

OSCAR HERTWIG
ELEMENTE DER
ENTWICKLUNGSLEHRE

FÜNFTE AUFLAGE



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER

HERTWIG
ELEMENTE
DER
ENTWICK-
LUNGSLEHRE

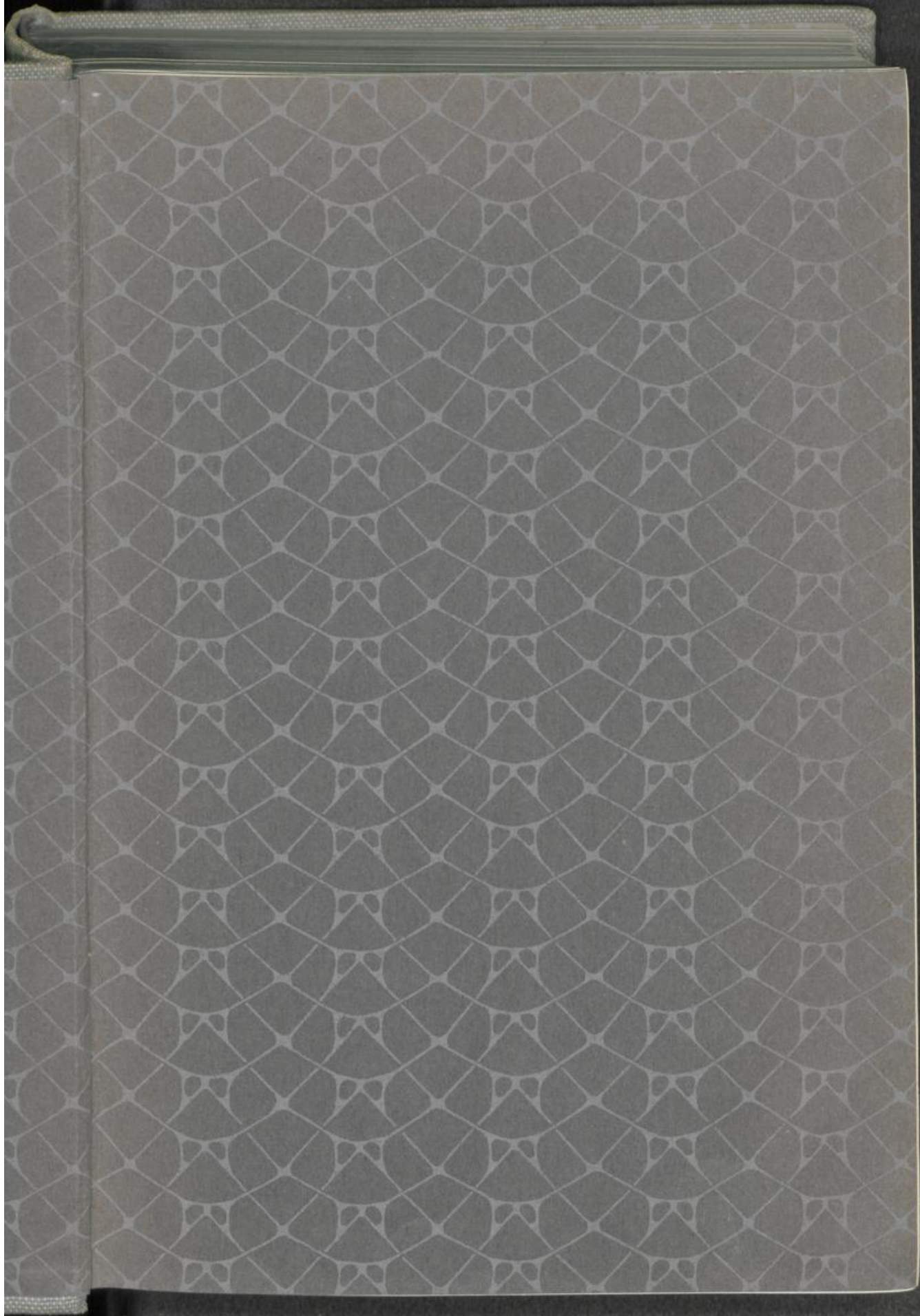
AUFLAGE

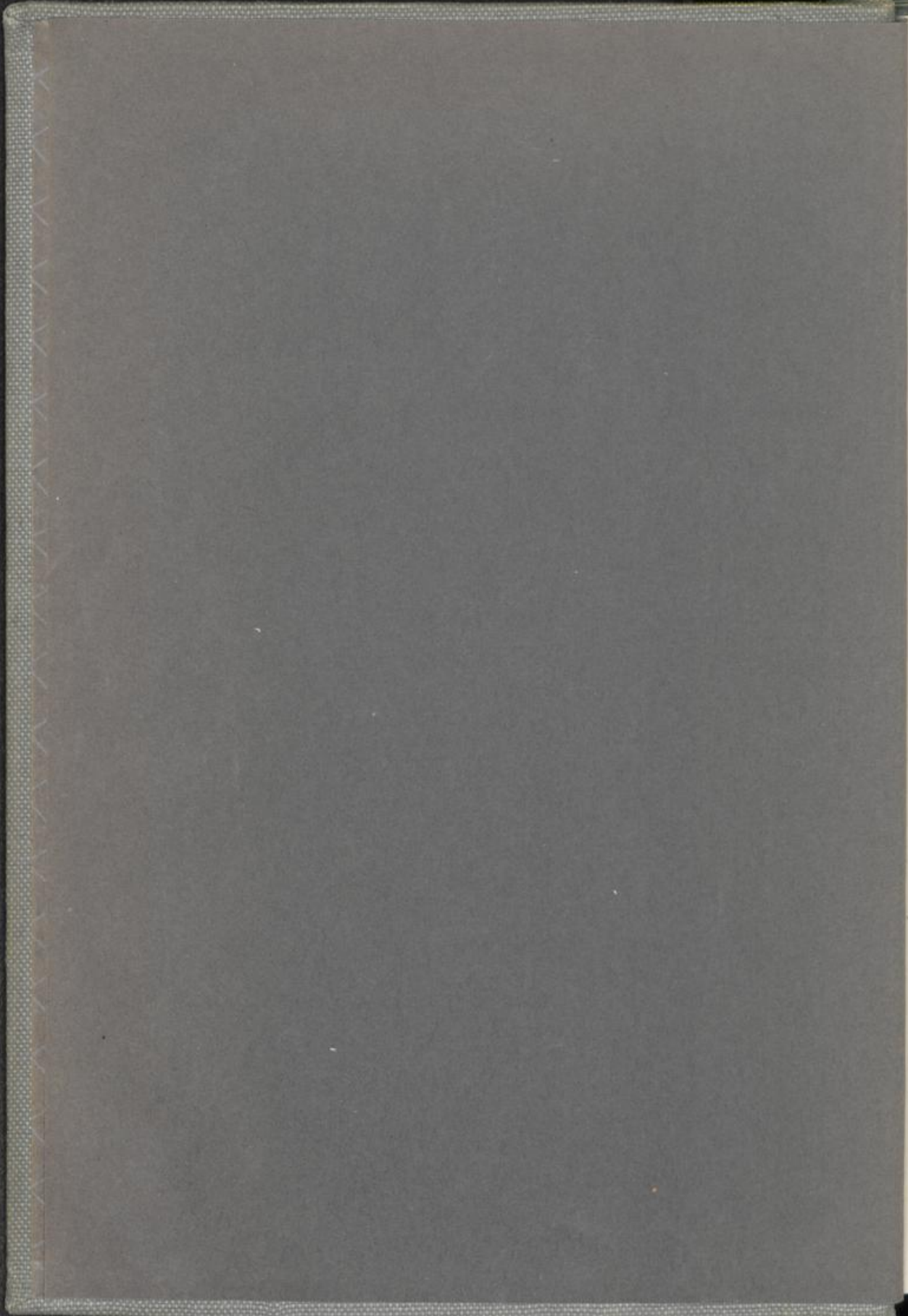
DF
4623 B



10. 11. 37







DIE ELEMENTE
DER
ENTWICKLUNGSLEHRE
DES MENSCHEN
UND DER WIRBELTIERE

ANLEITUNG UND REPETITORIUM
FÜR STUDIERENDE UND ÄRZTE

VON

OSCAR HERTWIG

O. Ö. PROFESSOR DES ANATOMISCH-BIOLOGISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT BERLIN

Dr. med. Fritzler
Facharzt für Hals - Nase - Ohren
Düsseldorf
Königsallee 78

FÜNFTE AUFLAGE

MIT 416 ABBILDUNGEN IM TEXT

Stud. Anat.

Dr. med. Fritzler

Kgl. i. Pr. W/S. 1918/19.



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1915

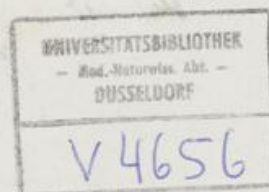
In 20/11/12

f 18

11. - 1 Oae

Alle Rechte vorbehalten.

Copyright 1915 by Gustav Fischer, Publisher, Jena.



Vorwort zur ersten Auflage.

„Die Entwicklungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper.“
C. E. v. BAER, Über Entwicklungsgeschichte der Tiere, 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 60 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 Tätigkeit zahlreicher, ausgezeichneter Forscher ist in einer kurzen Spanne Zeit ein Wissensgebäude entstanden, das einen Physiologen des 18. Jahrhunderts, einen HALLER oder einen CASPAR FRIEDRICH WOLFF, wenn er jetzt wieder unter den Lebenden erschiene, mit Bewunderung erfüllen würde.

Der dem Studium der Entwicklungsprozesse zugewandte Eifer der Forscher hat mehr und mehr auch im Kreise der Studierenden und Ärzte ein lebhafteres Interesse für die Tatsachen und Theorien der Entwicklungslehre wachgerufen. Diesem Umstand glaube ich es nicht zum wenigsten zu verdanken, daß im Laufe von 12 Jahren mein Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere sechs Auflagen erlebt hat (seitdem ist 1910 die neunte Auflage erschienen), und daß es in die französische, englische, italienische und russische Sprache übertragen worden ist und in den beiden ersteren auch schon eine zweite Auflage erlebt hat.

Das Studium der Entwicklungsgeschichte den Studierenden der Medizin 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 gesucht habe. Einmal sollte es ein Hilfsmittel bei der Erlernung der entwicklungsgeschichtlichen Disziplin für den Anfänger, zugleich aber auch ein wissenschaftliches Buch sein, in welchem der Forscher sich einen Überblick über den Stand der wissenschaftlichen Fragen und einen Einblick in neue Errungenschaften verschaffen konnte. Es wurde daher auch mit ausführlichen Literaturübersichten versehen. Daraus 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; hierüber habe ich mich schon in der 5. und 6. Auflage, in letzterer mit folgenden Worten ausgesprochen:

„Wie in den Naturwissenschaften überhaupt, so besonders auch auf dem Gebiete der Entwicklungslehre wird so viel wissenschaftlich gearbeitet, daß die Literatur fortwährend im raschen 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 Kulturländern jährlich erscheinenden Literatur doch die unangenehme Empfindung nicht los, daß es ohne einen unverhältnismäßigen Aufwand von Zeit und Mühe nicht möglich ist, allen auf einzelnen Gebieten erfolgten Fortschritten in gleichem Maße gerecht zu werden.“

Die zweite Schwierigkeit fand ich darin, bei dem Bestreben, die erste Aufgabe zu erfüllen, zugleich auch den Charakter eines Lehrbuchs für Studierende zu wahren. In dieser Hinsicht aber hatte ich den Eindruck, daß bei den im Laufe der Jahre notwendig gewordenen Veränderungen und Zusätzen auch manches Nebensächliche in das Lehrbuch mitaufgenommen, und daß besonders sein Umfang über das für den Anfänger erwünschte Maß 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 voneinander löste durch getrennte Darstellung in zwei Lehrbüchern, von denen das eine mehr auf die Interessen der Studierenden und Ärzte, 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, zurzeit in sechster (1910 in neunter) Auflage vorliegenden Lehr-

buch noch die „Elemente“ herausgeben, welche zur Einführung in das Gebiet der Entwicklungslehre dienen und nur ihre Haupttatsachen 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 (deren Zahl in der fünften Auflage auf 416 gestiegen ist) auszustatten, welche das Verständnis der Entwicklungsprozesse sehr wesentlich erleichtern werden. Jedem Kapitel ist eine knapp zusammengefaßte Übersicht des Inhalts gewissermaßen in Form einzelner Thesen beigelegt worden, so daß sie als eine Art von Repetitorium dem Studierenden förderlich und daher willkommen sein wird.

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 Erkenntnis in immer weitere Kreise hineinragen mögen.

Berlin, Oktober 1899.

Oscar Hertwig.

Vorwort zur vierten Auflage.

In der vierten Auflage der „Elemente“ sind an verschiedenen Stellen kleinere Änderungen vorgenommen worden, durch welche ich eine Übereinstimmung der Darstellung mit dem zu Anfang dieses Jahres gleichfalls in neuer Bearbeitung erschienenen umfangreicheren Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere (IX. Aufl.) hergestellt habe. Dabei ist die Anzahl der Abbildungen im Text von 385 auf 399 dank dem freundlichen Entgegenkommen der Verlagsbuchhandlung vermehrt, und auch ein kleiner Teil derselben durch farbige Figuren ersetzt worden. Die wichtigste Veränderung besteht indessen in der Aufnahme eines neuen Schlußkapitels (S. 438—450), welchem ich die Überschrift das „ontogenetische Causalgesetz“ gegeben habe. In demselben will ich den Leser mit der Stellung der Ontogenese zum Deszendenzproblem, zu den Theorien der Präformation und Epigenese und mit der Frage bekannt machen, inwieweit sich ontogenetische Ergebnisse für phylogenetische Spekulationen verwerten lassen.

Berlin, Oktober 1910.

Oscar Hertwig.

Vorwort zur fünften Auflage.

Während sich Deutschland in einem der größten Kriege der Weltgeschichte befindet, ist die fünfte Auflage der Elemente ausgeführt worden. Wenige Wochen vor der Kriegserklärung begonnen, wurde die Drucklegung nur in einem etwas verlangsamten, durch die Zeitverhältnisse notwendig gewordenen Tempo bis Anfang Dezember zu Ende geführt. Der bewährte Verlag von GUSTAV FISCHER hat sich auch in dieser schweren Zeit ein Verdienst erworben, daß er unter so ungünstigen Verhältnissen die Arbeiten des Friedens auf dem Gebiet der Wissenschaften nach Möglichkeit gefördert hat.

In der fünften Auflage bin ich bemüht gewesen, die Entwicklungsgeschichte des Menschen noch etwas eingehender, als es früher geschehen ist, zu berücksichtigen. Namentlich hat der Abschnitt über die Eihüllen des Menschen wesentliche Veränderungen erfahren. In ihm ist auch eine Übersicht über die wichtigsten menschlichen Embryonen bis zum Ende des 2. Monats neu aufgenommen und die Zahl der Abbildungen derselben um 29 vermehrt worden. Die für den Chirurgen wichtigen Mißbildungen der Gaumengegend des Menschen wurden durch Aufnahme von drei neuen Figuren (413, 414, 415) anschaulicher gemacht. Das in den älteren Auflagen gegebene Schema über die Entwicklung des Venensystems wurde durch Präparate von menschlichen Embryonen nach den ausgezeichneten Originalabbildungen von KOLLMANN (Fig. 392, 393, 394) ersetzt. Im Ganzen ist die Zahl der Textfiguren infolgedessen von 399 auf 416 vermehrt worden.

Berlin, im Dezember 1914.

Oscar Hertwig.

Inhalt.

Erster Hauptteil.

Die Anfangsprozesse der Entwicklung und die embryonalen Eihüllen.

Erstes Kapitel.

	Seite
Die Natur von Ei- und Samenzelle	1
1. Die Eizelle	3
a) Isolecithale oder dotterarme Eier	7
b) Telolecithale oder dotterreiche, polar differenzierte Eier	7
c) Centrolecithale oder zentral differenzierte Eier	12
2. Die Samenfäden	12
Repetitorium	16

Zweites Kapitel.

Die Reifeerscheinungen von Ei- und Samenzelle und der Befruchtungsprozeß	18
1. Die Reifeerscheinungen	18
2. Der Befruchtungsprozeß	26
Repetitorium	31

Drittes Kapitel.

Der Furchungsprozeß bis zur Bildung der Keimblase	33
Repetitorium	46

Viertes Kapitel.

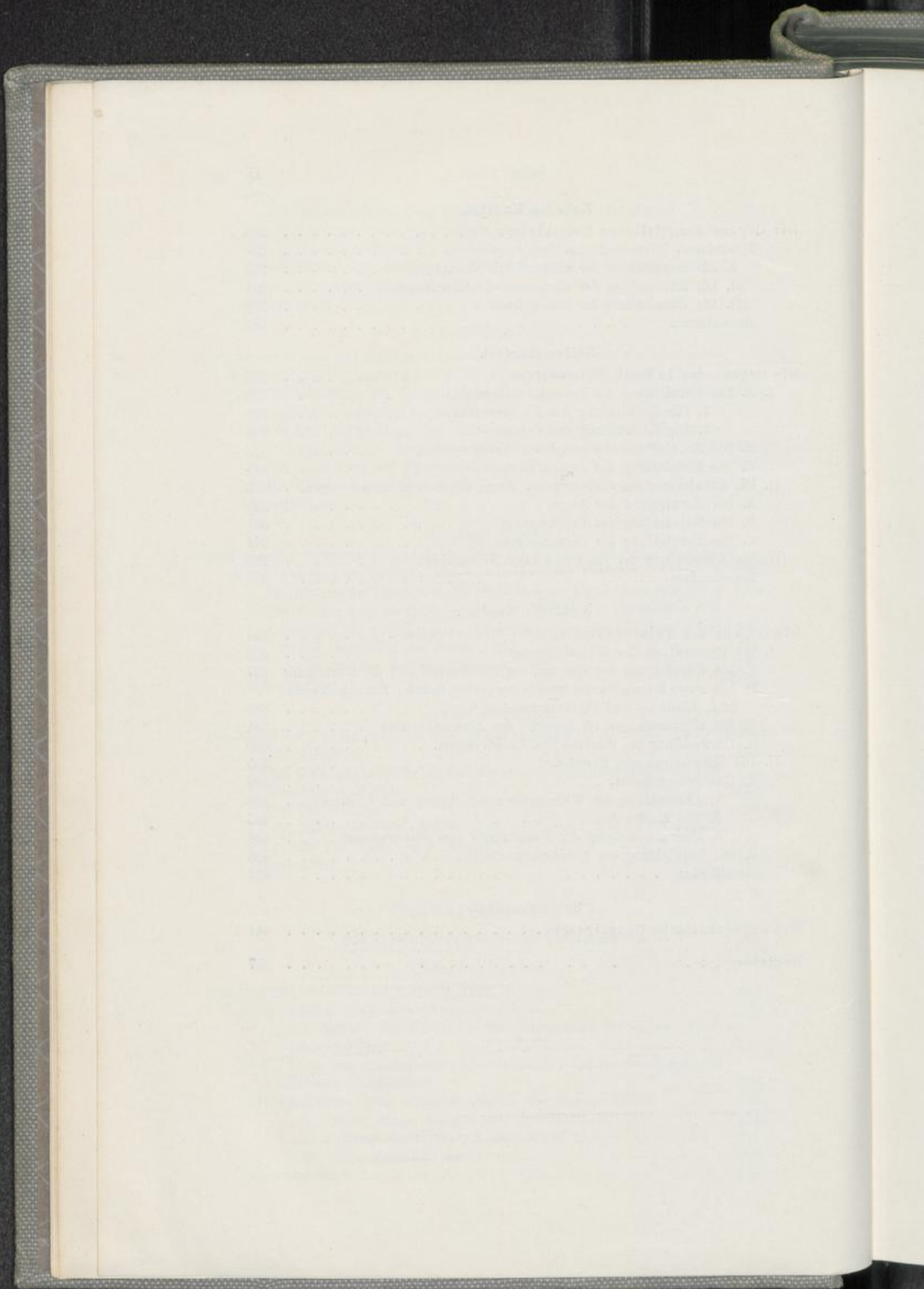
Entwicklungsphysiologische Theorien und Experimente	48
1. Idioplasmatheorie	48
2. Geschlechtliche Zeugung und Parthenogenese	52
3. Beobachtungen und Experimente über die Beziehungen der Anlagensubstanz zur Organisation des ausgebildeten Geschöpfes	53
a) Die Theorie der organbildenden Keimbezirke	53
b) Die Mosaiktheorie	56
c) Die Theorie der Biogenese	57

Fünftes Kapitel.

Die Lehre von den Keimblättern	59
1. Die Keimblattbildung beim Amphioxus	66
2. Die Keimblattbildung bei den Amphibien	74
3. Die Keimblattbildung bei den Fischen	86

	Seite
4. Die Keimblattbildung bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren . . .	91
a) Die erste Phase der Gastrulation	91
b) Die zweite Phase der Gastrulation	99
c) Weitere Umwandlungen der Primitivorgane bei Reptilien, Vögeln, Säugetieren	105
Repetitorium	113
Sechstes Kapitel.	
Die Entwicklung der Metamerie oder Segmentierung des Wirbeltier- körpers; die Entstehung von Bindesubstanz und Blut	117
1. Die Metamerie des Wirbeltierkörpers	117
a) Die Ursegmente des Amphioxus	117
b) Die Entwicklung der Rückensegmente (Somiten, Mesoderm- segmente) bei Amphibien, Fischen und Amnioten	118
2. Die Entstehung der Bindesubstanzen	122
3. Die Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes.	124
Repetitorium	133
Siebentes Kapitel.	
Bildung der äußeren Körperform und des Dottersacks der Wirbel- tiere, sowie der Eihüllen der Reptilien und Vögel	136
1. Die Bildung des Rumpfes durch Einfaltung der Keimblätter zu Röhren	139
2. Die Verwendung des außerembryonalen Bezirks der Keimblätter zum Dottersack der Fische und zu den Eihäuten der Reptilien und Vögel	142
a) Der Dottersack der Fische	142
b) Die Eihüllen der Reptilien und Vögel	143
Repetitorium	149
Achstes Kapitel.	
Die Eihüllen der Säugetiere und des Menschen	150
1. Die Säugetiere	150
2. Die Eihüllen des Menschen und die menschlichen Embryonen bis zum Ende des 2. Monats	162
a) Die Eihüllen	162
b) Die jüngsten menschlichen Embryonalanlagen und die Embryonen bis zum Ende des 2. Monats	186
Repetitorium	191
Zweiter Hauptteil.	
Die Entwicklungsgeschichte der Organe	195
Neuntes Kapitel.	
Die Organe des inneren Keimblattes	196
Das Darmrohr mit seinen Anhangsorganen	196
I. Die Bildung der Öffnungen des Darmkanals. — After, Mund, Schlundspalten	196
II. Sonderung des Darmrohrs in einzelne Abschnitte und Bildung der Gekröse (Mesenterien)	204
III. Entwicklung der einzelnen Organe des Eingeweiderohrs	212
A. Zähne, Zunge, Tonsille und Speicheldrüsen	212
B. Thymus, Schilddrüse, Kehlkopf und Lunge	221
C. Leber, Pankreas usw.	227
Repetitorium	233

Inhalt.	IX Seite
Zehntes Kapitel.	
Die Organe des mittleren Keimblattes	238
Muskulatur, Harn- und Geschlechtsorgane	238
I. Die Entwicklung der willkürlichen Muskulatur	238
II. Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane	246
III. Die Entwicklung der Nebennieren	282
Repetitorium	285
Elftes Kapitel.	
Die Organe des äußeren Keimblattes	290
I. A. Die Entwicklung des Zentralnervensystems	290
1. Die Entwicklung des Rückenmarks	290
2. Die Entwicklung des Gehirns	293
B. Die Entwicklung des peripheren Nervensystems	313
C. Die Entwicklung des Sympathikus	318
II. Die Entwicklung der Sinnesorgane. Auge, Gehör- und Geruchsorgan.	318
A. Die Entwicklung des Auges	319
B. Die Entwicklung des Gehörorgans	331
C. Die Entwicklung des Geruchsorgans	344
III. Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane	350
Repetitorium	358
Zwölftes Kapitel.	
Die Organe des Zwischenblattes oder Mesenchyms.	364
I. Die Entwicklung des Blutgefäßsystems	366
A. Die Entwicklung des Herzens, des Herzbeutels und des Zwerchfells	367
B. Die ersten Entwicklungszustände der großen Gefäße. Dottersackkreislauf, Allantois- und Placentarkreislauf	382
C. Die Umwandlungen im Bereiche des Arteriensystems	385
D. Umwandlung im Bereiche des Venensystems.	389
II. Die Entwicklung des Skeletts.	399
A. Das Achsenskelett.	399
1. Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein	399
2. Das Kopfskelett	405
3. Über die Stellung des Kopfskeletts zum Rumpfskelett	426
B. Die Entwicklung des Extremitätenskeletts	428
Repetitorium	437
Schlußkapitel.	
Das ontogenetische Causalgesetz.	444
Register	457



Erster Hauptteil.

