzinseln 111.  
 Sulcus centralis 276.  
 Sulcus interventricularis  
 332, 336.  
 Sulcus tubo-tympanicus  
 306.  
 Sutura incisiva 379.  
 Sylvische Wasserleitung  
 265.  
 Sympathicus 281.  
 Talgdrüsen 316.  
 Tela chorioidea inf. 264, 273.  
 Tela chorioidea sup. 266.  
 Telolecithale Eier 7.  
 Tensor tympani 306, 373.  
 Testa 11.  
 Theca folliculi 230.  
 Theilungsebenen des Eies  
 30.  
 Thränenausführrapparat 294.  
 Thränenbein 378.  
 Thränendrüse 293.  
 Thränenröhrchen 294.  
 Thymus 190.  
 Tibia 391.  
 Tonsille 189.  
 Totalfurchen des Gehirns  
 272, 273, 276.  
 Trichter der Tube 397.  
 Trommelfell 305, 306.  
 Truncus arteriosus 332, 336,  
 342, 344.  
 Tuba Eustachii 306.  
 Tubuli recti des Hodens 233,  
 235.  
 Tubuli seminiferi 233.  
 Tunica vaginalis communis  
 239.  
 Tunica vaginalis propria  
 testis 239.  
 Tunica vasculosa lentis 286.  
 Ulna 390.  
 Umwachsungsrand der  
 Keimseibe 83.  
 Unterkiefer 380.  
 Unterkieferfortsatz 171, 370.  
 Unterkiefergelenk 247.  
 Urachus 128.  
 Urdarm 62.  
 Ureier 226.  
 Ureter 222.  
 Urmund 62, 85, 166.  
 Urmundschluss 63, 69, 78.  
 Urmundspalte 80.  
 Urnägel 315.  
 Urniere 218.  
 Urnierenblasten 219.  
 Urnierenkanälchen 220.



- Urnierengang 217, 235, 239.  
 Urnierenstränge 220.  
 Urogenitalsystem 214.  
 Ursamenzellen 232.  
 Ursegmente 67, 102, 208.  
 Ursegmente des Kopfes 383.  
 Ursegmentplatten 105.  
 Urwirbel: siehe Ursegment.  
 Uterindrüsen 149.  
 Uterinmilch der Wieder-  
 käuer 139.  
 Uterus 242.  
 Uterus masculinus 236, 242,  
 248.  
 Utriculus des Labyrinths  
 298, 299.  
 Uvea der Iris 291.  
  
 Vagina 242.  
 Valvula Eustachii 337.  
 Valvula foraminis ovalis  
 338.  
 Valvula Thebesii 337.  
 Varolsbrücke 265.  
 Vas deferens 235.  
 Vegetativer Eipol 7.  
 Vegetative Zellen 35.  
 Velum medullare ant. und  
 post. 265.  
 Vena azygos 352.  
 Vena cardinalis 348, 351.  
 Vena cava super. 340; infer.  
 349.  
 Vena coronaria 350.  
 Vena hemiazygos 352.  
 Vena hepatica 343.  
 Vena jugularis 348.  
 Vena omphalomesent. 196,  
 342, 349.  
 Vena terminalis 113, 342.  
 Vena umbilicalis 343, 349.  
 Vena vitellina 342.  
 Venensinus des Herzens  
 337.  
 Venensystem 348.  
 Ventrales Mesenterium 194.  
 Ventrinulus septi pellucidi  
 275.  
 Ventrikel des Hirns 261.  
 Vererbungstheorie 44.  
 Verknöcherung, entocho-  
 ndrale 374; perichondrale  
 374.  
 Vernix caseosa 312.  
 Vesicula germinativa 3.  
 Vesicula blastodermica 91.  
 Vesicula umbilicalis 148.  
 Vestibulum des Gehörorgans  
 302.  
 Vestibulum vaginae 248.  
 Vierergruppe des Kerns 21.  
 Vierhügel 266.  
 Visceralbogen 172, 369.  
 Visceralskelet 369, 378.  
 Vitellus 3, formativus, nu-  
 tritivus 8.  
 Vogelklaue 273.  
 Vorderhirnbläschen 266.  
 Vorhof des Herzens 332.  
 Vorhofsscheidewand 333,  
 338.  
 Vorhofstreppe 304.  
 Vorkern 18.  
 Vorniere 214.  
 Vornierengang 214.  
 Vornierenglomerulus 216.  
 Vornierenkammer 216.  
 Vornierentrichter 215.  
 Vorsteherdrüse 248.  
  
 Wachstum, Princip des un-  
 gleichen 55.  
 Warzenhof 317, 318.  
 Weisser Dotter 9.  
 Wharton'sche Sulze 160.  
 Winslow'sches Loch 198.  
 Wirbelanlage 357.  
 Wirbelkörper 358.  
 Wirbelsäule, häutige, knor-  
 pelige 356.  
 Wirbelverknöcherung 359.  
 Wolff'scher Gang 217.  
 Wolff'scher Körper 218.  
 Wolfsrachen 380.  
 Wollhaar 315.  
 Wurmfortsatz 180.  
 Wurzelscheide des Haars  
 314.  
  
 Zahnanlage 182; der Sela-  
 chier 182; des Menschen  
 185.  
 Zahnfurche 185.  
 Zahnleiste 184, 185.  
 Zahnpapille 182.  
 Zahnsäckchen 186.  
 Zahnwechsel der Haie 185;  
 der Säugethiere und des  
 Menschen 185, 187.  
 Zirbeldrüse 267.  
 Zirbelfortsatz 267.  
 Zona pellucida 7, 133.  
 Zonula Zinnii 289.  
 Zottenepithel 154.  
 Zottenhaut 137.  
 Zungenanlage 189.  
 Zungenbein 372, 378.  
 Zungenbeinbogen 369, 372.  
 Zwerchfell 338, 339.  
 Zwerchfellsband der Uriere  
 234.  
 Zwerchfellshernie 340.  
 Zwischenblatt 59, 324.  
 Zwischenhirn 266.  
 Zwischenkiefer 379.  
 Zwischenknorpel der Gelenke  
 392.  
 Zwischenmuskelbänder 213,  
 357, 359.  
 Zwitterbildung 249.