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 tierischen Entwicklungsprozesses. Von den religiösen Dogmen ihrer Zeit unwillkürlich beeinflußt, waren die bedeutendsten Anatomen und Physiologen mit wenigen Ausnahmen der Ansicht, daß der Keim nur ein sehr verkleinertes Miniaturbild vom späteren ausgebildeten Zustand darstelle. Schon am Anfang der Entwicklung sollten im Ei 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 in dem Ei, wenn es sich zu entwickeln beginnt, zu sehen und nachzuweisen, nahm man zu der Hypothese seine Zuflucht, daß die einzelnen Teile, wie Nervensystem, Knochen, Drüsen usw., in den ersten Stadien der Entwicklung nicht nur außerordentlich klein, sondern dabei auch vollkommen durchsichtig seien. Demnach würde der Entwicklungsprozeß 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 Teile auch allmählich ihre Durchsichtigkeit verlieren.

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

die Staubfäden und die gefärbten Kelchblätter eingehüllt werden, wie diese Teile im Verborgenen wachsen und sich dann plötzlich zur Blüte entfalten, so sollten, meinte man, auch in der Tierentwicklung 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 skizzierte Auffassung vom Wesen des Entwicklungsprozesses als die Theorie der Evolution oder der Entfaltung bezeichnet. In den letzten Dezennien ist hierfür der Name „Präformationstheorie“ mehr in Aufnahme gekommen. Denn im Gegensatz zu dem, was wir jetzt vom Entwicklungsprozeß kennen gelernt haben, ist ja das Eigentümliche der alten Lehre die Annahme, daß im Keim schon alle späteren Organe und Bestandteile von Anfang an in ihrem späteren Zustand vorgebildet oder präformiert 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 gibt kein Werden“, heißt es in den Elementen der Physiologie von HALLER. „Kein Teil im Tierkörper 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 interessiert, das Entstehen einer komplizierteren Organisation aus einer einfacheren, die Umwandlungen oder Metamorphosen, denen die Organe, indem sie sich komplizieren, nach bestimmten, feststehenden Entwicklungsgesetzen unterliegen.

Es ist das unsterbliche Verdienst von CASPAR FRIEDRICH WOLFF, das Dogmatische und Irrige in der Präformationstheorie zuerst scharf angegriffen und den Grund für den großartigen Aufschwung, welchen die Entwicklungslehre seit einem Jahrhundert genommen hat, gelegt zu haben. Noch ein jugendlicher Forscher, stellte WOLFF in seiner Doktor-dissertation 1759 der Theorie der Präformation die Theorie der Epigenesis entgegen, welche, eine Zeitlang von den ersten Autoritäten heftig befehdet, sich in unserem Jahrhundert die allgemeine Anerkennung durch die Wucht der Tatsachen errungen hat. Nach der Theorie der Epigenesis ist der Keim eine einfache, noch nicht aus Organen zusammengesetzte Substanz, welche sich erst im Laufe des Entwicklungsprozesses vermöge der ihr eigentümlichen Kräfte (Nisus formativus) nach und nach organisiert und vom Einfacheren zum Komplizierteren 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 lösen, selbstständig werden und unter geeigneten Bedingungen wieder zum Ausgangspunkt für einen neuen, vielzelligen Organismus ihrer Art werden. Daher können Ei und Samenfaden selbstverständlich nicht den Bau des Organismus haben, von welchem sie sich als selbständig werdende Elementarteile 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 Ei ist, solange es noch nicht in die Entwicklung eingetreten ist (Fig. 1), die weitaus größte Zelle des tierischen Körpers und erreicht bei manchen Tierarten so gewaltige Dimensionen, daß es die anderen Zellen des Körpers um das Millionenfache an Gewicht und Umfang übertrifft. Aber auch in diesem Falle sind an ihm im wesentlichen nur dieselben Bestandteile wie an einer gewöhnlichen anderen Zelle zu unterscheiden: der Zelleninhalt, der Zellenkern oder Nucleus und die Zellenmembran. Diese Bestandteile hat man zu einer Zeit, wo man die Zellennatur des Eies noch nicht erkannt hatte, mit besonderen, auch jetzt noch 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 eigentümliche, aus Proteinkörpern aufgebaute Substanz, in welcher sich die Lebensprozesse in erster Reihe abspielen, und 2. das Deutoplasma (VAN BENEDEN) oder Paraplasma (KUPFFER). Mit diesem Namen werden chemische Stoffe zusammengefaßt, die vom Protoplasma meist deutlich optisch unterschieden und in Form kleinerer oder größerer Körner, Schollen, Plättchen, Kugeln, Kristalle usw. 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 Entwicklungsprozeß allmählich aufgebraucht werden.

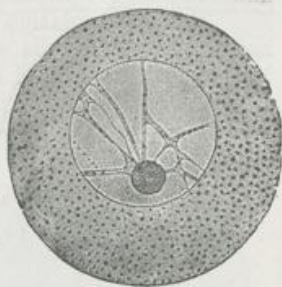


Fig. 1. Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms (etwa 300 mal vergrößert). Das große Keimbläschen zeigt in einem Netzwerk von Fäden, dem Kernnetz, einen Keimfleck oder Nucleolus.

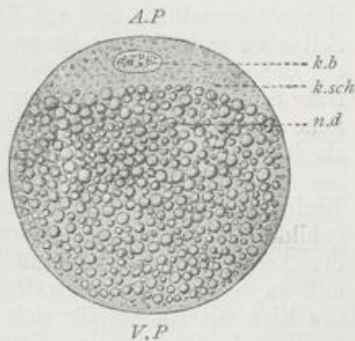


Fig. 2. Schema eines Eies mit polständigem Nahrungsdotter. Der Bildungsdotter bildet am animalen Pole *A.P.* eine Keimscheibe *k.sch.*, in welcher das Keimbläschen *k.b.* eingeschlossen ist. Der Nahrungsdotter *n.d.* füllt den übrigen Eiraum nach dem vegetativen Pol (*V.P.*) zu aus.

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 usw. wie der Mörtel zwischen den Steinen eines Mauerwerkes 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.

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,

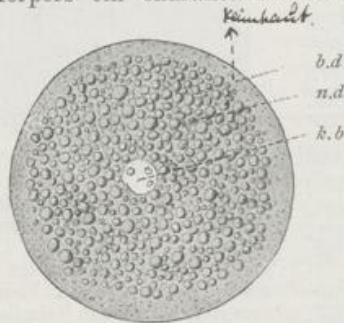


Fig. 3. Schema eines Eies mit mittelständigem Nahrungsdotter. Das Keimbläschen *k.b* nimmt die Mitte des Nahrungsdotters (*n.d*) ein, welcher von einem Mantel von Bildungsdotter (*b.d*) eingehüllt wird.

welche bei ihrer Entstehung im Eierstock klein und von anderen Zellen kaum zu unterscheiden ist, bereitet sich gewissermaßen 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. In den einzelnen Tierklassen geschieht dies in sehr ungleichem Maße, bei Vögeln und Reptilien z. B. viel mehr als bei den Säugetieren. Wenn dann später nach der Befruchtung die Eizelle ihre Entwicklung beginnt, werden die in fester Form abgelagerten Reservestoffe allmählich bei den Stoffwechselprozessen, die im Protoplasma vor sich gehen, in lösliche Modifikationen übergeführt und zur Ernährung und zum Wachstum der aktiven Zellenbestandteile, 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 verwerten.

tionen übergeführt und zur Ernährung und zum Wachstum der aktiven Zellenbestandteile, 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 verwerten.

Das Keimbläschen (Fig. 1—4*k.b*) zeigt gewöhnlich eine dem Umfang des Eies entsprechende Größe, es ist daher das größte Kerngebilde des tierischen Körpers und kann zuweilen, wie 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 isoliert 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 Substanzen des Kerns, welche sich durch ihre Eigenschaft, gewisse Farbstoffe, wie Karmin, Hämatoxylin, basische Anilinfarben, an sich zu ziehen, auszeichnet und in Form feiner Körnchen und Fäden meist auf dem Lininnetz ab-

gelagert ist, 5. die Nucleoli oder Keimflecke, größere kugelige 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 Tierart eine sehr verschiedene. Während kleinere Keimbläschen kleiner Eier, z. B. der Säugetiere, gewöhnlich nur einen einzigen Keimfleck besitzen, kann ihre Anzahl sich in anderen Fällen auf 100 und mehr belaufen (Fig. 4), z. B. in den sehr großen Keimbläschen der Fische, Amphibien und Reptilien.

Bei vielen Tieren wird das Ei nur von einer feinen Hülle, der oben erwähnten Dotterhaut (Membrana vitellina) umgeben, welche einer Zellmembran 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 eingeteilt, 1. in die primären Hüllen

welche von der Eizelle selbst oder den sie umgebenden Follikelzellen gebildet werden, und 2. in die sekundären Hüllen, welche häufig noch um das Ei, nachdem es aus dem

Eierstock ausgetreten ist, von der Wandung der Ausführwege des Geschlechtsapparates ausgeschieden werden.

Im Tierreich bieten die Eier der zahllosen Tierarten bald geringere, bald sehr auffällige

Unterschiede voneinander dar, so daß ein guter Kenner von einer ihm vorgelegten Eiart imstande sein würde anzugeben, welcher Spezies sie angehört. Außerordentlich verschieden ist in den einzelnen Klassen und Ordnungen ihre Größe. Während die Eier bei den Säugetieren 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 kugelig (Fig. 1 u. 5), zuweilen aber auch oval oder zylindrisch. — Viele Verschiedenheiten können ferner die Hüllen in ihrer Zahl, in chemischer Beschaffenheit, in Konsistenz und Färbung darbieten; desgleichen sind die Keimbläschen nach ihrer Größe und Lage im Dotter und nach der charakteristischen Anordnung ihrer oben aufgezählten Bestandteile sehr verschieden. Besonders wichtig aber sind für den Embryologen die Verschiedenheiten, welche der Dotter in den



Fig. 4. Keimbläschen eines 0,8 mm großen Eies von Triton nach CARNOY und LEBRUN. Das Ei zeigt die Kernmembran, viele Keimflecke, aus Linin und Chromatin gebildete Fäden, die vielfach geschlängelt und wegen ihres Aussehens mit einer Flaschenbürste verglichen worden sind. Ein Stück eines Fadens ist links oben stärker vergrößert.

Wassermolekül

einzelnen Tierklassen nach der Menge, der Beschaffenheit und der Verteilung der in ihm abgelagerten Reservestoffe erkennen läßt. Denn wie sich später zeigen wird, üben sie einen tiefgreifenden Einfluß auf den Verlauf der Entwicklungsprozesse aus, welche sich an die Befruchtung anschließen, und bedingen nach den einzelnen Tierklassen verschiedene Arten des Furchungsprozesses, der Keimblätterbildung und der Gestaltung der Embryonalhüllen. Daher sei die folgende Auseinandersetzung gleich von vornherein der Beachtung und dem sorgsamem Studium des Lesers ganz besonders empfohlen.

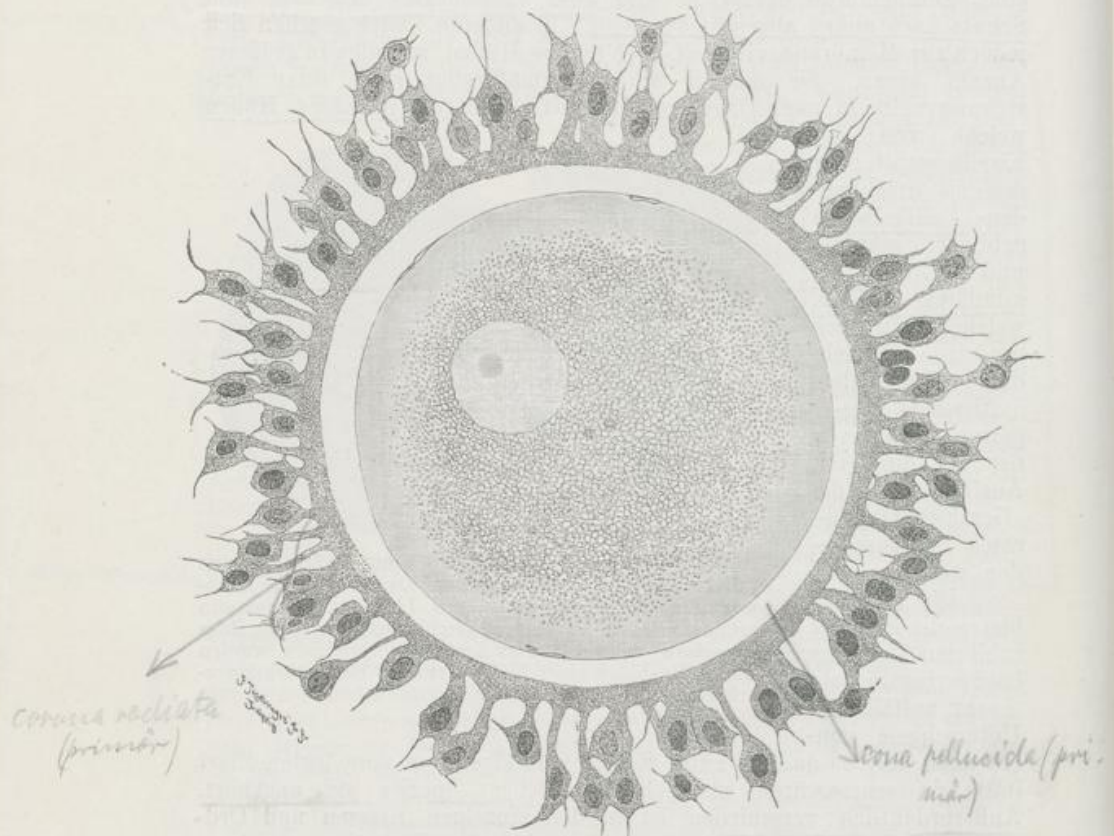


Fig. 5. Nahezu reifes Ei vom Menschen, frisch dem noch lebenswarmen Eierstock entnommen. Außen das Follikelepithel, darunter die helle Zona pellucida, dann folgt eine Rindenschicht von Protoplasma, die nach innen in reicher mit Deutoplasma ausgestattetes Protoplasma übergeht. Links oben Keimbläschen mit Keimfleck. Nach WALDEYER. 500:1.

Je nach der Art und Weise, wie Protoplasma und Deutoplasma (Reservestoffe) im Eiraum verteilt sind, lassen sich die Eier in drei Gruppen einteilen; je nachdem sie zu dieser oder jener gehören, werden sie als isolecithale, telolecithale und centrolecithale unterschieden.

Eihüllen, primäre vom Dottel. in 4er fächer — ausgetrieben
 " sekundäre " Follikelzellen in Graaf'schen Bläschen "
 " Kapsel " Anisotropen — "

a) ^(Isolecithale) Isolecithale oder dotterarme Eier (Fig. 5).

Die Eier der ersten Gruppe enthalten nur wenige Reservestoffe, die mehr oder minder gleichmäßig im Eiraum verteilt sind; infolgedessen sind sie auch entsprechend klein und zuweilen mit unbewaffnetem Auge überhaupt nicht mehr wahrzunehmen. Unter den Wirbeltieren kommen außer beim Amphioxus nur bei den Säugetieren und dem Menschen derartige dotterarme Eier vor, deren Durchmesser hier im Durchschnitt nur 0,2 mm, beim Menschen sogar nur 0,17 mm beträgt. Infolge ihrer Kleinheit sind sie verhältnismäßig spät, erst im Jahre 1827, durch CARL ERNST V. BAER entdeckt worden; vor ihm hatte man aus einem übrigens leicht begreiflichen Irrtum die viel größeren GRAAF'schen Bläschen des Eierstockes, in welchen die viel kleineren wahren Eier erst eingeschlossen sind, für die letzteren selbst gehalten. (Man vergleiche das spätere Kapitel über die Entwicklung des Eierstockes.) Das kleine Keimbläschen (Fig. 5) besitzt einen einzigen großen Keimfleck. Um den Dotter, der bei manchen Säugetieren trotz der Kleinheit des Eies infolge stark glänzender, fetthaltiger Reservestoffe sehr trübe, bei anderen dagegen, wie beim Menschen, ganz durchsichtig ist, liegt eine ziemlich dicke Hülle, die Zona pellucida, herum; da sie noch innerhalb des Eierstockes von den Follikelzellen des GRAAF'schen Bläschens aus- geschieden 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 2-3 Lagen von Follikelzellen nach der Entleerung des Eies aus dem geplatzten GRAAF'schen Bläschen an der Oberfläche der Zona pellucida noch längere Zeit haften (Fig. 5); sie 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 differenzierte Eier (Fig. 2).

In der zweiten Gruppe haben wir es mit größeren, zuweilen sogar mit gewaltig großen Eiern zu tun, deren Umfang durch massenhafte Aufspeicherung von Reservestoffen hervorgerufen ist. Dabei ist die Ablagerung der Reservestoffe im Ei eine ungleichmäßige derart, daß in seiner einen Hälfte sich mehr Deutoplasma, in der anderen dagegen mehr Protoplasma vorfindet. Da nun dieses im allgemeinen wasserreicher ist und ein geringeres spezifisches Gewicht besitzt als die in ihm eingelagerten, aus festerer Substanz bestehenden Reservestoffe, suchen derartig organisierte 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 lotrecht einstellt, wird als Eiachse, ihre beiden Endpunkte werden als animaler und vegetativer Pol des Eies voneinander unterschieden. Der Schwerpunkt eines solchen Eies liegt nicht mehr zentral, sondern ist nach dem vegetativen Pol zu verschoben.

Daher ist die Bezeichnung polar differenzierte oder telolecithale Eier, d. h. Eier, bei denen die Dottereinschlüsse nach den beiden Polen zu in ungleicher Weise verteilt sind, ganz passend gewählt.

Es ist zweckmäßig, unter ihnen noch einmal eine Einteilung in zwei Untergruppen vorzunehmen, je nachdem der Unterschied zwischen animale und vegetativem Eipol weniger oder schärfer ausgeprägt ist.

Zu der ersten Abteilung gehören die Eier der Amphibien, der Cyclostomen, der Ganoïden. Das Froschei z. B. läßt die polare Differenzierung 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. Infolgedessen bieten auch beide Hälften in ihrem spezifischen 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. Übrigens sind animale und vegetative Hälfte beim Froschei auch schon durch ein äußerliches Merkmal leicht voneinander zu unterscheiden; denn die erstere ist durch Pigmentkörnchen, die in der oberflächlichsten Protoplasma-rinde reichlich abgelagert sind, braun bis tief schwarz gefärbt, während die letztere infolge fehlender (Rana esculenta) oder schwächer ausgeprägter Pigmentierung (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 sekundäre, dicke Hülle, nämlich eine klebrige, im Wasser stark quellende Gallertschicht, die von Drüsenzellen des Eileiters ausgeschieden wird.

Rundmäuler
Horn-
schnecke
T.
Schwämme
animale
vegetative

Die Eier der Amphibien usw. bilden gewissermaßen einen Übergang von den dotterarmen (alecithalen) Eiern mit gleichmäßig verteilten Reservestoffen zu der zweiten Unterabteilung unserer zweiten Gruppe, zu den Eiern der Selachier und Teleostier, der Reptilien und Vögel. Die polare Differenzierung (Fig. 2) ist hier dadurch noch eine schärfere geworden, daß die Umgebung des animalen Poles überhaupt keine größeren 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 als den Bildungsdotter (Vitellus formativus) (k.sch) und den übrigen, außerordentlich viel voluminöseren Teil 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, die wir später als Furchungsprozeß 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 Entwicklungsprozessen selbst nicht teilnimmt, 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 spezifischen Gewichts in jeder Lage des Eies stets nach

Bildungsdotter =
Keimscheibe

oben gekehrt; sie breitet sich auf dem Nahrungsdotter gleichsam wie ein Öltropfen auf dem Wasser aus.

Als Beispiel eines polar differenzierten 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 irgendeines anderen Vogels, um ein richtiges Bild von ihrer Beschaffenheit zu gewinnen, noch im Eierstock aufsuchen in dem Augenblick, 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 kugelige Eidotter, das sogenannte Gelbe, entwickelt, welches für sich eine außerordentlich große Zelle darstellt (Fig. 6). Das „Gelbe“ wird von einem dünnen, aber ziemlich festen Häutchen, der Dotterhaut (*d.h.*), eingeschlossen, deren Verletzung ein Ausfließen des weichen, breiigen Inhaltes zur Folge hat. An diesem wird man bei genauerer Untersuchung einen kleinen, weißlichen Fleck, die Keimscheibe (*k.sch.*) (*Discus proligerus*, auch Hahnentritt oder Narbe, *Cicatriceula*, genannt), entdecken. Die Keimscheibe ist an der Eikugel stets nach oben gekehrt, da sie aus der leichteren Substanz aus Bildungsdotter besteht, an dem sich der Furchungsprozeß, allein vollzieht. Sie liegt also immer am animalen Pol unmittelbar

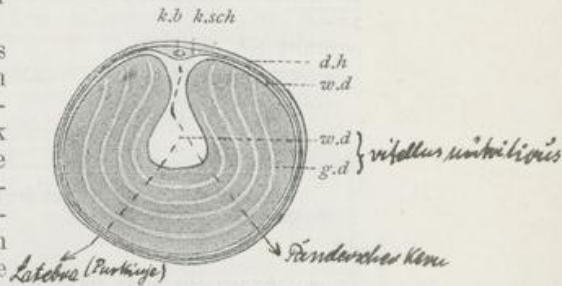


Fig. 6. Eizelle (Eidotter) des Huhnes aus dem Eierstock. *k.sch* Keimscheibe, *k.b* Keimbläschen, *w.d* weißer Dotter, *g.d* gelber Dotter, *d.h* Dotterhaut.

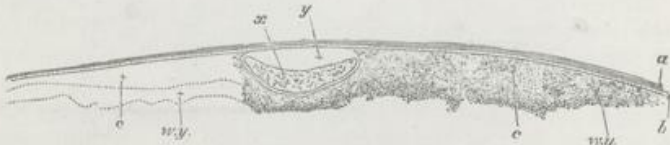


Fig. 7. Durchschnitt der Keimscheibe eines noch in der Kapsel eingeschlossenen reifen Eierstockeies, nach BALFOUR. *a* Bindegewebskapsel des Eies; *b* Epithel der Kapsel, an dessen Innenseite auf dem Ei die Dotterhaut liegt; *c* körnige Substanz der Keimscheibe; *w.y* weißer Dotter, der unmerklich in 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.

unter der Dotterhaut und hat etwa einen Durchmesser von 3–4 mm. In der abgeplatteten Keimscheibe findet sich auch das Keimbläschen (Fig. 6 *k.b* u. Fig. 7 *x*), welches gleichfalls etwas abgeplattet und linsenförmig ist.

Die übrige Hauptmasse der Eizelle ist der Nahrungsdotter; er setzt sich aus zahllosen Dotterkugeln zusammen, die durch geringe Spuren von Protoplasma, wie durch einen Kitt, verbunden werden. Über seine feinere Struktur 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 in der Eizelle vorhanden und stellt einen dünnen Überzug auf der ganzen Oberfläche, die weiße Dotterrinde, her; zweitens sammelt er sich unter der Keimscheibe, für welche



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

er gleichsam ein Bett oder Polster bildet (PANDERSCHER Kern), in etwas größerer Menge an und dringt drittens von hier aus in Form eines Zapfens in den gelben Dotter bis zum Zentrum der Kugel vor, wo er kolbenartig anschwillt (Latebra, PURKINJE). Beim Kochen des Eies gerinnt er weniger und bleibt weicher als der gelbe Dotter (*g.d*). Dieser läßt in

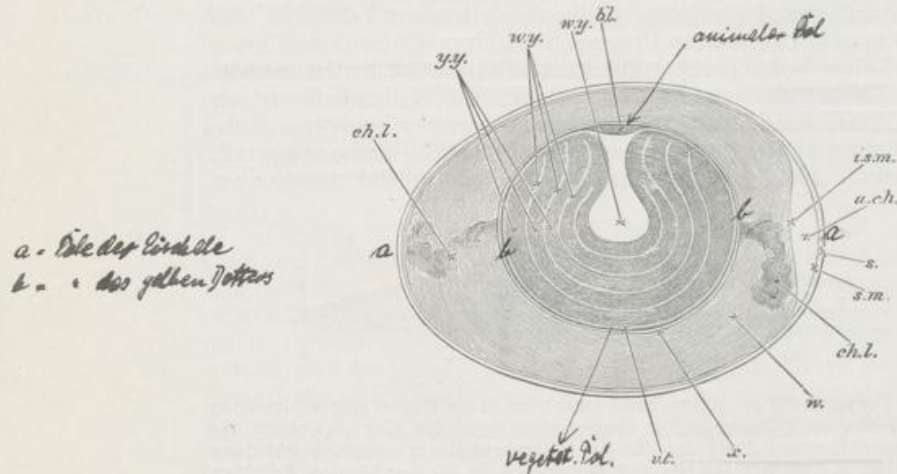


Fig. 9. Schematischer Längsschnitt eines unbebrüteten Hühnereies. (Nach ALLEN THOMSON, etwas verändert.) *b.l.* Keimscheibe; *w.y.* weißer Dotter; derselbe besteht aus einer zentralen, flaschenförmigen Masse und einer Anzahl konzentrisch den gelben Dotter *y.y.* umgebender Schichten; *v.t.* Dotterhaut; *x.* etwas flüssige Eiweißschicht, welche den Dotter unmittelbar umgibt; *w.* Eiweiß, aus abwechselnd dichteren und flüssigeren Lagen zusammengesetzt; *ch.l.* Chalazén (Hagelschnüre); *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.

geronnenem Zustande auf dem Durchschnitt eine Schichtung erkennen, indem er sich aus zahlreichen Kugelschalen zusammensetzt, die um die Latebra herumgelegt sind. Auch in der Beschaffenheit ihrer elementaren Teilchen sind beide Dotterarten voneinander verschieden. Der gelbe Dotter besteht aus weichen, dehnbaren Kügelchen (Fig. 8 A) von

25—100 μ Größe, die durch zahlreiche, feinste Körnchen ein punktiertes Aussehen erhalten. Die Elemente des weißen Dotters sind meist kleiner (Fig. 8 B), ebenfalls kugelig, schließen aber ein oder mehrere größere, stark lichtbrechende Körner ein. An der Grenze zwischen beiden Dotterarten kommen Kügelchen vor, die einen Übergang vermitteln.

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 nach seiner Ablösung aus dem Ovarium von dem Ausführungsweg des weiblichen Geschlechtsapparates aufgenommen wird, mehrere sekundäre Umhüllungen abgelagert werden. Diese sind das Eiweiß oder Albumen, die Schalenhaut und die Kalkschale. Jeder der drei Teile wird in einem besonderen Abschnitt des Eileiters der Henne gebildet. Der Eileiter zerfällt nämlich in vier Abschnitte: 1. in einen engen, flimmernden Anfangsteil, 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 dem das Eiweiß sezerniert und in dicker Schicht um den Dotter abgelagert wird; 3. in einen etwas ausgeweiteten, mit kleinen Zotten bedeckten Teil, 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 nacheinander 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 Extraktivstoffe, 0,5 % Salze (Chlorkalium, Chlornatrium, Sulphate und Phosphate), 86% Wasser. Es umgibt in mehreren Schichten von wechselnder Konsistenz den Dotter. Eine ihm ziemlich dicht auflagernde Schicht ist fester und noch deswegen besonders bemerkenswert, weil sie sich in zwei eigentümliche und aus sehr dichter Eiweißsubstanz bestehende, spiralsch aufgerollte Stränge (*ch.l.*), die Hagelschnüre oder Chalazén, fortsetzt; diese begeben sich durch das Albumen hindurch zu dem stumpfen und zu dem spitzen Pole des Eies.

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. Dieselbe vergrößert sich während der Bebrütung immer mehr und ist für die Atmung des sich entwickelnden Hühnchens von Bedeutung.

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 Erfordernis, da nur bei immer erneuter Sauerstoffzufuhr die Lebensprozesse im Protoplasma sich abspielen können. Man kann in kurzer Zeit den Tod des bebrüteten

nd
ße
nd
er-
the

ter.

vas
ens
en-
er
inlach
der-
zen-
sige
and
re);
um
ichtten,
um
ten-
Der
von

Eies hervorrufen, wenn man die Porosität der Kalkschale dadurch vernichtet, daß man sie mit Öl durchtränkt oder mit Firnis die Poren verschließt.

c) Centrolecithale oder zentral differenzierte Eier (Fig. 3).

Beispiele für die dritte Gruppe kommen im Stamme der Wirbeltiere nirgends vor, lassen sich aber in vielen Klassen der Arthropoden, so bei den Insekten, 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; doch ist hier im Gegensatz zu den oben besprochenen, polar differenzierten Eiern der Wirbeltiere mit Keimscheibe (Fig. 3) der Bildungsdotter gleichmäßig an der ganzen Oberfläche des Eies angesammelt; er umgibt als eine ringsum geschlossene, gleichmäßig dicke, feinkörnige Rindenschicht den zentral gelegenen Nahrungsdotter. Das Ei ist also zentral differenziert 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 tierischen Körpers sind, die zuweilen ganz riesige Dimensionen erreichen, stellen die männlichen Geschlechtsprodukte im Gegensatz zu ihnen die aller kleinsten Elementarteile dar, die im Tierreich überhaupt beobachtet werden. Infolge ihrer Kleinheit sind sie nur mit stärkeren Vergrößerungen in der Samenflüssigkeit aufzufinden und konnten daher auch erst zu einer Zeit entdeckt werden, in der 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 Leiden, bei mikroskopischer Untersuchung der Samenflüssigkeit in ihr die sich lebhaft bewegenden Fäden sah. Er teilte diese Beobachtung seinem auf dem Gebiete der Mikroskopie vielbewanderten Lehrer mit, der sie weiter verfolgte und in mehreren Aufsehen erregenden Schriften veröffentlichte. Da die Entdeckung in eine Zeit fiel, in welcher das Dogma der Präformationstheorie (vgl. S. 1) allgemein herrschte, hat sie alsbald zu einer interessanten wissenschaftlichen Fehde Veranlassung gegeben. Denn mit Rücksicht darauf, daß bei allen höheren Tieren 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 neuentdeckten Samenfäden die präformierten Miniaturanlagen der Tiere 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. Er ließ bei der Befruchtung einen Samenfaden in das Ei hineindringen und dort den geeigneten Boden für sein weiteres Wachstum finden. So entstanden die sich lange Zeit heftig befühenden Schulen der Animalculisten und der Ovisten. Hierbei verstieg sich die durch Dogmen voreingenommene 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 Phantasiegeschöpfe abbildeten. So hat der Holländer HARTSOEKER (1694) ein Schema eines menschlichen Samenfadens entworfen, in dessen vorderen verdickten Teil er einen kleinen menschlichen Embryo mit großem Kopf, mit zusammengeschlagenen Armen und Beinen, umhüllt von einer Eihaut, eingezeichnet hat.

Als später die durch LEEUWENHOEK hervorgerufene Streitfrage durch die Entdeckung von Eiern, die sich auch ohne Befruchtung auf dem Wege der Parthenogenese entwickeln, zugunsten 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 4 Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts hielt man sie allgemein für selbständige parasitische Geschöpfe (Spermatozoa), den Infusorien vergleichbar. Noch in JOH. MÜLLERS Physiologie heißt es: „Ob die Samentierchen parasitische Tiere oder belebte Urteilehen des Tieres, 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 Tierreich 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 Prinzip enthält. Die Infusoriennatur der Samenfäden aber war widerlegt, als KÖLLIKER zeigte, wie die Samenfäden aus besonderen Zellen des Hodens (den Spermatozyten) durch eigentümliche Umwandlung entstehen. Wie die Eier, besitzen also auch die Samenfäden den Formwert von Zellen; jene sind die weiblichen, diese sind die männlichen Keimzellen. Daher muß sich auch in der Organisation der Samenfäden ein Teil, welcher dem Zellenkern, und ein Teil, welcher dem Protoplasmakörper entspricht, nachweisen lassen.

Für gewöhnlich sind an den tierischen Samenfäden, welche übrigens für jede Tierart geringe spezifische Unterschiede in ihrer Größe und Form darbieten, drei Abschnitte als Kopf, Mittelstück und Schwanz zu unterscheiden (Fig. 11). 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 (*Cp.*), hat die Form eines ovalen Plättchens, das nach dem Vorderende zu (*Pf.*) etwas dünner ist. Von der Seite (*A*) gesehen, gewinnt er eine gewisse Ähnlichkeit mit einer plattgedrückten Birne. In chemischer Hinsicht besteht er, wie mikrochemische Reaktionen lehren, aus Chromatin. Der Kopf des Samenfadens entspricht also dem Kern einer Zelle. Bewiesen wird dies durch Untersuchungen, die bei anderen

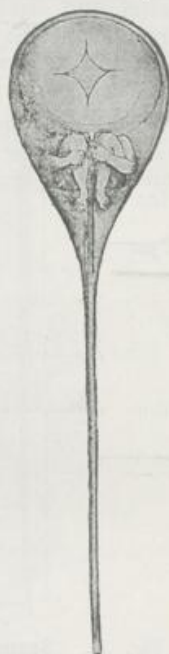


Fig. 10. Schema eines menschlichen Samenfadens, nach HARTSOEKER.

rer-
rer-
bel-
len,
eine
llus
en;
ren-
ags-
elt;
nige
also
stzt
gs-
pers
inn-
sten
den.
n in
iner
an-
den,
hem
den,
sich
auf
eiter
hte.
Prä-
einer
Denn
höpf
und
ifge-
tent-
sind.
das
utter
tung
oden
Zeit
erbei
weit,
aden
mpf,
sogar

Tieren, namentlich bei *Salamandra maculata* usw., über die Spermatogenese angestellt worden sind und gelehrt haben, daß der Kopf des Samenfadens direkt durch allmähliche Umwandlung aus dem Kern der Samenbildungszelle (Spermatide) hervorgeht.

Mit dem Kopf verbindet sich durch einen kurzen als Mittel- oder Verbindungsstück (*Pc.*) bezeichneten Teil der lange, fadenförmige Anhang (*Cd.*), der protoplasmatischer Natur ist und am besten einer Geißel verglichen werden kann, da er kontraktile Eigenschaften besitzt und eigentümlich schlängelnde Bewegungen ausführt, vermöge deren sich der Samenfaden mit ziemlicher Geschwindigkeit in der Flüssigkeit vorwärts bewegt. Wenn der Kopf dem Kern, so entsprechen Mittel-

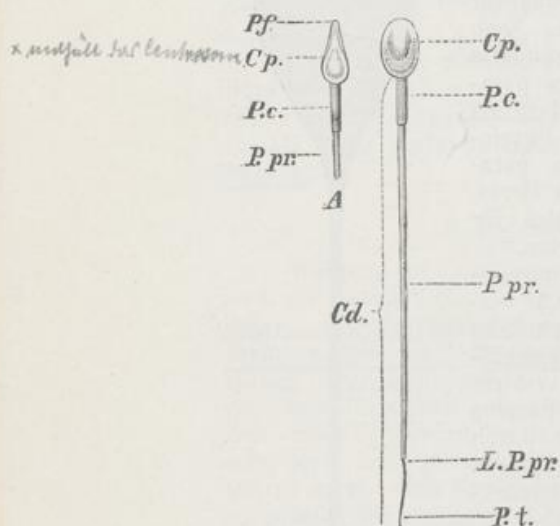


Fig. 11. Samenfäden vom Menschen, nach G. RETZIUS. A Profilsansicht. B Flächenansicht. Cp. Kopf, Pf. vorderer, dünner Teil desselben (Perforatorium). Cd. Schwanz, Pc. Verbindungsstück des Schwanzes (Mittelstück). Am Schwanz (*Cd.*) kann man noch unterscheiden ein Hauptstück (*P.pr.*) und ein Endstück (*P.t.*), die sich an der Stelle *L.P.pr.* gegeneinander abgrenzen.

Stück und Schwanz dem Körper einer Zelle; sie entwickeln sich beide aus dem Protoplasma der Spermatide. 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 tierischen Körpers und namentlich im Vergleich zu den Eiern zeichnen sich die Samenfäden durch größere Lebensdauer und Widerstandsfähigkeit aus, was für das Gelingen des Befruchtungsprozesses in vielen Fällen von Wichtigkeit ist. Nach ihrer Lösung aus dem Zellenverbände verweilen die reifen Samenfäden monatelang im Hoden und Samenleiter, ohne ihre befruchtende Kraft einzubüßen. Auch in die weiblichen Geschlechtswege eingeführt, scheinen sie oft noch monatelang lebensfähig zu bleiben. Für mehrere Tiere 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.

Nach verschiedenen Literaturangaben, die von KEIBEL zusammengestellt worden sind, lassen sich auch beim Menschen reife

Samenfäden, wenn sie nicht chemisch geschädigt werden und wenn der Samen steril unter geeigneten Bedingungen aufbewahrt worden ist, außerhalb des Körpers eine Woche und mehr am Leben erhalten (AHLFELD und WEDERHAKE). Daher bewahren sie auch ihre Befruchtungsfähigkeit, wie nicht zu bezweifeln ist, längere Zeit nach ihrer Einführung in die weiblichen Geschlechtswege. Bei einer Patientin, welche wegen eines erkrankten Eileiters 9 Tage nach der Aufnahme in die Klinik operiert worden war, konnten noch lebende Samenfäden nachgewiesen werden.

wie
wir
die
zu
Na
ma
der
wie
die

Lebensdauer
Prokaryota

Epilept. Fall
mit einem
ausw.

grö

sel
in
der

Sa
we
de
mi
art
90
mi
log
zir
Ej

Außerem Eingriffen gegenüber erweist sich der Samen sehr viel widerstandsfähiger als die Eizelle, die leicht geschädigt und abgetötet 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 Konzentration angewandt werden, wirken nicht schädigend. Narkotika in starker Konzentration und bei längerer Einwirkung machen die Fäden bewegungslos, ohne sie aber zunächst abzutöten; denn durch die Entfernung des schädigenden Mittels kann man sie wiederbeleben. Alkalische Lösungen regen in starker Verdünnung die Bewegung der Samenfäden an, Säuren dagegen, auch wenn sie

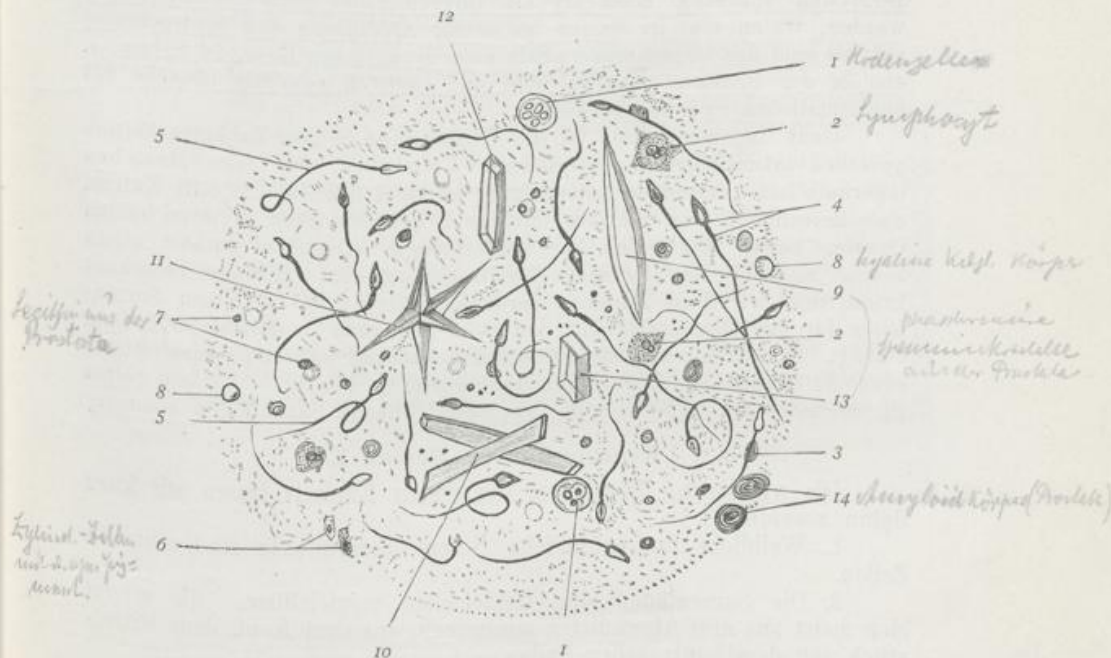


Fig. 12. Menschliches Ejakulat, halbschematisch nach WALDEYER. Vergrößerung etwa 300. Die Erklärung siehe im Text.

sehr verdünnt sind, führen den Tod herbei. Demgemäß wächst auch in allen tierischen Flüssigkeiten von alkalischer Reaktion die Lebhaftigkeit der Bewegung, während sie in sauren Lösungen sehr bald erlischt.

Der im Hoden bereitete Samen wird beim Menschen und bei den Säugetieren bei seinem Durchtritt durch die sehr langen Ableitungswege noch mit den Ausscheidungen des Nebenhodens, der Samenblasen, der Prostata, der Cowperschen Drüsen und der Urethraldrüsen vermischt. Er stellt daher bei der Ejakulation eine aus den verschiedenartigsten Bestandteilen zusammengesetzte Flüssigkeit dar, die auf etwa 90% Wasser 10% feste Substanz, Eiweißkörper und Salze enthält. Bei mikroskopischer Untersuchung läßt er zahlreiche, verschiedene morphologische Elemente erkennen, die für den menschlichen Samen in medizinischer Hinsicht von Bedeutung sind. Man findet im menschlichen Ejakulat (Fig. 12) außer den Samenfäden (4 u. 5) sehr beständig auf-

tretende, runde, große Zellen mit Kernen und kleineren, rundlichen Einschlüssen und ähnliche Elemente ohne Kerne (1, 1), die als Hodenzellen bezeichnet werden, dann Lymphocyten (2, 2) und zylindrische Zellen (6) mit und ohne Pigmentkörnchen, ferner hyaline kugelige Körper (8, 8), aus der Prostata stammende Lezithinkörper (7, 7), mitunter Amyloidkörper derselben Herkunft (14), Spermakristalle verschiedener Form (9, 10, 11, 12, 13) und endlich eine Menge kleiner Granula verschiedener Art: Fettkügelchen, Eiweißgranula, freie Pigmentkörnchen.

Die sogenannten Hodenzellen hält WALDEYER für abgestoßene Epithelien der Harnröhrenschleimhaut. Die Spermakristalle, die, von BÖTTCHER entdeckt, auch oft als BÖTTCHERSche Kristalle aufgeführt werden, treten erst im Samen bei seiner Abkühlung und Eintrocknung auf; sie sind das phosphorsaure Salz einer organischen Base, des Spermins, das in der Prostata gebildet wird und zugleich auch die Ursache des eigentümlichen Spermageruches ist.

Ganz ungeheuer groß ist der Unterschied in dem Zahlenverhältnis zwischen männlichen und weiblichen Keimzellen, die beim Menschen innerhalb einer normalen Lebensdauer gebildet werden. So teilt KEBEL eine Berechnung von HENSEN mit, nach der eine Frau in ihren beiden Ovarien etwa 200 reife Eier hervorbringt. Dagegen enthält allein 1 cmm menschlichen Ejakulats 60876 Samenfäden. Hieraus berechnet LODE, dem wir diese Angaben verdanken, über 2000 Millionen Samenfäden für das Gesamtejakulat, das beim Menschen im Mittel 3373 cmm beträgt. Ein Mann würde nach seiner Schätzung während seines Lebens etwa 340 Billionen Samenfäden hervorbringen können. Auf ein reifes Ei würden somit nicht weniger als 850 Millionen Samenfäden kommen.

Repetitorium zu Kapitel I.

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

1. Weibliche und männliche Geschlechtsprodukte sind einfache Zellen.

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

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

4. Die Eizelle besteht aus dem Protoplasma mit eingelagerten Reservestoffen (Deutoplasma) und aus dem Kern (Keimbläschen).

5. Menge und Verteilung der Reservestoffe in der Eizelle sind sehr verschiedenartig und üben den größten Einfluß auf den Verlauf der ersten Entwicklungsprozesse aus.

- a) Die Reservestoffe (Deutoplasma) sind in geringer Menge und gleichmäßig im Protoplasma verteilt.
- b) Die Reservestoffe sind in größerer Masse vorhanden und infolge ungleichmäßiger Verteilung entweder an einem Pole des Eies oder in seiner Mitte dichter angehäuft. (Polständiges und mittelständiges Deutoplasma.)
- c) An den polar differenzierten Eiern unterscheidet man den Pol mit reicheren Gehalt an Reservestoffen als vegetativen, den entgegengesetzten Pol als animalen.

1. Chromatin
2. Protoplasma
3. kontraktile Faden
4. Deutoplasma
5. Keimbläschen

- d) Bei polar differenzierten 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 Art, wie die Reservestoffe in ihrem Protoplasma abgelagert sind, in drei Hauptgruppen einteilen, wie folgendes Schema lehrt:
- I. Isolecithale oder dotterarme Eier mit einer geringen Menge von gleichmäßig im Protoplasma verteilten Reservestoffen. (Amphioxus, Säugetiere, Mensch.)
 - II. Telolecithale oder dotterreiche, polar differenzierte Eier.
 1. Polar differenzierte (telolecithale) Eier, bei denen animale und vegetative Eihälfte allmählich ineinander übergehen. (Cyklostomen, Amphibien.) *Amphibien*
 2. Polar differenzierte Eier, die sich von der vorausgehenden Untergruppe dadurch unterscheiden, daß es bei ihnen noch zu einer schärferen Sonderung in Bildungsdotter (Keimscheibe) und in Nahrungsdotter, das heißt: in einen bei der Entwicklung aktiven und in einen passiven Teil gekommen ist. (Polar differenzierte Eier mit Keimscheibe; Fische, Reptilien, Vögel.) *Selachier, Reptilien*
 - III. Centrolecithale oder zentral differenzierte Eier mit mittelständigem Nahrungsdotter (centrolecithal) und oberflächlich ausgebreitetem Bildungsdotter (Keimhaut). (Arthropoden.) *Zurück*

Zweites Kapitel.

Die Reifeerscheinungen von Ei- und Samenzelle und der Befruchtungsprozeß.

1. Die Reifeerscheinungen.

Eier, die noch ein Keimbläschen besitzen, müssen, ehe sie in den mit der Befruchtung beginnenden Entwicklungsprozeß eintreten können, zuvor noch eine Reihe von Veränderungen — den Reifeprozeß — durchmachen. Der Reifeprozeß spielt sich an dem Keimbläschen ab, führt seinen Untergang herbei und endet mit der Bildung der sogenannten Polzellen. Er beginnt, wie man an geeigneten lebenden Objekten, an kleinen durchsichtigen Eiern wirbelloser Tiere 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. 13 A). Die infolgedessen faltig gewordene Kernmembran beginnt sich jetzt aufzulösen; auch der Keimfleck — oder, wo ihrer zahlreichere

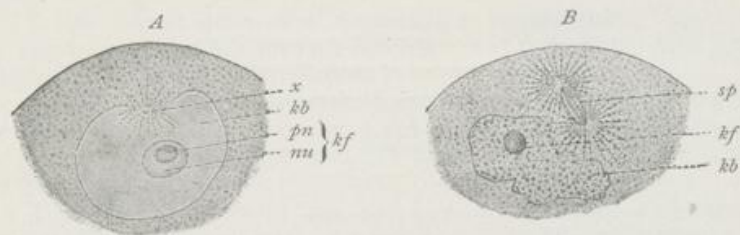


Fig. 13. Ausschnitte aus Eiern von *Asterias glacialis*.

Sie zeigen die Rückbildung des Keimbläschens (*kb*). In Fig. 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 Parannuclein (*pn*), gesondert.

In Fig. 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 Fig. A ist eine Kernspindel (*sp*) in Ausbildung begriffen.

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 Rückbildung des Keimbläschens keineswegs, wie es den Anschein hat, kernlos geworden; es hat nur eine Um-

wandlung des Kerns in der Weise, wie sie überall im Pflanzen- und Tierreich als Vorbereitung zur Zellteilung eintritt, stattgefunden. Denn bei geeigneter Behandlung mit Reagentien ist leicht festzustellen, daß sich aus einzelnen Bestandteilen des Keimbläschens (Fig. 13 B) während seiner Auflösung eine Kernspindel (*sp*) gebildet hat, über deren eigentümliche Zusammensetzung das Nähere in Lehrbüchern der Histologie nachzusehen ist.

Nach ihrer Entstehung verfolgt die Kernspindel den vom Keimbläschen schon vorher eingeschlagenen Weg noch weiter, bis sie mit ihrer Spitze an die Oberfläche des Dotters anstößt und sich hier mit ihrer Längsachse in die Richtung eines Eiradius einstellt (Fig. 14 I *sp*). Bald kann man an dieser Stelle bei kontinuierlicher Beobachtung des lebenden Eies wahrnehmen, daß sich an der Dotterrinde ein kleiner Hügel emporwölbt, in welchen die Kernspindel selbst zur Hälfte hineintrückt. Der Hügel schnürt sich darauf (Fig. 14 II *rk*¹) an seiner Basis ein

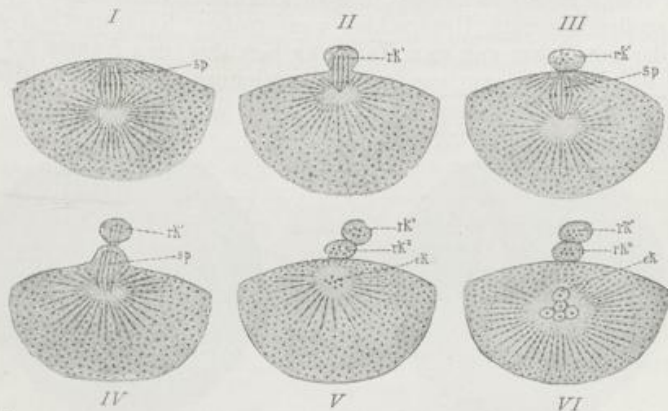


Fig. 14. Bildung der Polzellen (Richtungskörperchen) bei *Asterias glacialis*. In Fig. I ist die Kernspindel (*sp*) an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. II hat sich ein kleiner Hügel (*rk*¹) gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. III ist der Hügel zu einer Polzelle (*rk*¹) abgeschnürt. 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*²) abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern (*ek*) in Fig. VI.

und löst sich mit der Hälfte der Spindel vom Dotter als ein sehr kleines Kügelchen ab. Dieses besitzt den Formwert einer Zelle. Denn es besteht aus Protoplasma und Kern und ist ja auch unter den charakteristischen Erscheinungen der Zell- und Kernteilung (Karyokinese) entstanden (Fig. 14 III *rk*¹). Allerdings unterscheidet sich der hier vorliegende Prozeß von einer gewöhnlichen Zellteilung dadurch, daß die beiden Teilprodukte von außerordentlich ungleicher Größe sind. Genauer gesagt, haben wir es also mit jener Modifikation der Teilung zu tun, 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. 14 III u. IV *sp*) ergänzt

len
en.
ab,
ten
an
er-
des
ft,
ritt
nt
ere

das-
sein
ent-
auf-
des
fen.

die
Ei
nes-
Im-

oder umgewandelt hat, ohne zuvor wieder in das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns eingetreten zu sein. Somit liegen jetzt auf der Oberfläche des Eies zwei winzige Kügelchen (Fig. 14 Vrk^1, rk^2); zuweilen sind es auch drei, wenn, was häufig geschieht, die zuerst gebildete Zellenknospe sich noch einmal in zwei Tochterzellen teilt; 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 des 19. Jahrhunderts sind sie von Anatomen und Zoologen bei einigen Tierarten 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 mitübergegangen, die andere Hälfte (Vek) ist in der Dotterrinde zurückgeblieben und wandelt sich hier ($VIek$) in einen sehr kleinen, leicht zu übersehenden, bläschenförmigen Kern um (Fig. 15 ek). Diesen wollen wir zum Unterschied vom großen Keimbläschen als Eikern oder mit einem von VAN BENEDEN herrührenden Namen als weiblichen Vorkern (*pronucleus femelle*) bezeichnen. Von seiner Bildungs-

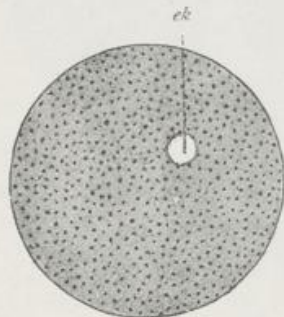


Fig. 15.

Fig. 15. Reifes Ei eines Echinoderms. Es schließt im Dotter den sehr kleinen homogenen Eikern (ek) ein. 300 mal vergrößert.

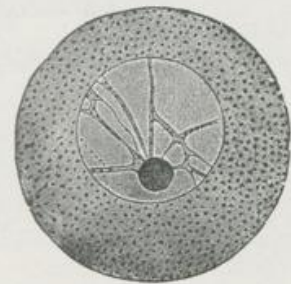


Fig. 16.

Fig. 16. Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms. 300 mal vergrößert.

stelle 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. 16) und das reife Ei (Fig. 15) 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. Ähnliche Unterschiede kehren überall im Tierreich in der Beschaffenheit beider Kerngebilde wieder.

Polzellen werden während der Reife des Eies bei allen Tierarten ohne Ausnahme gebildet. Bei den ausgedehnten vergleichenden Untersuchungen, die wir hierüber besitzen, hat man die wichtige Beobachtung

gemacht, daß parthenogenetische Eier gewöhnlich nur eine einzige Polzelle ausstoßen, während bei befruchtungsbedürftigen Eiern deren zwei oder drei nachgewiesen werden, eine Tatsache, deren Erklärung erst später gegeben werden soll.

In bezug auf die Zeit, die zwischen Eireife und Befruchtung liegt, finden sich Unterschiede zwischen einzelnen Abteilungen des Tierreiches. Während bei einigen die Reifung schon ganz abgeschlossen ist, ehe die Befruchtung erfolgt, fallen bei anderen beide Prozesse mehr oder minder zeitlich zusammen, z. B. bei den später noch zu besprechenden Nematoden. Dagegen rückt das Keimbläschen bei den Säugetieren und wohl ebenso auch beim Menschen, wie Untersuchungen am Kaninchen und an der Maus ergeben haben, schon mehrere Wochen vor dem Platzen des GRAAFschen Bläschens an die Oberfläche des Eies empor; zur Zeit des Follikelsprunges verschwindet es hier; an der Stelle, wo es geschwunden ist, bilden sich 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 Konstanz im Tierreich 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 Abortiveier vorstellen. Zugunsten solcher Ansicht lassen sich einmal vereinzelte Beobachtungen anführen, daß unter besonderen Umständen die erste Polzelle bei einzelnen Würmern (*Prostheceraeus*, *Ascaris megaloccephala*) eine erhebliche Größe, fast wie der andere Teil des Eies, erreicht, daß sie 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 Prozesse, welche sich bei der Ei- und Samenbildung abspielen. Diese lassen sich besonders leicht bei den Nematoden, zumal bei *Ascaris megaloccephala*, überschauen (Fig. 17 u. 18). In einer 1890 erschienenen Untersuchung „Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden“ habe ich zum erstenmal Punkt für Punkt den Nachweis geführt, daß genau dieselben Zellgenerationen sowohl in der Ovogenese wie in der Spermatogenese aufeinanderfolgen und daß namentlich ein der Bildung der Polzellen entsprechender Prozeß mit seinen eigentümlichen Kernveränderungen (Reduktionsteilung) auch bei der Entstehung der Samenfäden unterschieden werden muß.

Wenn wir das unreife Ei, solange es noch ein Keimbläschen besitzt, als Ovocyte bezeichnen, so können wir ein ihm entsprechendes Gebilde auch in der Spermatogenese als Spermatocyte nachweisen. Die weitere Vergleichung lehrt dann, daß von der Ovocyte wie von der Spermatocyte unter gleichen eigentümlichen Veränderungen des Kernes zuerst zwei Tochterzellen und durch ihre abermalige Teilung schließlich vier Einzelzellen abstammen. Bei der Ovogenese sind die Einzelzellen in ihrer Größe verschieden, sie stellen das reife Ei und die zwei resp. drei winzigen Polzellen dar (Fig. 17 IV); bei der Spermatogenese sind alle vier Teilprodukte gleich groß (Fig. 18 III B, C), sie heißen Spermatiden und wandeln sich in vier befruchtungsfähige Samenkörper um.

Während der Spermato- und Ovogenese bildet sich zwischen den reifen männlichen und weiblichen Keimzellen ein sehr auffälliger Gegensatz aus, dessen Bedeutung im vierten Kapitel (S. 51) noch weiter erörtert werden wird. Bei der Spermatogenese werden sehr zahlreiche

Aufspindeln

Fadenwinner

Nucleospindel

he-
ber-
ind
spe
ner
legt
erts
ckt
be-
ten,
tets

iten
der
sehr
ek).
Ei-
ib-
ngs-

einen
bert.

die
chen
bei
und
von
keim-
oran,
nden
röto-
niede
bilde

arten
nter-
itung

und sehr kleine bewegliche Zellen, die Samenfäden, geliefert, dagegen bei der Oogenese in beschränkterer Anzahl riesig große weibliche Zellen, die reich mit Dotter beladen sind. Von dem Gesichtspunkt aus, daß die im Eierstock eingetretene Dotteransammlung auch bei der Eireife in einer Zelle ungeschmälert erhalten bleiben soll, wird uns die rudimentäre Beschaffenheit der Polzellen leicht verständlich. Um es gleich hier schon kurz zu sagen, kommt es bei den die Eireife

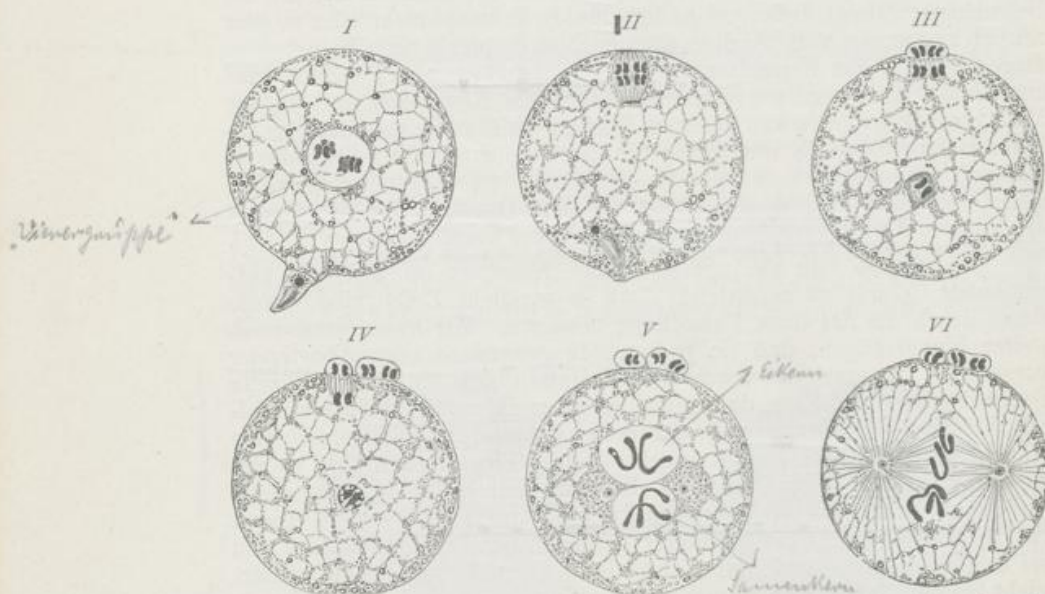


Fig. 17. Schema für die Bildung der Polzellen und die Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala bivalens*.

I Ei mit Keimbläschen (Ovocyte) 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 hat und der Samenkörper bis in die Mitte des Dotters gewandert ist. V Ei mit zwei Polzellen, mit Eikern und Samenkern, in welchen sich das Chromatin in je zwei Chromosomen angeordnet hat. VI Ei, bei welchem sich die Kernspindel mit vier Chromosomen ausgebildet hat, von welchen zwei vom Eikern, zwei vom Samenkern abstammen.

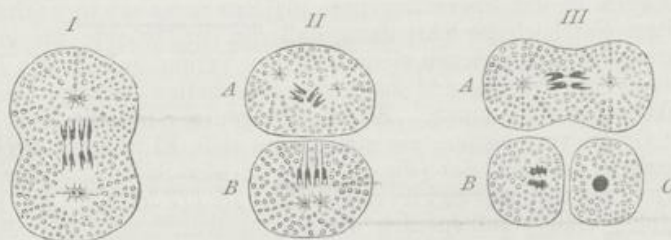


Fig. 18. Schema für die Entstehung der Samenzellen aus einer Spermatocyte von *Ascaris megalocephala bivalens*.

I Teilung der Spermatocyte in zwei PräspERMATIDEN. II Die beiden PräspERMATIDEN (A u. B) bereiten sich gleich nach der ersten Teilung zu einer zweiten Teilung vor. III Die Samentochterzelle A teilt sich in zwei SpermATIDEN. B u. C zwei SpermATIDEN. Diese werden zu Samenkörpern oder Spermatozoen,

ausmachenden Teilprozessen darauf an, daß sich eine Zelle des gesamten Vorrates an Reservestoffen, welche die Mutterzelle angesammelt hat, bemächtigt, auf Kosten der anderen Teilprodukte, welche zu rudimentären Gebilden, zu den Polzellen, werden.

Den Gegensatz zwischen Ei- und Samenbildung und die Aufeinanderfolge der verschiedenen, einander entsprechenden Zellengenerationen kann man sich in bequemer Weise auch verständlich machen und dem Gedächtnis fester einprägen durch nebenstehendes Schema.

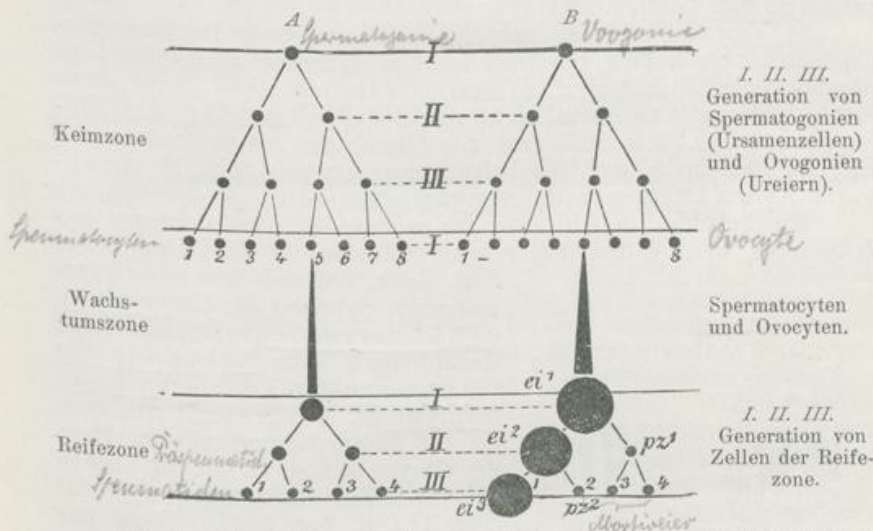


Fig. 19. Stammbaum der Zellgenerationen, welche bei der Samenbildung (Spermatogenese) A und bei der Eibildung (Oögenese) B aufeinander folgen, nach BOVERI in etwas abgeänderter Form.

Die jüngsten, im Stammbaum der Geschlechtsprodukte unterschiedenen Zellen werden als Ursamenzellen (Spermatogonien) und als Ureier (Oogonien) bezeichnet. Sie vermehren sich während längerer Zeit durch häufig wiederholte Teilungen. Bei *Ascaris* geschieht dies in einem Abschnitt der röhrenförmigen Geschlechtsorgane, welchen man die Keimzone nennt.

Die vom blinden Ende der Ei- und Hodenröhre am weitesten entfernten Keimzellen treten hierauf in ein längeres Ruhestadium ein; während desselben nehmen sie erstens an Größe zu, und zwar in besonders hohem Maße bei der Oögenese, zweitens erfahren sie wichtige und charakteristische Veränderungen in der Konstitution des Kerns, namentlich des Chromatins. Sie heißen auf diesem Stadium Spermatocyten (1-8) und Oocyten (1-8). Der sie enthaltende Abschnitt der Ei- und Samenröhre ist die Wachstumszone. An sie schließt sich ein dritter Abschnitt als die Reifezone an. In der Reifezone gehen die physiologisch höchst wichtigen zwei Reifeteilungen vor sich. In der Spermatogenese heißen die durch die erste Teilung der Spermatocyten entstandenen Elemente die Prä-spermatiden (II), aus ihnen gehen durch die zweite Reifeteilung vier Spermatoziden (1-4) hervor, welche sich dann in die reifen Samenfäden umwandeln. Aus den beiden Reifeteilungen in der Oögenese entstehen beidesmal Teilprodukte von ungleicher Größe. Die Teilung verläuft daher unter dem Bild der Knospung. Die erste Reifeteilung liefert das Vorei (ei¹) und die erste Polzelle (pz¹), die zweite Reifeteilung das reife, befruchtungsbedürftige Ei (ei²) und die zweite Polzelle (pz²). Die erste Polzelle (pz¹) kann sich ebenfalls noch einmal teilen und eine zweite Zellgeneration von Polzellen (pz³ und pz⁴) hervorbringen. Somit stammen am Schluß des Reifungsprozesses von jeder Spermatocyte und jeder Oocyte vier Einzelzellen ab; diese sind in der Spermatogenese gleich groß und werden zu reifen Samenfäden, in der Oögenese aber fallen sie sehr ungleich groß aus; von ihnen wird nur eine Zelle zum reifen Ei, während die drei übrigen als Polzellen zu weiterer Entwicklung ungeeignet sind und später zugrunde gehen.

Dasselbe ist zur Illustration der Vergleichungspunkte, die ich in der oben erwähnten Untersuchung festgestellt hatte, von BOVERI entworfen und von mir nachträglich in einigen Details etwas abgeändert worden.

Im Schema (Fig. 19) sind die beiden Stammbäume der männlichen und weiblichen Zellgenerationen von *Ascaris megaloccephala* nebeneinander dargestellt. [Wer sich für diese wichtigen Prozesse näher interessiert, findet eine eingehendere Beschreibung in meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 9. Aufl., S. 92. Auch vergleiche man die Erklärungen zu Fig. 17, 18 u. 19.]

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 Akt der Befruchtung dar. Man ist hierauf zuerst durch das genaue Studium der Ei- und Samenreife und des Befruchtungsprozesses beim Pferdespulwurm, *Ascaris megaloccephala*, aufmerksam geworden.

Wie bekannt, besteht eine der wichtigsten Veränderungen des Zellenkerns, wenn er aus dem ruhenden Zustand in die Teilung über-

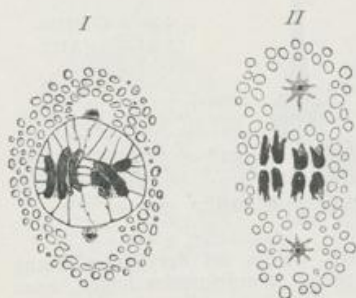


Fig. 20. Zwei Kerne von Spermatozyten von *Ascaris megaloccephala bivalens* in Vorbereitung zur Teilung. Nach HERTWIG.

geht, darin, daß sich aus seiner chromatischen Substanz die Chromosomen oder Kernsegmente hervorbilden, deren Anzahl nach dem Zahlgengesetz der Chromosomen für jede Tierart genau bestimmt ist. Das geschieht nun auch bei der Ei- und Samenreife im Kern der Oocyte und Spermatoocyte, aber in einer überaus eigentümlichen Weise (Fig. 17 I u. Fig. 20 I). Nicht nur werden die Chromosomen schon überaus frühzeitig angelegt, sondern sie treten dabei, was man bei anderen Zellen nie gefunden hat, in Gruppen von je vier vereinigt auf, und zwar wieder in einer für jede Tierart genau festgesetzten Zahl. Die sehr charakteristische Anordnung, welche schon in den verschiedensten Abteilungen des Tierreiches nachgewiesen worden ist, hat den passenden Namen der „Vierergruppe“ erhalten. Sie findet ihre Erklärung in den weiteren Vorgängen, durch die sich die Teilungen bei dem Reifeprozess der Geschlechtsprodukte von den gewöhnlichen Kernteilungen unterscheiden. Denn bei einer gewöhnlichen Kernteilung wird die Gesamtzahl der Chromosomen, nachdem eine Längsspaltung in Tochtersegmente vorausgegangen ist, in zwei gleiche Gruppen geteilt, die auseinanderweichen, sich bei der Zerlegung der Zelle auf die beiden Tochterzellen verteilen und die Grundlage für den jetzt folgenden bläschenförmigen Ruhezustand des Kerns bilden. Beim Reifeprozess dagegen werden die in einer Vierergruppe vereinigten Chromosomen gleich auf vier Zellen verteilt, von denen jede nur ein Segment erhält. (Vgl. Fig. 17—20 und die dazu gehörigen Figurenerklärungen.) Es geschieht dies durch zwei Zellteilungen, die sich unmittelbar aufeinander folgen, ohne daß zwischen zwei Teilungen der Kern in den bläschenförmigen Zustand der Ruhe übergeht, und ohne daß dabei eine erneute Spaltung der schon im Keimbläschen vorbereiteten Chromosome eintritt. Dadurch wird die Zahl der Chromosomen

und die Masse der Kernsubstanz, welche im Ruhekern von Oocyte und Spermatoocyte vorbereitet ist, nicht wie bei einer gewöhnlichen Zellteilung einfach halbiert, sondern infolge der zwei zusammengehörigen Teilungen geviertelt. Eikern und Samenkern besitzen daher nur die halbe Masse des Chromatins (Nucleins) und die halbe Zahl der Chromosomen eines Normalkerns, wie er aus einer gewöhnlichen Teilung hervorgeht. Der bei der Reife der Geschlechtsprodukte stattfindende Teilungsprozeß, der in seiner Art einzig dasteht, kann seinem Wesen nach mit einem von WEISMANN vorgeschlagenen Worte als Reduktionsteilung bezeichnet werden.

Die Reduktion der Chromatinmasse ist, wie wir im folgenden Abschnitt gleich sehen werden, eine Vorbedingung für den Befruchtungsprozeß; sie unterbleibt daher auch bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern, die nur eine Polzelle bilden (siehe S. 21).

In vielen Gruppen von Insekten zeigt die Spermatogenese einige sehr auffällige Besonderheiten, denen von vielen Forschern eine große Bedeutung beigelegt wird. Es unterscheiden sich nämlich bei den Insekten die Chromosomen in den Kernteilungsfiguren der Spermatogonien und Spermatoocyten durch ihre oft sehr ungleiche Größe und zugleich durch ihr verschiedenes Verhalten bei der Karyokinese voneinander. Die Folge davon ist, daß bei den Reifeteilungen die einzelnen Chromosomen in ungleicher Weise auf die einzelnen Spermatozoen verteilt werden, und daß dadurch zwei verschiedene Arten derselben mit verschiedenem Chromatingehalt entstehen. Wie namentlich häufig beobachtet wird, tritt bei manchen Insektenarten ein durch Größe und Färbbarkeit leicht unterscheidbares Chromosom auf, das als akzessorisches oder als Heterochromosom bezeichnet worden ist.

Zur Erläuterung dieses Verhaltens mag die Spermatogenese von *Gryllus domesticus* dienen. Schon bei der Teilung der Spermatogonien (Fig. 21 A) läßt sich leicht ein besonderes Heterochromosom (*h*) von allen übrigen Chromosomen unterscheiden, sowohl durch seine abweichende Form und Größe als auch durch den Umstand, daß die aus seiner Längsspaltung hervorgehenden Tochtersegmente außer der Reihe mit den übrigen liegen und ihnen bei der Verteilung auf die Tochterzellen etwas verspätet nachfolgen. In der Spermatoocyte ist ebenfalls wieder ein durch erheblichere Größe ausgezeichnetes Heterochromosom nachweisbar. Dieses wird aber jetzt bei der Teilung in die beiden Prä-spermatiden (Fig. 21 B) nur auf eine derselben ungeteilt übertragen. Es entstehen daher aus der Teilung der Spermatoocyte zwei Arten von Prä-spermatiden, eine Art mit einem Heterochromosom (*B 2 h*) und eine zweite ohne ein solches (*B 1*).

Bei der letzten Reifeteilung gehen aus der ersten Art der Prä-spermatiden (Fig. 21 B 2) zwei Spermatiden hervor, von denen jede ein Heterochromosom (*D h*) enthält. Es hat also hier während der Karyokinese eine Spaltung desselben stattgefunden. Von der zweiten Art von Prä-spermatiden dagegen gehen bei ihrer Teilung nur zwei Spermatiden ohne Heterochromosom hervor (Fig. 21 C). Auf diese Weise werden die Spermatiden ungleich voneinander; sie wandeln sich dann natürlich auch weiterhin in zwei Arten von Spermatozoen um.

Die bei Insekten beobachteten Tatsachen sind von mehreren Forschern, wie MC CLUNG, WILSON, SUTTON, STEVENS, MORGAN und anderen, zu einer viel erörterten Hypothese über die Entstehung des männlichen und des weiblichen Geschlechts im befruchteten Ei benutzt

Arthropoden

worden. Je nachdem die Eier durch Samenfäden mit oder ohne Heterochromosom befruchtet werden, sollen sie sich zum weiblichen oder männlichen Geschlecht entwickeln. WILSON nimmt daher zwei an Zahl einander gleich große Klassen von Spermatozoen an, „male producing and female producing forms“. Er bemerkt dazu: „Since the idiochromosomes or heterotropic chromosomes form the distinction differential between the nuclei of the two sexes, it is obvious that the chromosomes are definitely coordinated with the sexual characters.“

Bei dem Mangel vergleichbarer und entsprechender Beobachtungen in anderen Klassen des Tierreiches scheint mir die Frage, ob und in welcher Weise ein ursächlicher Zusammenhang dieser morphologischen Tatsachen mit der Geschlechtsbestimmung besteht, für eine zusammenfassende, kurze, lehrbuchmäßige Darstellung noch nicht geeignet zu sein.

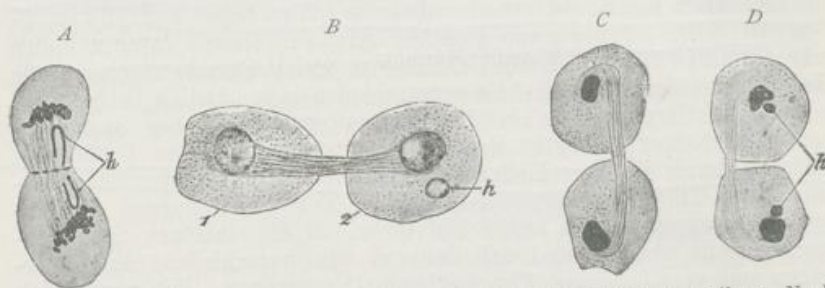


Fig. 21A-D. Studien aus der Spermatogenese von *Gryllus domesticus*. Nach GÜTHERZ. A Spermatogonie in Teilung mit Heterochromosomen (*h*). B Teilung einer Spermatocyte in 2 Prä-spermatiden 1 und 2; nur 2 hat das Heterochromosom (*h*) erhalten, das sich in ein eigenes Kernbläschen umgewandelt hat. C Teilung der Prä-spermatide (B 1) ohne Heterochromosom in 2 Spermatozoen ohne Heterochromosom. D Teilung der Prä-spermatide mit Heterochromosom (B 2 *h*) in 2 Spermatozoen mit Heterochromosom (*h*).

Genauer über die fundamentalen Vorgänge des Reifungsprozesses und über andere sich anknüpfende Probleme (die Synapsis, die Individualität der Chromosomen, die Autonomie der mütterlichen und der väterlichen Kernsubstanz usw.) findet sich: HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 9. Aufl., 1910, S. 83—101; ferner: HERTWIG, Allgemeine Biologie, 4. Aufl., 1909, S. 291—322.

2. Der Befruchtungsprozeß.

Nachdem festgestellt worden war (s. S. 13, 14), daß die Samenfäden, wie die Eier, wirkliche Elementarbestandteile des tierischen Körpers sind, konnte man doch lange Zeit über die Rolle, welche sie beim Befruchtungsprozeß spielen, nicht ins klare kommen. Daß sie sich an die Oberfläche der Eier, mit denen 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 Kontakt 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 Befruchtungs-

lehre indessen erst mit dem Jahre 1875. Damals glückte es mir, durch das Studium eines überaus geeigneten Objektes, nämlich der kleinen, durchsichtigen Eier von Echinodermen, den Befruchtungsprozeß sowohl während des Lebens von Anfang bis zu Ende in seinen Einzelheiten zu verfolgen, als auch an konserviertem 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*, einem für den Binnenländer besonders empfehlenswerten, ebenfalls sehr geeigneten Untersuchungsobjekt, herbeigeführt worden.

Als Befruchtungsvorgang bezeichnet man die Vereinigung von Ei- und Samenzelle. Dieselbe kann entweder in den Ausführwegen des weiblichen Geschlechtsapparates, im Eileiter, oder in der Gebärmutter stattfinden, oder sie geht bei vielen Tierarten, die im Wasser leben, außerhalb des Organismus vor sich, indem Eier vom Weibchen und gleichzeitig Samenfäden vom Männchen ins Wasser entleert werden.

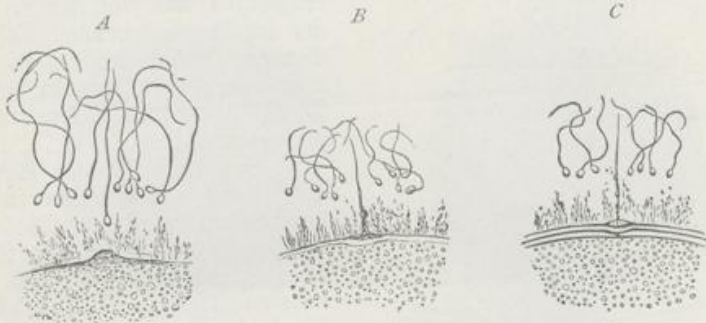


Fig. 22 A, B, C. Kleinere Abschnitte von Eiern von *Asterias glacialis*. Nach Fol. Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In A beginnt sich ein Empfängnishügel gegen den am weitesten vorgedrungenen Samenfaden zu erheben. In B sind Empfängnishügel und Samenfaden zusammengetroffen. In C ist der Samenfaden in das Ei eingedrungen. Es hat sich jetzt eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Öffnung gebildet.

In dem einen Fall spricht man von einer inneren, in dem anderen Fall von einer äußeren Befruchtung.

Eine innere Befruchtung kommt fast bei allen Wirbeltieren vor mit Ausnahme der meisten Fische und vieler Amphibien. Bei dem Menschen und den Säugetieren treffen die beiderlei Geschlechtsprodukte in der Regel wohl im Anfangsteil der Eileiter, in der sogenannten Ampulle, zusammen, desgleichen bei den Vögeln im ersten der vier auf S. 11 unterschiedenen Abschnitte* zu einer Zeit, wo der Dotter noch nicht von der Eiweißhülle und der Kalkschale umschlossen worden ist.

Die äußere Befruchtung ist die einfachere und ursprünglichere; sie findet sich bei vielen im Wasser lebenden wirbellosen Tieren sowie gewöhnlich bei Fischen und Amphibien. Der ganze Vorgang ist hier der Beobachtung viel besser 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 Uhrschälchen mit Wasser zu sammeln, desgleichen in einem zweiten Uhr-

Spallanzani'sche Methode

schälchen reifen Samen von einem Männchen und dann beide in geeigneter Weise zu mischen. In dieser Art wird die künstliche Befruchtung in der Fischzucht für praktische Zwecke ausgeführt.

Für eine wissenschaftliche Untersuchung ist die Auswahl einer geeigneten Tierart von großer Bedeutung. Wie sich fast von selbst

versteht, sind Tiere 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 Untersuchungsobjekte sind nun gerade die oben erwähnten Eier von den meisten der im Meere lebenden Echinodermen; daher wollen wir sie auch zum Ausgangspunkt bei der Beschreibung des Befruchtungsprozesses wählen.

Das reife Ei der Echinodermen ist schon früher (S. 20) beschrieben worden. Die sehr kleinen Samenfäden (Fig. 22 u. 23 A) bestehen, wie bei den meisten Tieren, 1. aus einem Kopf, der einer Spitzkugel ähnlich aussieht und das Chromatin enthält, 2. aus einem kleinen, darauf folgenden Kügelchen, dem Mittelstück oder Hals, und 3. aus einem feinen, kontraktilem Faden.

Wenn in einem Tropfen Meerwasser auf dem Objektträger beiderlei Geschlechtsprodukte zusammengebracht werden, so setzen sich sofort viele Samenfäden an die Gallerthülle eines Eies an; von diesen befruchtet aber normalerweise nur ein einziger, und zwar derjenige, welcher sich zuerst durch die pendelnden Bewegungen seines Fadens der Eioberfläche genähert hat.

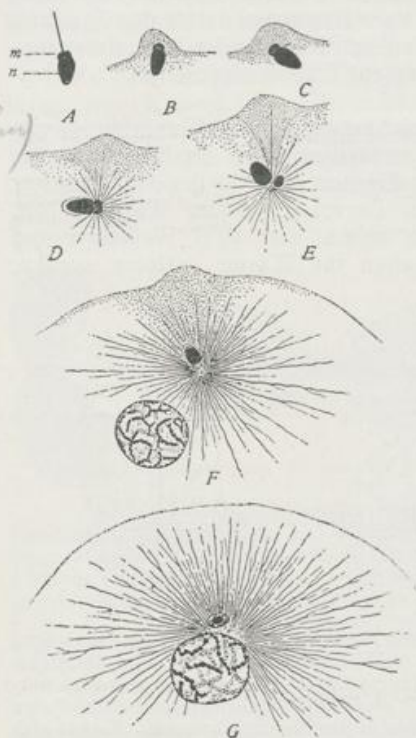


Fig. 23. Befruchtung eines Eies von *Strongylocentrotus lividus*. Nach Wilson. A-E Vergr. 1200, F, G Vergr. 600.

A Spermatozoon, n Kopf, m Mittelstück, Schwanzfaden nur zum Teil abgebildet. B-E Oberflächliche Eirinde mit eingedrungenem Spermatozoon, welches eine Drehung um 180° erfährt und um dessen Mittelstück sich eine Strahlung entwickelt. F, G Allmähliche Annäherung und Vereinigung von Spermakern und Eikern, Zunahme der Strahlung.

Wo er mit der Spitze seines Kopfes an diese anstößt, erhebt sich das hyaline Protoplasma, welches die Eirinde bildet, zu einem kleinen Höcker, dem Empfängnishügel (Fig. 22 A u. B, Fig. 23 B u. C). 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. 22 C) von der ganzen Oberfläche des Dotters, vom Empfängnishügel beginnend, ringsum ab und wird durch einen immer größer werdenden Zwischenraum ge-

m - Kopf
n - Mittelstück
n - Schwanzfaden
(Spermatozoon)

x unvollst. Spermatozoon
wie ganzes Spermatozoon
bezeichnet

Prot.
Membran

trennt. Der Zwischenraum entsteht wahrscheinlich dadurch, daß sich infolge der Befruchtung das Eiplasma zusammenzieht und Flüssigkeit (wohl den nach dem Schwund des Keimbläschens verteilten Kernsaft) nach außen preßt. Für den Befruchtungsakt hat die Entstehung einer Dotterhaut insofern eine große Bedeutung, als sie ein Eindringen anderer männlicher Elemente unmöglich macht. Von den anderen in der Gallert-hülle hin und her schwingenden Samenfäden gelangt jetzt kein einziger mehr in das befruchtete Ei hinein.

Der äußeren Kopulation der beiden Zellen schließen sich Vorgänge im Innern des Dotters an, welche als innerer Befruchtungsakt 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. 23 B—F) und schwillt dabei durch Aufnahme von Flüssigkeit allmählich zu einem kleinen Bläschen an (Fig. 23 G, Fig. 24, 25 sk), das man kurzweg als **Samenkern** bezeichnen kann; denn sein wesentlicher Bestandteil ist das Chromatin des Samen-

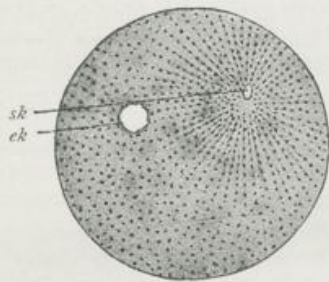


Fig. 24.

Fig. 24. Befruchtetes Ei eines Seeigels. [Nach HERTWIG.]

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

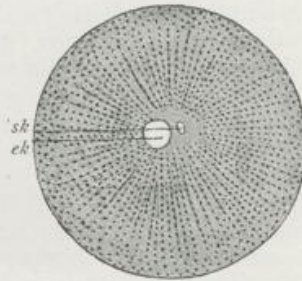


Fig. 25.

Fig. 25. Befruchtetes Ei eines Seeigels. Nach HERTWIG.

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

fadenkopfes; daher läßt er sich denn auch in Karmin usw. sehr intensiv färben. Unmittelbar vor ihm, an seiner nach der Eimitte zu gerichteten Seite (Fig. 23 E u. F), ist 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. 23—25) 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 die Aufgabe zu erfüllen, die beiden Centrosomen für die erste Teilspindel des Eies zu liefern. Es kann daher als Centrosoma des Samenkerns oder Spermazentrum (FOL) bezeichnet werden. Daß es bald nach der Befruchtung von der Oberfläche des Eies weiter entfernt ist als der Samenfaden, erklärt sich daraus, daß unmittelbar, nachdem der Samenfaden sich mit seiner Spitze in die Eirinde eingebohrt hat (Fig. 23 B—F), sich sein Kopf und Mittelstück zu drehen

beginnen; infolgedessen kommt das Mittelstück oder das Spermacentrosom mehr nach dem Mittelpunkt des Eies zu liegen.

Jetzt beginnt ein interessantes Phänomen das Auge des Beobachters zu fesseln (Fig. 24 u. 25 u. 23 F, G). Ei- und Samenkern ziehen sich gleichsam gegenseitig an und wandern mit wachsender Geschwindigkeit durch den Dotter einander entgegen; der Samenkern (*sk*), dem seine Strahlung und das in ihm eingeschlossene Zentralkörperchen stets voranschreiten, 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 von FOL). Im Laufe von 20 Minuten verschmelzen darauf Ei- und Samenkern untereinander zum einfachen Keim- oder Furchungskern; erst legen sie sich dicht aneinander, platten sich an der Berührungsfläche gegenseitig ab und verlieren dann ihre Abgrenzung gegeneinander unter Bildung eines gemeinsamen Kernraumes. In diesem ist die vom Samenfaden abstammende Substanz noch längere Zeit als eine abgesonderte, in Farbstoffen sich dunkler imbibierende Chromatinmasse zu erkennen. Gleich nach der Vereinigung der beiden Kerne beginnt sich das in ihrer unmittelbaren Nähe liegende Spermazentrum in die Länge zu strecken und sich in zwei kleinste Körperchen zu teilen, welche auseinanderrücken und, eingehüllt in je eine Protoplasmastrahlung, zu den Centrosomen der sich jetzt ausbildenden Kernteilungsfigur werden.

Unsere Kenntnis der Befruchtung ist durch eine sehr wichtige Beobachtung VAN BENEDENS am Pferdespulwurm noch wesentlich gefördert worden, daher ein paar Worte darüber wohl am Platze sind.

Die Eier von *Ascaris melagocephala* gehören zu den Objekten, welche nach einer vorausgegangenen Begattung im Inneren des Uterus befruchtet werden (S. 27), und bei denen ferner der Prozeß der Eireife mit der Befruchtung zeitlich zusammenfällt (Fig. 17). Die reifen Samenkörper (Fig. 26) weichen in höherem Grade von der Gestalt ab, welche sie gewöhnlich im Tierreich haben; denn sie gleichen einem Kegel, einer Spitzkugel, oder einem Fingerhute und bestehen 1. aus einem körnigen Protoplasma, das hier sogar einige Dotterkonkremente (*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. 17 I). Wo die Berührung mit dem Ei zuerst stattfindet, bildet sich auch hier wieder wie bei den Echinodermen ein besonderer Empfängnishügel aus. An diesem schiebt sich der Samenkörper, ohne dabei seine Gestalt auffällig zu verändern, langsam tiefer in den Dotter hinein (Fig. 17 II), bis er von ihm allseitig eingeschlossen ist. Gleichzeitig wird von der Eirinde eine feine Membran ausgeschieden. Jetzt erst spielen sich am Keimbläschen die Reifeprozesse ab und werden die Polzellen gebildet (Fig. 17 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. 17 IV u. V). Beide Kerne treffen sich in der Mitte des Eies, ohne indessen miteinander zu verschmelzen. Eine

längere Ruhepause folgt jetzt. Wenn hierauf die Vorbereitung zur ersten Teilung des Eies beginnt, so wandelt sich das Chromatin im Ei wie im Samenkern, während beide noch voneinander getrennt sind, in einen feinen, vielfach gewundenen Faden um. Dann wird der Kernfaden in zwei gleich große Schleifen, in die Kernsegmente (Chromosomen), abgeteilt (Fig. 17 V). Zu beiden Seiten des Kernpaares treten zwei Centrosomen auf, welche wahrscheinlich durch Teilung vom Centrosom des Samenkerns abstammen. Nach einiger Zeit verlieren Ei- und Samenkern ihre Abgrenzung gegen den Dotter, in welchen die so frei gewordenen zwei Paar Chromosomen 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. 17 VI).

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

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

2. Beide Kerne ergänzen sich infolge ihrer Vereinigung bei der Befruchtung wieder zu einem Vollkern, nachdem zuvor bei der Reife sowohl in der Ei- wie in der Samenzelle die Masse des Chromatins und die Zahl der Kernsegmente auf die Hälfte eines Normal- oder Vollkerns reduziert worden ist. Oder in anderen Worten ausgedrückt: Durch die Bildung zweier Polzellen beim unreifen Ei und durch die zweimalige, ohne dazwischentretende Ruhepause erfolgende Teilung der Samennutterzellen wird in einfachster Weise verhindert, daß durch die im Befruchtungsakt erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summierung der Chromatinmasse und der Kernsegmente auf das Doppelte des für die betreffende Tierart geltenden Normalmaßes herbeigeführt wird.

3. Parthenogenetische Eier erfahren keine Reduktion der Kernsubstanz, da bei ihnen die Bildung der zweiten Polzelle unterbleibt (S. 21); sie bedürfen daher der Befruchtung nicht.

4. Die Kernsegmente der ersten Teilspindel 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 Kernteilung die vier Segmente sich der Länge nach spalten und dann nach den zwei Centrosomen zu auseinanderweichen, bilden sich zwei Gruppen von vier Tochterschleifen, von denen zwei männlicher und zwei 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 Furchungsprozeß entsteht (s. Kapitel III), genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt wird.



Fig. 26. Samenkörper von *Ascaris megaloccephala*. Nach VAN BENEDEEN.

k Kern, b Basis des Kegels, mit welchem die Anheftung am Ei erfolgt. f Dotterkonkrement, Glanzkörper.

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 Bestandteilen des Keimbläschens (Chromosomen usw.) entwickelt sich eine Kernspindel (Polspindel oder Richtungsspindel).

3. Bei der Bildung der Polspindel ordnen sich die Chromosomen des Keimbläschens in charakteristischer Weise in „Vierergruppen“ 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 Knospungsprozeß zwei Polzellen (Richtungskörper) aus.

5. Beim zweiten Knospungsprozeß 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 vier Chromosomen jeder Vierergruppe so verteilt, daß jede der drei Polzellen und das reife Ei ein Chromosom einer Vierergruppe erhält.

7. Beim Reifeprozeß wird die chromatische Substanz des Keimbläschens geviertelt (Reduktionsteilung), anstatt wie bei einer gewöhnlichen Zellteilung halbiert zu werden.

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 megaloccephala* nachzuweisen ist.

11. Der Eireife läßt sich eine Samenreife gegenüberstellen.

12. Bei der Befruchtung dringt in ein gesundes Ei nur ein einziger Samenfaden ein (Bildung eines Empfängnishügels, Abhebung der Dotterhaut). *Wahrnehmung des Spermatozoen*

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

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

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

16. Die infolge des Reifeprozesses in ihrer chromatischen Substanz reduzierten Kerne oder Halbkerns werden durch ihre Vereinigung bei der Befruchtung wieder zu Vollkernen.

17. Der Reifeprozeß läßt sich daher als eine Vorbereitung für die nachfolgende Befruchtung bezeichnen.

18. Die Befruchtung des Eies findet bei einem Teil der Tiere erst nach vollständigem Ablauf der Eireife statt, bei einem anderen Teil dagegen wird sie schon bei dem ersten Eintritt der Eireife eingeleitet, so daß beide Erscheinungsreihen ineinander greifen.

19. Befruchtungstheorie. Die Befruchtung besteht in der Vereinigung der Substanzen zweier Zellkerne, die von einer männlichen und einer weiblichen Zelle abstammen.

Drittes Kapitel.

Der Furchungsprozeß 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. 27); sie vermehrt sich durch Teilung in 2, 4, 8, 16, 32, 64 Tochterzellen und so fort in geometrischer Progression, bis ein kugeliger Haufen vieler, immer kleiner werdender Teilstücke entstanden ist. Die auf die Befruchtung folgende Vermehrung des Eies in Embryonalzellen nennt man gewöhnlich anstatt Teilungsprozeß, was die richtigere Bezeichnung wäre, den Furchungsprozeß. Der Name rührt von den ersten Entdeckern des Vorganges, PRÉVOST und DUMAS

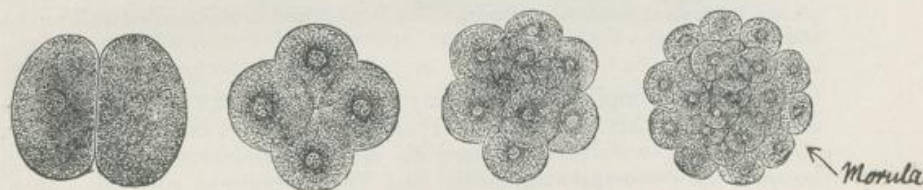


Fig. 27. Verschiedene Stadien des Furchungsprozesses. Nach GEGENBAUR.

her. Die beiden französischen Forscher glaubten nämlich, als sie die Entwicklung des Froscheies bei Lupenvergrößerung untersuchten, daß infolge der Einwirkung der Samenflüssigkeit die Oberfläche des Eies durch immer zahlreicher werdende Furchen in größere und kleinere Bezirke zerlegt werde. Daß die Furchen sich in die Tiefe fortsetzen und die 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 durch bessere 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 Teilungsprozeß des Eies kann man zwei Gruppen von Veränderungen unterscheiden, solche, die sich an dem Kern, und solche, die sich an dem Protoplasmakörper abspielen. Was die erste betrifft, so sei nur kurz erwähnt, daß vor der Teilung der bläschenförmige Kern, wie es bei jeder Zellvermehrung geschieht, in Karyokinese ein-

tritt (s. hierüber die Lehrbücher der Histologie), daß er sich in eine Spindel (Fig. 28) umwandelt und daß hierbei seine verschiedenen Substanzen in komplizierter Weise in zwei Hälften zerlegt werden, welche sich trennen, auseinanderrücken und zuletzt die Grundlage für zwei bläschenförmige Tochterkerne abgeben (Fig. 30).



Fig. 28.

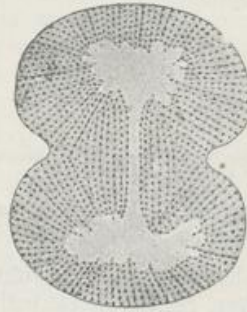


Fig. 29.

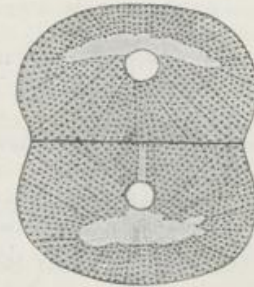


Fig. 30.

Fig. 28. Kernfigur eines Eies von *Strongylocentrotus*, 1 Stunde 20 Min. nach der Befruchtung. Ei mit Reagentien behandelt. Nach HERTWIG.

Fig. 29. Ei eines Seeigels im Moment der Teilung. Eine Ringfurchung schneidet in den Dotter ein und halbiert ihn in einer Ebene, welche rechtwinkelig die Mitte der Kernachse und die Längsachse der Hantelfigur schneidet.

Fig. 30. Ei eines Seeigels nach der Zweiteilung. In jedem Teilprodukt ist ein bläschenförmiger Tochterkern entstanden. Die strahlige Anordnung des Protoplasma beginnt undeutlich zu werden. Die Figg. 29 und 30 sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet. Nach HERTWIG.

An die komplizierte Zerlegung der Kernsubstanz schließt sich alsdann die einfachere Teilung des Protoplasmakörpers oder des Eidotters an. Zur Zeit, wo sich im Innern die Kernspindel ausgebildet hat, und wo sich die Chromosomen in die zwei Tochtergruppen getrennt haben, wird an der Oberfläche des Eies eine Ringfurchung sichtbar (Fig. 29), 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 zwei 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 aneinander, in der Gegend der Mitte der Kernspindel, welche zu allerletzt durchgeschnürt wird. Nach Beendigung der Teilung aber legen sie sich bald wieder mit ihren Teilungsflächen in ganzer Ausdehnung dicht aneinander und platten sich hier gegenseitig so ab, daß eine jede nahezu einer Halbkugel gleicht (Fig. 30).

Bei kleineren, dotterarmen Eiern läßt sich während des zweiten und dritten Furchungsstadiums ein streng gesetzmäßiges Verhalten in der Richtung, welche die sich bildenden Teilungsebenen zueinander einhalten, leicht erkennen. Es halbiert nämlich stets die zweite Ebene die erste und schneidet sie rechtwinkelig, 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 Teilungsebenen 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 Äquator parallel verlaufen und daher den Breitengraden der Erdkugel in ihrer Richtung entsprechen, Latitudinalfurchen zu nennen. Teilebenen endlich, welche der Oberfläche des Eies parallel gerichtet sind und demnach ein oberflächlich gelegenes von einem mehr zentral befindlichen Teilstück trennen, können tangentielle heißen.

Die streng gesetzmäßige und regelmäßige Stellung, welche die drei ersten Teilebenen zueinander einhalten, wird durch ein Wechselverhältnis bedingt, in welchem Kern und Protoplasma zueinander stehen. Hierbei sind folgende zwei Regeln zu beachten: 1. Die Teilungsebene halbiert stets rechtwinkelig die Achse der Spindel. 2. Die Achse der Kernspindel steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältnis zur Form und Differenzierung des sie umhüllenden protoplasmatischen Körpers, und zwar so, daß die beiden Pole des Kerns sich in der Richtung der größten Protoplasamassen einstellen. So kann z. B. in einer Kugel, in welcher das Protoplasma gleichmäßig verteilt ist, die zentral 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 Teilung abgelaufen ist, eine Halbkugel. Nach unserer Regel kann die Tochterspindel sich nicht vertikal 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 Oktanten zerlegt wird.

Von dem eben geschilderten Teilungsvorgang gibt es einige wichtige Abweichungen, die zwar die feineren, auf den Kern sich beziehenden Vorgänge unberührt lassen, aber die Form der Teilstücke 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 Verteilung. Man kann die hierdurch bedingten Formen des Furchungsprozesses, obwohl sie durch Übergänge verbunden sind, zweckmäßigerweise in zwei Abteilungen, und jede Abteilung in zwei Unterabteilungen sondern.

Zu der ersten Abteilung rechnet man solche Eier, welche durch den Teilungsprozeß vollständig zerlegt werden. Man bezeichnet daher die Teilung 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 Teilung.

Der totalen stellt man die partielle Teilung gegenüber. Sie findet sich bei Eiern, welche mit sehr reichlichem Dottermaterial versehen und daher von beträchtlicher Größe sind, und bei welchen gleich-

zeitig die schon früher beschriebene Sonderung in einen aus Bildungsdotter und in einen aus Nahrungsdotter bestehenden Teil deutlich eingetreten ist. Hier erfährt nun bloß der Bildungsdotter einen Zerklüftungsprozeß, während die Hauptmasse des Eies, der Nahrungsdotter, ungeteilt und von den embryonalen Entwicklungsvorgängen im ganzen unberührt bleibt; daher der Name teilweise oder partielle Teilung. Sie zerfällt wieder in die beiden Untertypen der diskoidalen und der superfiziellen Teilung, je nachdem der Bildungsdotter als Scheibe dem Nahrungsdotter aufliegt oder ihn als dicke Rindenschicht umhüllt. REMAK hat die Eier, die sich total teilen, als holoblastische, dagegen die Eier mit partieller Teilung als meroblastische bezeichnet.

Wir können daher folgendes Teilungsschema aufstellen:

I. Typus. Totale Teilung	}	holoblastische Eier <i>holoblastische Eier</i>
a) äquale		
b) inäquale	„	<i>inägung blastische Kern</i>
II. Typus. Partielle	}	meroblastische Eier <i>meroblastische Eier</i>
a) diskoidale		
b) superfizielle	„	<i>superfizielle</i>

Erster Typus.

a) Die totale äquale Teilung. *äquale Eier*

Der Typus der äqualen Teilung, mit deren Merkmalen wir schon in den einleitenden Betrachtungen zu diesem Kapitel bekannt geworden sind (Fig. 27), ist am häufigsten bei den Wirbellosen anzutreffen. Unter den Wirbeltieren wird er nur bei Amphioxus und bei den Säugetieren beobachtet. Da indessen bei ihnen schon frühzeitig geringe Verschiedenheiten in der Größe der Embryonalzellen hervortreten, sind mehrere Forscher veranlaßt worden, auch die Teilung des Eies von Amphioxus und den Säugetieren als inäquale oder adäquale 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 Teilstücken noch zentral liegt, und weil die einzelnen Teilungsarten überhaupt nicht scharf abzugrenzen, sondern durch Übergänge verbunden sind.

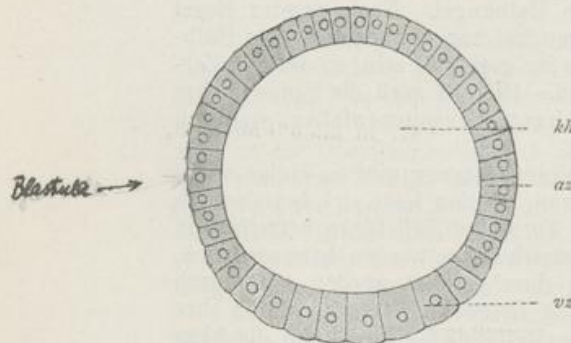


Fig. 31. Keimblase des Amphioxus.
Nach HATSCHKE. hh Keimblasenhöhle,
az animale, vz vegetative Zellen.

Innern des Keimes eine kleine Höhle aus dadurch, daß die Zellen sich abrunden, ein wenig auseinanderweichen und Flüssigkeit nach innen absondern. Im weiteren Verlauf der Teilung beginnt die Keimhöhle oder, wie sie früher genannt wurde, die Furchungshöhle sich mehr und mehr auszuweiten und bei Amphioxus (Fig. 31) und den Säugetieren sogar von sehr ansehnlichen Dimensionen zu werden, wodurch die Oberfläche der ganzen Keimform natürlich in entsprechendem Maße vergrößert wird.

Gewöhnlich bildet sich schon nach den ersten Teilungen im

Man hat den aus dem Ei durch Teilung entstehenden Zellhaufen, je nachdem es sich um die ersten oder späteren Stadien handelt, als Maulbeerkugel (Morula, Fig. 27, letztes Stadium) und als Keimblase (Blastula, Fig. 31) unterschieden. Von einer Morula (Fig. 27) 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 aneinander liegen 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 Teilungsprozesses 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 Schicht, wie vorstehende Figur von der Keimblase des Amphioxus lehrt (Fig. 31), an der Oberfläche an, schließen, wo sie seitlich aneinandergrenzen, 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.

b) Die totale, inäquale Teilung. *Kelkcellula an der Oberfläche des Eies*

Die zweite Form der totalen Eiteilung wird unter den Wirbeltieren bei den Cyclostomen, bei einzelnen Ganoiden (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 pigmentierte oder animale Hälfte unter Aufquellung der Gallerthülle nach oben, weil sie mehr Protoplasma und kleinere Dotterplättchen enthält und leichter als die vegetative Hälfte ist. Die Ungleichmäßigkeit in der Verteilung der verschiedenen Dotterbestandteile bedingt auch eine veränderte Lage des Furchungskerns. Während dieser in allen Fällen, in denen die Reservestoffe gleichmäßig verteilt sind, eine zentrale Lage einnimmt, rückt er überall, wo sich das Ei aus einer an Dottermaterial reicherer und aus einer an Protoplasma reicherer Hälfte zusammensetzt, in das Bereich der letzteren hinein. Beim Froschei findet man ihn daher in der pigmentierten, nach oben gelegenen Hemisphäre.

Wenn sich hier der Kern zur Teilung anschickt, kann sich seine Achse nicht mehr in jedem beliebigen Radius des Eies einstellen; infolge der ungleichmäßigen Verteilung des Protoplasma im Eiraum steht er unter dem Einfluß des protoplasmareicherer, pigmentierten Teils des Eies, welcher wegen seiner geringeren spezifischen Schwere wie eine Kalotte dem an Dotterplättchen reicherer Teil aufliegt und auf ihm horizontal ausgebreitet ist. In einer horizontalen Protoplasmascheibe aber kommt die Kernspindel nach den früher (S. 35) angegebenen Regeln horizontal zu liegen (Fig. 32 *sp*); mithin muß die Teilungsebene sich in vertikaler 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 dem die Bewegungserscheinungen bei der Teilung ausgehen. Die Furche vertieft sich langsam nach abwärts und schneidet nach dem vegetativen Pole zu durch.

Schuldaschümpfer

Durch den ersten Teilungsakt erhalten wir zwei Halbkugeln (Fig. 34, 2), von denen eine jede aus einem protoplasmareicheren, nach oben gerichteten und aus einem nach abwärts gekehrten, protoplasmärmeren Quadranten zusammengesetzt ist. Dadurch wird die Lage des Kerns, wenn er sich zur zweiten Teilung 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 Teilungsebene ist daher lotrecht, wie die erste, und schneidet diese rechtwinkelig.

Nach Ablauf der zweiten Teilung besteht das Amphibienei aus vier Quadranten (Fig. 34, 4), die durch vertikale Teilungsebenen voneinander getrennt sind und zwei ungleichwertige Pole besitzen, einen protoplasmareicheren, leichteren, nach oben gerichteten und einen dotterreicheren, schwereren, nach abwärts gekehrten. Beim äqual sich teilenden Ei sahen wir, daß auf dem dritten Teilungsstadium die Achse der Kernspindel sich parallel zur Längsachse des Quadranten einstellt. Das ist

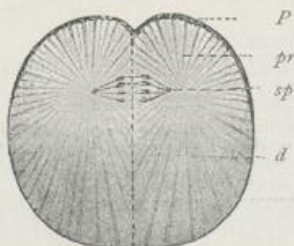


Fig. 32.

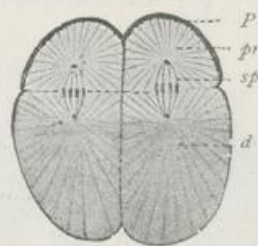


Fig. 33.

Fig. 32 u. 33. Schema der Teilung des Froscheies.

Fig. 32. Erstes Teilungsstadium. Fig. 33. Drittes Teilungsstadium. Die vier Teilstücke des zweiten Teilungsstadiums beginnen durch eine Äquatoralfurche in acht Stücke zu zerfallen. *P* pigmentierte Oberfläche des Eies am animalen Pol; *pr* protoplasmatischer, *d* dotterreicher Teil des Eies; *sp* Kernspindel.

auch hier in einer etwas modifizierten Weise der Fall. Wegen des größeren Protoplasmareichtums der oberen Hälfte des Quadranten kann die Spindel nicht wie beim äqual sich furchenden Ei in die Mitte zu liegen kommen, sondern muß dem animalen Pole des Eies mehr genähert sein (Fig. 33 *sp*). Ferner steht sie genau vertikal, da die vier Quadranten des Amphibieneies wegen der ungleichen Schwere ihrer beiden Hälften im Raume fest orientiert sind. Infolgedessen muß jetzt die dritte Teilungsebene eine horizontale werden, ferner muß sie oberhalb des Äquators der Eikugel mehr oder minder nach ihrem animalen Pole zu gelegen sein (Fig. 34, 8). Die Teilprodukte sind von sehr ungleicher Größe und Beschaffenheit und sind der Grund, warum man diese Form der Furchung als eine inäquale bezeichnet hat. Die vier nach oben gelegenen Segmente sind kleiner und dotterärmer, die vier unteren viel größer und dotterreicher; nach den Polen, denen sie zugekehrt sind, werden sie als animale und als vegetative Zellen unterschieden.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird der Unterschied zwischen den animalen und den vegetativen Zellen immer größer, da die Zellen sich um so rascher und häufiger teilen, je protoplasmareicher sie sind.

Auf dem vierten Stadium werden zuerst die vier oberen Segmente durch meridionale, vertikale Furchen in acht zerlegt; erst nach einiger Zeit zerfallen in derselben Weise auch die vier unteren, so daß jetzt das Ei aus acht kleineren und acht größeren Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 34, 16). Nach einer kurzen Ruhepause teilen sich zuerst die acht oberen Segmente abermals, und zwar jetzt durch eine latitudinale Furche, und etwas später zerlegt eine ähnliche Furche auch die acht unteren Segmente (Fig. 34, 32). In gleicher Weise zerfallen die 32 Segmente in 64 (Fig. 34, 64).

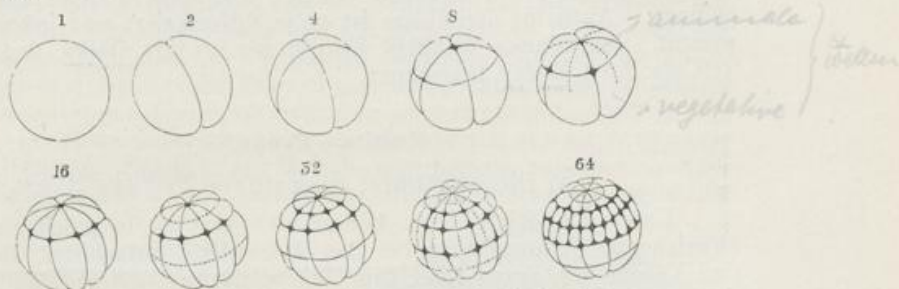


Fig. 34. Furchung des Eies von *Rana temporaria*. Nach ECKER.
Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Anzahl der in dem betreffenden Stadium vorhandenen Segmente an.

Auf den nun folgenden Stadien werden die Teilungen in der animalen Hälfte der Eikugel noch mehr als in der vegetativen beschleunigt. Während die 32 animalen Zellen durch zwei rasch aufeinander folgende Teilungen schon in 128 Stücke zerlegt sind, findet man in der unteren Hälfte noch 32 Zellen, die in Vorbereitung zur Teilung begriffen sind. So kommt es, daß als Endresultat des Teilungsprozesses eine Morula mit ganz ungleichwertigen Hälften entsteht, mit einer nach oben gelegenen, animalen Hälfte aus kleinen, pigmentierten 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 von BALFOUR und von RABL formuliertes Gesetz aufstellen, daß die Schnelligkeit der Teilungen proportional ist der Konzentration des im Teilungsstück befindlichen Protoplasma. Protoplasmareiche Zellen teilen sich rascher als solche, die mit viel Dottermaterial beladen sind.

Schon auf dem Stadium der Achteilung ist eine ganz kleine Keimhöhle durch Auseinanderweichen der acht Stücke entstanden. Sie vergrößert sich von da an in gleichem Schritt mit der Vermehrung der Zellen. Infolge der ungleichen Größe der letzteren kommt sie aber hier im Unter-

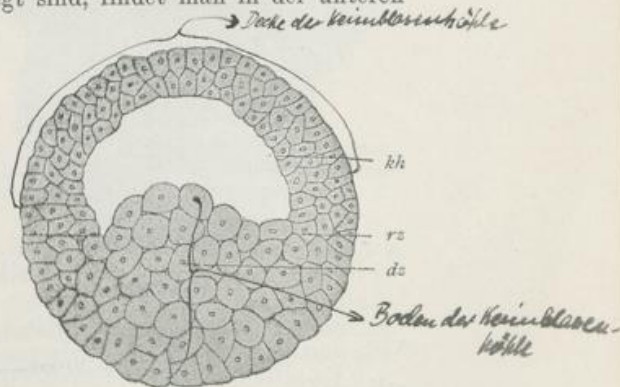


Fig. 35. Keimblase von *Triton taeniatus*.
hh Keimblasenhöhle, ds dotterreiche Zellen, rz Randzone.

schied zu den äqual sich teilenden Eiern exzentrisch näher an dem animalen Pol der Morula zu liegen. Dementsprechend ist dann später auch die Keimblase abgeändert (Fig. 35). Ihre Wand, die gewöhnlich aus mehreren Lagen von Zellen aufgebaut 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 dick, daß von hier ein Höcker, der aus großen Dotterzellen zusammengesetzt ist, in die Keimblasenhöhle weit vorspringt, sie nicht unerheblich einengt und ihre exzentrische Lage bedingt. Auch die Keimblase ist polar differenziert und inäqual entwickelt. Den dünnen Wandteil können wir als ihre Decke, den dicken Teil als ihren Boden bezeichnen.

Zweiter Typus.

a) Die partielle, diskoidale Teilung. *Teilung der Eizelle*

Unter den Wirbeltieren kommt der jetzt zu besprechende, sehr abweichende Teilungstypus bei den Teleostiern, Selachiern, Reptilien und Vögeln vor, deren Eier, zum Teil wenigstens, die größten Dimensionen erreichen und den höchsten Gehalt an Deutoplasma aufweisen.

Für die Darstellung der diskoidalen Furchung bietet uns das Hühnerei ein klassisches Beispiel. An ihm läuft der gesamt Furchungsprozeß noch innerhalb der Eileiter in dem Zeitraum ab, in welchem der Dotter mit einer Eiweißhülle und einer Kalkschale umgeben wird; er

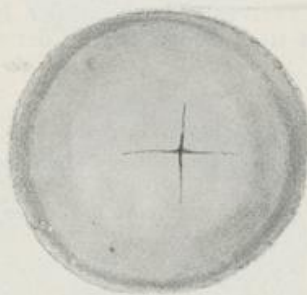


Fig. 36.

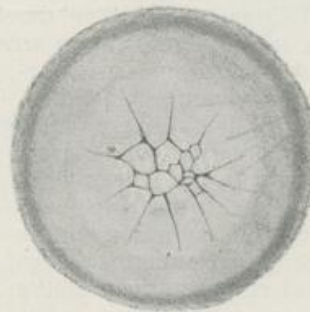


Fig. 37.

Fig. 36. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vier Segmenten. Nach KÖLLIKER.

Fig. 37. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit 11 Segmenten. Nach KÖLLIKER.

ist ganz und gar auf die aus Bildungsdotter bestehende Keimscheibe beschränkt, so daß der größte Teil des Eies, welcher den Nahrungsdotter enthält, ungeteilt bleibt und später in ein Anhängsel des Embryo, den sogenannten Dottersack, eingeschlossen und allmählich als Nahrungsmaterial aufgebraucht wird. Wie beim Froschei die pigmentierte animale Hälfte, so schwimmt auch beim Hühnerei, mag man es wenden, wie man will, die Keimscheibe obenauf, da sie der leichtere Teil ist. Wie beim Froschei die zwei ersten Teilungsebenen vertikale sind und am animalen Pole beginnen, so treten auch beim Hühnerei (Fig. 36) in der Mitte der Scheibe eine erste und eine zweite meridionale Furche

auf, schneiden sich unter rechtem Winkel und dringen von oben her in vertikaler Richtung in die Tiefe. Während aber beim Froschei die erste Teilungsebene bis zum entgegengesetzten Pole durchschneidet, teilt sie beim Hühnerei nur die Keimscheibe in zwei gleiche Segmente, welche mit breiterer Basis der ungeteilten Dottermasse aufsitzen und dadurch noch untereinander in Substanzverbindung stehen. Hierauf wird jedes der vier Segmente noch einmal von einer mehr in meridionaler Richtung verlaufenden Furche halbiert. Die so entstandenen Teilstücke entsprechen Kreisabschnitten, die im Zentrum der Keimscheibe mit spitzen Enden zusammenstoßen und mit ihren breiten Enden nach der Peripherie gewandt sind. Von jedem der Segmente wird dann die Spitze durch eine dem Äquator der Eikugel parallel gerichtete, also latitudinale Furche abgetrennt. Hierdurch entstehen zentral gelegene, kleinere und größere, periphere Teilstücke (Fig. 37). Indem von nun an meridionale und latitudinale Furchen gewöhnlich alternierend auftreten, zerfällt die Keimscheibe in immer zahlreichere Stücke, welche so angeordnet

sind, daß die kleineren im Zentrum der Scheibe, also unmittelbar am animalen Pole, die größeren nach der Peripherie zu liegen (Fig. 38). Die letzteren werden als Randsegmente bezeichnet; sie sind in der Peripherie von der ungeteilten Dottermasse nicht abgegrenzt. Voneinander werden sie durch frei auslaufende meridionale Furchen getrennt. Ihre Anzahl im Umkreis der Keimscheibe nimmt mit der fortschreitenden Furchung kontinuierlich zu, indem die auf früheren Stadien großen und wenigen Randsegmente durch immer neu auftretende meridionale Furchen fortwährend ihrer Länge nach halbiert werden (vgl. Fig. 37

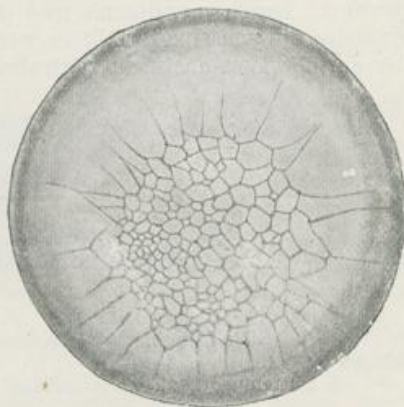


Fig. 38. Keimscheibe eines Hühnereies aus dem Uterus mit vielen Randsegmenten. Nach KÖLLIKER.

u. 38). Dabei werden gleichzeitig von ihren polwärts gerichteten, spitzen Enden durch latitudinale Furchen kleine Stücke abgetrennt. Auf diese Weise erhält der von den Randsegmenten wie von einem Strahlenkranz eingeschlossene, kleinzellige Bezirk der Keimscheibe fortwährend an seinem Rande einen neuen Zuwachs und breitet sich in der Fläche weiter aus.

Eine eingehendere Besprechung verlangt jetzt noch das Verhältnis, in welchem die bisher nur nach der Oberflächenansicht beschriebenen Furchungsstücke zu der darunter liegenden Dottermasse stehen. — Eine Zeitlang hängen die ersten 16 Segmente nach innen zu mit der tieferen, ungeteilten Schicht der Keimscheibe kontinuierlich zusammen; sie sind nur seitlich durch die an der Oberfläche sichtbaren Furchen voneinander abgegrenzt. Dies ändert sich erst vom fünften Teilstadium an. In den kleineren zentralen Segmenten der Scheibe stellen sich jetzt die Kerne, bei ihrer Umwandlung in Spindeln, in der Richtung des Eiradius ein, so daß die Teilebenen sich tangential zur Oberfläche des Eies ausbilden und zwei Teilstücke voneinander sondern müssen, von denen das eine nach außen, das andere nach innen gelegen ist. Das erstere ist allein allseitig als Embryonalzelle isoliert, das letztere

dagegen hängt wieder an seiner Basis, wie vorher das ganze Segment, mit der ungeteilten Dottermasse zusammen. Mit dem Auftreten tangentialer Teilebenen 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. 39).

Der ganze Vorgang, welcher für den Furchungsprozeß 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. 39) gibt einen Durchschnitt durch eine schon ziemlich weit abgefurchte Vogelkeimscheibe. Links sieht man ein noch relativ großes Randsegment (*a*), das 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 zentralwärts begann, das Segment (*b*) durch eine latitudinale Furchung abgetrennt, aber dabei den Zusammenhang mit dem Dotter noch bewahrt. Durch meridionale und durch latitudinale Furchungen, die miteinander abwechseln, zerfällt es weiterhin in kleinere Stücke, etwa von der Form, wie es das mehr zentralwärts gelegene und daher schon etwas

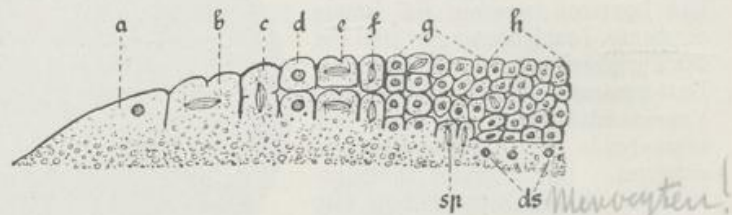


Fig. 39. Die Abfurchung der Keimscheibe eines meroblastischen Eies in einem Schema dargestellt.

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

ältere Segment (*c*) zeigt. In diesem hat sich die Kernspindel in der Richtung des Eiradius eingestellt, so daß jetzt durch eine tangentiale Teilebene eine allseitig abgegrenzte oberflächliche und eine darunter gelegene Hälfte gebildet werden, was in den mehr zentral gelegenen Zellreihen (*d*, *e*, *f*) schon eingetreten ist. Durch Teilebenen, 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 übereinander liegen. Dabei haben die untersten Stücke (von *d*—*g*) immer noch, wie die Randsegmente, ihren Zusammenhang mit dem Dotter bewahrt.

Den Prozeß, welcher darin besteht, daß sich bei der Teilung von Segmenten, die am Rande der Keimscheibe und an der unteren Fläche 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 protoplasmaarmen Nahrungsdotters erreicht ist. Jetzt kommt es zu einer schärferen Sonderung zwischen Keimscheibe und Dottermaterial. Ferner bleiben bei den letzten in tangentialer Richtung erfolgenden Zellabschnürungen Kerne in größerer Anzahl in der

Grenzschicht des unter der Keimscheibe ausgebreiteten Nahrungsdotters zurück (Fig. 39ds u. Fig. 40). Eingebettet in einen Hof von Protoplasma (Fig. 40), 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 zentrale Teil, weil er sich früher abgrenzt und gewöhnlich ärmer an Kernen ist, als zentrales Syncytium von einem kernreicheren, an der Peripherie der Keimscheibe ausgebreiteten Randsyncytium (Periblast, AGASSIZ und WHITMAN) unterschieden (Fig. 40 A u. B).

Die im Syncytium eingeschlossenen Kerne vermehren sich noch eine Zeitlang durch direkte Teilung; dann erleiden sie im Dotter eigentümliche Veränderungen in ihrer Struktur, erreichen oft, besonders in dem Ei der Teleostier (Fig. 40 B), eine nicht unbeträchtliche Größe, werden stark gelappt und scheinen nur noch einer amitotischen

Vermehrung (ZIEGLER) fähig zu sein. An der Bildung der Keimblätter, mithin auch an der Bildung des embryonalen Körpers, nehmen sie weiter keinen Anteil 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 Huhns und des Frosches bedient haben, so ist es nicht schwer, die erste von der zweiten 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 Verteilung der Eisubstanzen und die Veränderung in der Lage des Furchungs-

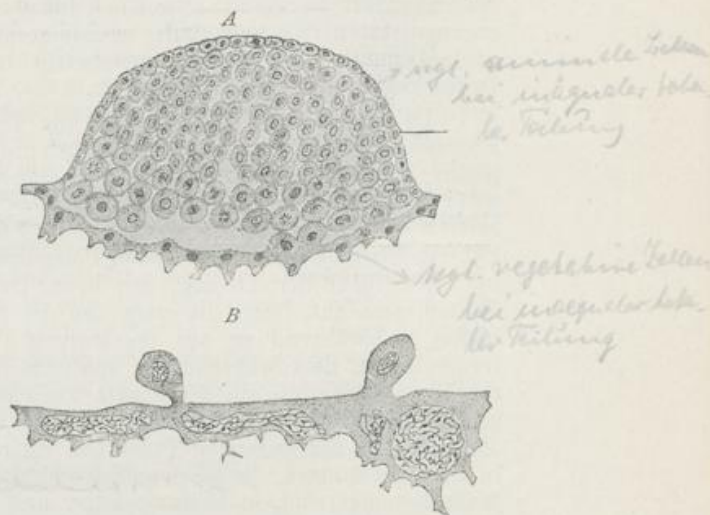


Fig. 40. A Keimscheibe und unter ihr gelegenes Dottersyncytium vom Lachs. Nach HOFFMANN. Vergr. 35:1. B Ein Stück Syncytium, stärker vergrößert.

Außer den großen Merocyten sieht man zwei nach der nicht mit abgebildeten Keimscheibe vorspringende Zellen, von denen es strittig ist, ob sie vom Dottersyncytium abgefurcht werden oder sekundär mit ihm verschmelzen.

*Merocyten sind
abgebildet im
Syncytium*

kernes. Der beim Froschei noch in einem Übergangsstadium befindliche Differenzierungsprozeß ist beim Hühnerei zu Ende geführt. Die dort schon am animalen Pole reichlicher angesammelte protoplasmatische Substanz hat sich hier noch in höherem Grade konzentriert und hat sich damit zugleich als eine den Furchungskern einschließende Scheibe von dem Nahrungsdotter abgesetzt (Fig. 6). Dieser, in ungeheurer Menge am entgegengesetzten Pole angehäuft, ist infolge der Sonderung relativ arm an protoplasmatischer Substanz, welche die Lücken zwischen den großen Dotterkugeln nur spärlich ausfüllt.

Da nun beim Teilungsprozeß die Bewegungserscheinungen vom Protoplasma und vom Kern ausgehen, das Deutoplasma sich aber passiv verhält, so kann bei den meroblastischen Eiern die aktive Substanz die passive nicht mehr bewältigen und mit in Stücke zerlegen. Schon beim Froschei (Fig. 32 u. 33) macht sich ein Übergewicht des animalen Poles beim Furchungsprozeß bemerkbar; in seinem Bereich liegt der Kern, treten die Strahlenfiguren des Protoplasma auf, fängt die erste und die zweite Teilungsebene sich zu bilden an, während sie am vegetativen Pole zuletzt durchschneidet; ferner laufen dort während der späteren Stadien die Teilungsprozesse rascher ab, so daß ein Gegensatz zwischen kleineren, animalen und größeren, vegetativen Zellen entsteht (Fig. 34). Beim Hühnerei hat das Übergewicht des animalen Poles das Extrem erreicht; die Sonderung in zwei Substanzen, die an dem Entwicklungsprozeß in sehr ungleichem Maße beteiligt sind, in Bildungsdotter und Nahrungsdotter, ist auf das schärfste durchgeführt. Die Teilungsfurchen beginnen nicht nur am animalen Pole, sondern bleiben auch auf den an ihn angrenzenden Bezirk beschränkt (Fig. 36—39). Auf der einen Seite erhalten wir so eine Scheibe aus kleinen animalen Zellen (Fig. 39 u. 40A), auf der anderen Seite eine mächtige, ungeteilte Dottermasse, welche den vegetativen Zellen des

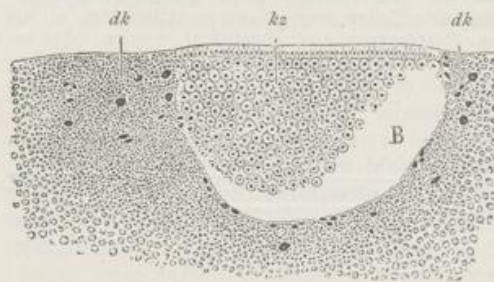


Fig. 41. Medianschnitt durch eine Keimblase von *Pristiurus*. Nach RÜCKERT.
B Keimblasenhöhle, dk Dotterkerne, kz Keimzellen.

Froscheies entspricht. Die in der Peripherie und unter der Keimscheibe zerstreuten Dotterkerne (Fig. 39 ds und 40A u. B) sind den Kernen der vegetativen Zellen des Froscheies gleichwertig.

Auch bei den meroblastischen Eiern mit Keimscheibe läßt sich eine Art von Keimblasenstadium unterscheiden (Fig. 41). Denn bald treten zwischen der untersten Lage der Embryonalzellen und dem zentralen Dottersyncytium kleine, mit gelösten Albuminaten erfüllte Spalträume auf, fließen untereinander zusammen und bilden je nach der Tierart eine bald kleinere, bald größere Keimhöhle (B). Die Blastula hat hier das Eigentümliche, daß nur ein sehr kleiner Teil ihrer Wand, die Keimscheibe, aus Zellen besteht, während der übrige außerordentlich verdickte Teil der Blasenwand Nahrungsdotter ist. Jener ist der Decke, dieser dem Boden der Froschkeimblase zu vergleichen.

Keimblase

b) Die partielle, superfizielle Teilung.

Die zweite Unterart der partiellen Furchung wird im Stamm der Arthropoden häufig beobachtet; sie tritt namentlich bei Eiern auf, bei denen eine zentral gelegene Masse von Nahrungsdotter von einer Rindenschicht von Bildungsdotter eingeschlossen ist. Mannigfache Variationen sind hier möglich, so wie sich auch Übergänge 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 teilt er sich in zwei Tochterkerne, ohne daß eine Teilung der Eizelle auf dem Fuße folgt (Fig. 42). Die Tochterkerne teilen sich wieder in 4, diese in 8, 16, 32 Kerne und so weiter, während das Ei als Ganzes immer noch ungeteilt bleibt (Fig. 42 A). Später rücken die Kerne auseinander, wandern zum größten Teil allmählich an die Oberfläche empor und dringen in die protoplasmatische Rindenschicht ein, wo sie sich in gleichmäßigen Abständen voneinander anordnen. Erst von diesem Moment an beginnt die Rindenschicht in so viele Zellen zu zerfallen, als Kerne in ihr liegen, während der zentrale Dotter ungeteilt bleibt (Fig. 42 B u. C). Dieser 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 Wirbeltiere, einzelne Dotterkerne, in Protoplasma eingehüllt (Merocyten), zurück.

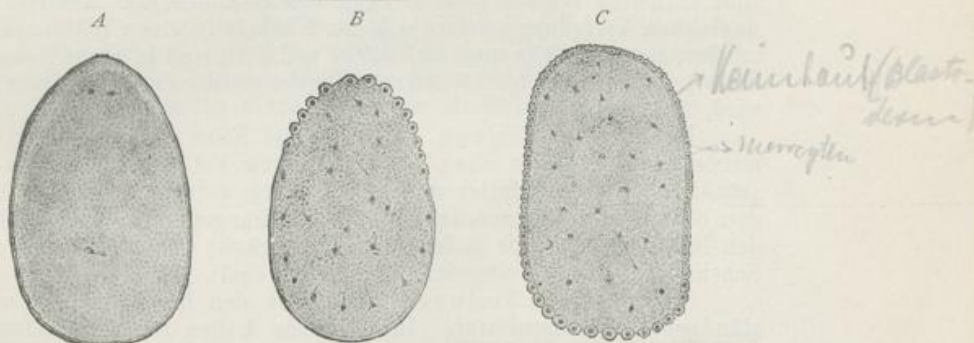


Fig. 42. Superfizielle Furchung des Insekteneies (*Pieris crataegi*). Nach BOBRETZKY.

A Teilung des Furchungskernes. B Heraufrücken der Kerne zur Bildung der Keimhaut (Blastoderm). C Bildung der Keimhaut.

Über die im zweiten und dritten Kapitel besprochenen Vorgänge, über die Reifung, Befruchtung und Teilung des Eies, fehlen bis jetzt alle Beobachtungen beim Menschen. Es kann uns dies nicht überraschen, da es vom Zusammentreffen vieler glücklicher Zufälle abhängen würde, in den Besitz eines derartigen Stadiums zu gelangen und es für mikroskopische Untersuchung gut zu konservieren. Nach den Kenntnissen aber, die wir an anderen Säugetieren gewonnen haben, kann es nicht zweifelhaft sein, daß normalerweise die Eier in der Ampulle des Eileiters, die eine Art *Receptaculum seminis* darstellt, befruchtet werden, daß sie während des Furchungsprozesses durch die Flimmerbewegung des Epithels der Schleimhaut in die Uterushöhle getrieben werden und sich dort festsetzen, wie es später (Kap. VIII, 2. Absatz) beschrieben werden wird.

Repetitorium zu Kapitel III.

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

2. Die Zerlegung des Eihaltens in Teilstücke erfolgt bei den einzelnen Tierarten in einer verschiedenen Weise, was von der ursprünglichen Organisation der Eizelle, besonders von der Anordnung und Verteilung des Protoplasma und des Deutoplasma abhängt.

3. Schema der verschiedenen Arten der Eiteilung:

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

Äquale Teilung. Sie findet sich bei Eiern mit geringem und gleichmäßig verteiltem Deutoplasma (isolecithal); durch den Teilungsprozeß entstehen im ganzen gleichgroße Teilstücke (Amphioxus, Säugetiere).

Inäquale Teilung. Sie tritt bei Eiern ein, bei denen das Deutoplasma reichlicher entwickelt und nach dem vegetativen Eipole zu konzentriert, der Furchungskern aber dem animalen, protoplasmareicheren Pole genähert ist. Meist vom dritten Teilungsakte an werden die Segmente von ungleicher Größe (Cyclostomen, Amphibien). *Sarividua*

II. Partielle Teilung. (Meroblastische Eier.) Die oft sehr großen Eier enthalten beträchtliche Mengen von Deutoplasma. Infolge seiner ungleichen Verteilung sondert sich der Eihalt in einen Bildungsdotter, an dem sich der Teilungsprozeß allein vollzieht, und in einen Nahrungsdotter, der ungeteilt bleibt und zum Wachstum der Organe aufgebraucht wird.

Diskoidale Teilung. Sie tritt bei Eiern auf, die polar differenziert und dabei in einen am vegetativen Pol angesammelten (polständigen) Nahrungsdotter und in einen den animalen Pol einnehmenden Bildungsdotter gesondert sind. Der Teilungsprozeß bleibt allein auf den Bildungsdotter, die Keimscheibe, beschränkt und liefert eine zellige Scheibe (Selachier, Teleostier, Reptilien, Vögel).

Superfizielle Teilung. Sie findet sich bei Eiern mit mittelständigem Nahrungsdotter. In typischen Fällen teilt sich allein der in der Mitte des Eies gelegene Kern zu wiederholten Malen. Die so entstehenden, zahlreichen Tochterkerne rücken in die den zentralen Nahrungsdotter einhüllende Protoplasmarinde, die darauf in so viele Stücke zerfällt, als Kerne in ihr liegen. Es entsteht eine Keimhaut (viele Arthropoden). *die Kerne im Zentrum erfüllen Spindel. Nicht umgibt*

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

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

Erstes Moment. Die Teilungsebene halbiert stets rechtwinkelig die Achse des sich zur Teilung anschickenden Kerns, die Spindelachse.

Zweites Moment. Die Lage der Spindelachse während der Teilung steht in einem Abhängigkeitsverhältnis zur Form und Differenzierung des umhüllenden Protoplasma.

In einer Protoplasmaugel kann die Achse der zentral gelagerten Kernspindel in der Richtung eines jeden Radius liegen, in einem ovalen

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 verteilten und polständigen Dottermaterials geozentrisch sind und daher eine bestimmte Gleichgewichtslage einnehmen, müssen die beiden ersten Teilungsebenen vertikale und die dritte Teilungsebene eine horizontale, oberhalb des Äquators der Eizelle gelegene sein.

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

7. Die aus dem Teilungsprozeß der Eier zunächst hervorgehenden Embryonalformen werden als Morula (Maulbeerkuigel) 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 aneinander 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 zahlreichen, sehr klein gewordenen Embryonalzellen zusammen, die zu einer Epithelmembran mit glatter Oberfläche verbunden sind.

10. Entsprechend der von Anfang an verschiedenen Organisation der Eier, des dadurch bedingten verschiedenen Verlaufs des Teilungsprozesses (s. Schema), bietet auch das Stadium der Morula und Blastula bei den einzelnen Eiarten charakteristische Modifikationen dar.

*epithelien Membran
nahe Blastula
nah.*

Viertes Kapitel.

Entwicklungsphysiologische Theorien und Experimente.

1. Die Idioplasmatheorie.

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

Durch die Erkenntnis, daß Eier und Samenfäden einfache Zellen der Tierarten 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 aufgeklärt 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 Anlagen für die Hervorbringung einer ganz bestimmten Organismenart besitzen. Mit zwingender Naturnotwendigkeit 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, spezifische Eigenschaften vom Vater. Am deutlichsten tritt dies bei der Bastardzeugung hervor, bei der Verbindung der Geschlechtsprodukte von Individuen, die wegen Unterschieden in ihrer Organisation von den Systematikern zu verschiedenen Varietäten und Rassen einer Art oder zu verschiedenen Arten und Gattungen gerechnet werden. Wenn ein Bastardprodukt neben den Eigenschaften der Tierart, welcher das Ei angehört, auch die diesem ganz fremden Eigenschaften der zweiten Tierart, die als Männchen bei der Zeugung mitgewirkt hat, oft in seltsamer Kombination zeigt und häufig sogar die letzteren noch schärfer als die ersteren hervortreten läßt, so kann die Übertragung oder die Vererbung nur durch die so unendlich kleine Stoffmasse des Samenfadens geschehen sein. Ei- und Samenzelle repräsentieren also in gleicher Weise die Anlagen für ein neues Individuum. Indem dieses zwischen seinen beiden Erzeugern in seinen Eigenschaften die Mitte hält, muß es als ein Mischprodukt von beiden bezeichnet werden.

Andere Überlegungen ergeben, daß die Anlagesubstanz etwas außerordentlich Kompliziertes sein muß. So viele Millionen verschieden gestalteter Pflanzen- und Tierarten unsere Erde bevölkern, so viele Arten von Keimzellen gibt es, deren jede von der anderen in dem Charakter ihrer Anlagesubstanz etwas verschieden sein muß, da jede den Grund für die besonderen Eigenschaften ihrer Spezies in sich trägt, 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 Säugetier in vielen 100 000 Merkmalen von einem Vogel oder von einer Eidechse verschieden ist; man erwäge, daß auch innerhalb einer Tierart die einzelnen Individuen wieder durch geringfügigere Unterschiede voneinander abweichen, und daß alle diese größeren und geringeren zahllosen Merkmale, durch welche sich die Individuen unterscheiden, durch die Keimzellen auf die nachfolgenden Geschlechter vererbt werden!

Durch solche Überlegungen werden wir zu der Annahme gedrängt, daß jede Keimzelle ein hohes Maß von Organisation besitzen muß, welche für jede Organismenart eine verschiedene ist, ferner zu der Annahme, daß diese Organisation auf molekularem oder, um mit NÄGELI zu reden, auf mizellarem Gebiete, daher jenseits der Grenzen des für uns zur Zeit Wahrnehmbaren liegen muß; denn auch mit den stärksten Vergrößerungen sind wir gegenwärtig außerstande, in den Anlagesubstanzen Verschiedenheiten aufzufinden, die uns als Erklärungsgrund für die sich später entwickelnden Artunterschiede dienen könnten.

Mit der Annahme, daß beiderlei Geschlechtszellen in gleicher Weise durch eine hochorganisierte Anlagesubstanz die Eigenschaften beider Eltern auf das neu sich bildende Geschöpf vererben, scheint die Tatsache in einem gewissen Widerspruch zu stehen, daß Eier und Samenfäden an Größe und Gewicht so ungeheuer voneinander 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 30 000 bis 60 000 Samenfäden derselben Art. Zwischen tierischen Geschlechtsprodukten aber sind die Unterschiede gewöhnlich tausend- und millionenmal größere, z. B. zwischen dem Volum und Gewicht eines Eidotters vom Huhn und des dazu gehörigen Samenelementes. 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; diese ergibt sich aus der Annahme, daß die beiderlei Geschlechtsprodukte aus Substanzen bestehen, die für die Vererbung elterlicher Eigenschaften von sehr ungleichem Wert sind, aus einer Substanz, welche Träger der erblichen Eigenschaften und in Ei- und Samenzelle in 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 im Samenfaden fast ganz fehlt, dagegen im Ei, in ungeheurer Menge angehäuft, den oben hervorgehobenen Größenunterschied bedingt. Die erste Substanz hat NÄGELI als *Idioplasm*, die zweite als *Ernährungsplasma* bezeichnet, ohne indessen näher anzugeben, in welchen Bestandteilen von Ei- und Samenzellen wir sie zu suchen haben.

Der aus theoretischen Erwägungen entsprungene, bei NÄGELI in der Luft schwebenden Hypothese läßt sich indessen eine auf Tatsachen

beruhende, feste Basis verleihen, wie zuerst durch OSCAR HERTWIG und E. STRASBURGER nachzuweisen versucht worden ist. — Es gibt in der Tat in der reifen Ei- und Samenzelle eine minimale Menge von Substanz, die den von der Hypothese geforderten Bedingungen entspricht und zugleich die wichtigste und auffälligste Rolle beim Befruchtungsprozeß spielt. Sie ist in dem Ei- und Samenkern, die etwa von gleichem Volum und Gewicht sind, besonders aber in ihrem Chromatin enthalten. Denn die früher (S. 30) mitgeteilten Beobachtungen an *Ascaris megalcephala* (VAN BENEDEN) haben klar gelehrt, daß sowohl der Samenkern als der Eikern aus zwei Chromosomen besteht, und daß daher jeder von ihnen mit genau äquivalenten Stoffmengen, der eine mit zwei männlichen, der andere mit zwei weiblichen Chromosomen am Aufbau des Keimkerns teilnimmt.

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 mitgeteilt, spalten sich die zwei männlichen und die zwei weiblichen Chromosomen des Keimkerns der Länge nach in zwei Tochtersegmente, die nach den beiden Polen der Spindel auseinanderweichen und, wenn das Ei sich in zwei Tochterzellen teilt, die Grundlage für ihre Kerne bilden. Den beiden ersten Teilprodukten des Eies wird daher genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern durch den komplizierten Prozeß der Karyokinese zugeführt. Es läßt sich annehmen, daß durch die weiteren Kernteilungen die väterliche und die mütterliche Erbmasse, welche sich durch Wachstum vermehrt, auch später auf die nacheinander entstehenden Zellgenerationen in äquivalenten Mengen verteilt werden.

Die zweite Beobachtung betrifft die so eigentümlichen Reifungsvorgänge der Ei- und Samenzelle, durch die, wie wir uns früher ausdrückten, eine Reduktion der Chromatinmasse auf die Hälfte eines Normalkerns herbeigeführt wird. Wir sahen hierin für den Befruchtungsprozeß eine Vorbereitung, durch welche verhindert werden soll, daß nicht bei jeder neuen Zeugung eine fortgesetzte Summierung 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 Tatsachen, welche beim Studium des Zeugungsprozesses gewonnen worden sind, durch die Hypothese, daß die Erbmasse in den Kernen der Geschlechtszellen eingeschlossen ist, ihre einheitliche Erklärung.

Wenn Ei- und Samenzellen äquivalente Mengen von Idioplasma besitzen, so muß die gewaltige Größe der Eier 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 Befruchtungsakt zusammentretenden zwei Zellen

so auffällige Unterschiede in ihrer Größe und Form ausgebildet haben? Hier dürfte folgendes zur Orientierung dienen. Bei der Bildung eines entwicklungsfähigen Keimes, der durch Vereinigung zweier Zellen entsteht, kommen zwei Momente in Betracht, die miteinander konkurrieren und in einem Gegensatz zueinander 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 Entwicklungsprozeß eines Organismus in einem kurz bemessenen Zeitraum abspielen soll, gleich von Anfang an viel entwicklungsfähige Substanz vorhanden ist und nicht erst auf dem zeitraubenden Umwege der Ernährung von den sich bildenden und differenzierenden Embryonalzellen selbst herbeigeschafft zu werden braucht. Um dem ersten Zweck zu genügen, müssen die Geschlechtszellen beweglich und daher aktiv 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 zueinander sind, nach dem Prinzip der Arbeitsteilung auf die beiden zum Befruchtungsakt sich verbindenden Zellen verteilt hat. Sie hat die eine Zelle beweglich, aktiv, 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 Entwicklungsprozesse erforderlich sind. Sie hat daher im Eierstock Dottermaterial, Reservestoffe für die Zukunft, in sich aufgespeichert und ist dementsprechend groß und unbeweglich geworden. Hiermit hängt es auch zusammen, wie schon auf S. 23 kurz angedeutet wurde, daß bei den Reduktionsteilungen nur eine Tochterzelle, das Reifei, alles Dottermaterial erhält, während die drei Polzellen ganz rudimentäre Zellen geworden sind. Da nun aber zum Zustandekommen eines Entwicklungsprozesses 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 Elementarteil entsprechend verändert. Er hat sich zum Zweck der Fortbewegung, und um die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle zu ermöglichen, in einen kontraktilen Faden umgebildet und, je vollkommener er seiner Aufgabe angepaßt ist, um so mehr aller Substanzen vollständig erledigt, 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 kopulierenden Geschlechtszellen ganz gleichartig, nämlich klein und beweglich, sind, und andere verwandte Arten, bei denen sich eine allmählich erfolgende Differenzierung 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 differenzierten Zellelementen können wir die Ausdrücke „männlich und weiblich“ auf die in ihnen enthaltenen Kerne übertragen, auch wenn sie an Masse ihre 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 Lebenszyklus 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 Vorteile 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 Zeugungsprodukt am besten gedeiht, wenn die zeugenden Individuen und infolgedessen auch ihre Geschlechtszellen unbedeutend in ihrer Konstitution oder Organisation voneinander 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 Moleküle 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 Tierstämmen die geschlechtliche Zeugung für die Erhaltung des Lebens zu einer absoluten Notwendigkeit geworden ist, während in anderen wieder geschlechtliche und ungeschlechtliche Zeugungsweise nebeneinander oder miteinander alternierend auftreten und in manchen Fällen sogar ungeschlechtliche Zeugung allein ausreicht. Besonders rätselhaft aber ist das Vorkommen der Jungferzeugung oder Parthenogenese im Stamm so hochorganisierter Tiere wie der Arthropoden. Als Parthenogenese wird die Erscheinung verstanden, daß Eizellen, auch ohne befruchtet worden zu sein, sich zu neuen Geschöpfen zu entwickeln imstande sind. Sie ist bei Aphiden, bei Bienen, bei manchen Krebsarten usw. beobachtet worden. Von großem Interesse ist hierbei ein Unterschied, der sich zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern wahrnehmen läßt, wenn auch durch ihn nicht erklärt wird, wodurch in manchen Tierabteilungen die Eier die Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung erworben haben. Gewöhnlich nämlich wird bei ihnen nur eine Polzelle gebildet. Die Bildung der zweiten Polzelle, durch welche bei befruchtungsbedürftigen Eiern die Reduktion der Anlagesubstanz auf die Hälfte bewirkt wird, unterbleibt. Bei der Parthenogenese hat ja eine Reduktion, die eine nachfolgende Befruchtung gewissermaßen voraussetzt, keinen Zweck mehr, und sie unterbleibt, weil das Ei nach seiner

Organisation oder nach der Beschaffenheit seiner Anlagesubstanz nicht mehr befruchtungsbedürftig ist.

Als nicht spruchreif ist endlich noch die Frage nach den Ursachen zu bezeichnen, durch welche bei den getrennt geschlechtlichen Tieren die Anlagesubstanz bestimmt wird, hier zur weiblichen, dort zur männlichen Form zu werden. Bei vielen Arten geschieht dies nach einem nur in sehr engen Grenzen schwankenden Zahlenverhältnis, beim Menschen z. B. in der Weise, daß nach statistischen Berechnungen auf 100 Mädchen 106,3 Knaben geboren werden. Viele Hypothesen sind bis in die jüngste Zeit auf diesem Gebiete, zumal in bezug auf den Menschen, aufgestellt worden. Eine derselben, zu welcher das Studium der Spermatogenese der Insekten den Anstoß gegeben hat, ist schon auf S. 25 kurz besprochen worden.

*Notwendig
Lücken*

3. Beobachtungen und Experimente über die Beziehungen der Anlagesubstanz 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 sie vorwiegend das Baumaterial für den embryonalen Körper liefert. Von einem umfassenderen Erkenntnisstandpunkt aus betrachtet, muß indessen ein derartiger Versuch von vornherein zum mindesten als ein einseitiger bezeichnet werden; denn wie in der Eizelle, ist auch im Samenfaden die Anlagesubstanz (Idioplasma) enthalten; daher wird die Entwicklung eines geschlechtlich erzeugten Geschöpfes wie von der Eizelle, so auch vom Samenfaden mitbestimmt. Drei verschiedene Theorien sind in den letzten drei Jahrzehnten über die Beziehungen der Anlagesubstanz 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 Teilebenen, durch die das Ei in zwei, vier und acht Zellen zerfällt, bei einzelnen Tierarten mehr oder minder genau mit den drei Hauptebenen übereinstimmen, welche man durch den Körper der bilateral-symmetrischen Tiere hindurchlegt (Nematoden-, Ascidien-, Amphibieneier). In manchen Fällen stimmt die erste, in anderen Fällen wieder die zweite Teilebene mit der Medianebene des werdenden Embryo annähernd überein. Bei manchen Tierarten ist es sogar möglich, noch vor der ersten Teilung dem Ei anzusehen, wie später der Embryo in ihm orientiert 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 Substanzverteilung, in der Pigmentierung 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 Furchungsprozesses 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 also organbildende Keimbezirke geben müsse.

Mit dieser Vorstellung verbinden WILSON und einige andere Forscher noch die weitere Annahme, daß in den organbildenden Keimbezirken des Eies besondere formative oder „morphoplasmatische“ Stoffe enthalten sind.

Indessen will mir scheinen, daß ein großer Teil der Tatsachen, welche zum Prinzip der organbildenden Keimbezirke die Veranlassung gegeben haben, sich in einer anderen, einfacheren Weise erklären lassen.

Wie schon auf S. 3, 6 und 35 dargelegt wurde, setzt sich die reife Eizelle, besonders wenn sie eine beträchtliche Größe erreicht, aus verschiedenartigen Substanzen von ungleichem spezifischem Gewicht und von sehr verschiedenem Wert für die Lebensprozesse, 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, sowohl nach ihrer Schwere als auch nach anderen Verhältnissen im Eiraume ungleich und in einer für die einzelnen Tierklassen charakteristischen Weise verteilt. Die Eizellen erhalten dadurch eine für die einzelnen Tierklassen eigentümliche Organisation. Unter anderem spricht sich diese auch in der schon früher (S. 7) beschriebenen polaren Differenzierung aus. Polar differenzierte Eier müssen, da ihr Schwerpunkt exzentrisch zu liegen kommt, sofern nicht andere Momente der Schwerkraft entgegenwirken, eine feste Ruhelage im Raume einzunehmen suchen und ihre aus leichterer Substanz bestehende Fläche (die animale Polseite) nach oben, die entgegengesetzte, schwerere (vegetative) Fläche nach unten richten.

Außer dieser polaren Differenzierung bildet sich bei manchen Eizellen zugleich noch eine bilateral-symmetrische Organisation aus: die Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem physiologischem Wert verteilen sich gleichmäßig zu beiden Seiten einer Symmetrieebene. 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 ebensogut an jeder anderen Zelle, die sich mit Nährmaterialien reich versorgt, eintreten können.

Die in der Form des Eies und in der Differenzierung seines Inhaltes gegebenen Verhältnisse üben nun auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprozessen, am meisten aber auf

die ersten Stadien, einen sehr eingreifenden, gewissermaßen richtenden Einfluß aus.

Erstens bestimmen sie die mit einem hohen Grad von Gesetzmäßigkeit auftretenden Richtungen der ersten Teilebenen der Eizelle. So bildet sich z. B. in einem ovalen Ei die erste Teilebene nach Regeln, die auf S. 35 entwickelt wurden, fast ausnahmslos senkrecht und rechtwinkelig zur Längsachse aus und entspricht so einer Querebene des späteren embryonalen Körpers; die zweite Teilebene aber, welche die erste wieder rechtwinkelig schneiden muß, fällt mit der Medianebene annähernd zusammen. Bei einer kugeligen, aber bilateral-symmetrisch organisierten Eizelle wird bei der Teilung die Kernspindel gewöhnlich so eingestellt, daß die erste Teilebene mit der Symmetrieebene zusammenfällt.

In ähnlicher Weise ist zweitens die Form der Eizelle und die verschiedenartige Differenzierung ihres Inhaltes auch bestimmend für besondere Merkmale späterer Embryonalstadien wie der Keimblase usw. Denn während des Furchungsprozesses sind die einzigen Stoffteilchen, welche eine Zunahme und zugleich eine Verlagerung im Eiraum erfahren, die Kernsubstanzen. Sie ändern die Lage, weil nach jeder Teilung die Tochterkerne in entgegengesetzter Richtung auseinanderdrücken, 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 Verteilung der Stoffteile von verschiedener Schwere und von verschiedenem Wert 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 teilen als protoplasmaärmere; infolgedessen müssen sich verschiedene Bezirke ungleich groß und mit verschiedener Geschwindigkeit sich vermehrender Zellen ausbilden.

Wenn nun durch die ersten Entwicklungsprozesse weder die Form des Eies noch auch durch die Zerlegung in immer zahlreichere Zellen die ursprünglich gegebene, ungleiche Verteilung ihrer verschiedenen Substanzen verändert wird, so muß das unbefruchtete Ei und die aus ihr hervorgehende Keimblase in beiden Beziehungen Übereinstimmungen aufweisen. Ein ovales Ei liefert eine ovale Keimblase; ein kugelig polar differenziertes und eventuell bilateral-symmetrisches Ei geht in eine Keimblase mit denselben Eigenschaften über. Ungefurchtes Ei und Keimblase müssen daher annähernd auch dieselbe Symmetrie- und Gleichgewichtsebene besitzen; denn für dieses Verhältnis ist es gleichgültig, ob die durch ihre Schwere unterschiedenen Substanzen den Raum einer einzigen großen Zelle erfüllen oder auf den Inhalt vieler Zellen verteilt sind. Die Form der Keimblase und die ihr vom Ei überkommene, ungleiche Massenverteilung ihrer Substanzen muß naturgemäß auch wieder auf die nächstanschließenden Entwicklungsstadien von Einfluß sein, so daß es nicht wundernehmen kann, wenn auch diese sich in einem gewissen Grade gemäß der ersten Organisation der Eizelle im Eiraum orientiert zeigen. Hierdurch erklären sich auf die einfachste und naturgemäßeste Weise die Erscheinungen, die zu der Aufstellung des Prinzips der organbildenden Keimbezirke die Veranlassung gegeben haben. Sie lassen sich somit nicht mehr als Beweis für die An-

schauung verwerten, daß schon im ungeteilten Ei die Organisation des Embryo in „organbildenden Keimbezirken“ angelegt ist. Gegen diese Vorstellung lassen sich auch noch manche andere Einwände geltend machen. Man kann mit fein zugeschärfter Nadel die befruchtete Eizelle mancher Tiere anstechen, so daß ein Teil ihres Inhaltes ausläuft; man kann bei großen Eiern (Frosch, Axolotl) auch Umlagerungen des Inhalts herbeiführen; es entwickelt sich doch in vielen Fällen ein normaler Embryo, was nicht möglich wäre, wenn das Ei in organbildende Bezirke differenziert wäre. Endlich ist auch nicht zu vergessen, daß ebensogut wie das Ei, auch der äußerlich so verschieden beschaffene Samenfaden die Anlage für das aus beiden entstehende Geschöpf repräsentiert; da ihm aber jedes Dottermaterial fehlt, läßt er natürlich auch keine „organbildenden Keimbezirke“ erkennen.

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

b) Die Mosaiktheorie.

Während nach dem „Prinzip der organbildenden Keimbezirke“ die Anlagen in dem Protoplasmakörper der Eizelle räumlich verteilt sein sollen, geht die Mosaik- und Keimplasmatheorie von der auf S. 50 erörterten Annahme aus, daß die Kerne der Ei- und Samenzelle die Träger der Anlagesubstanz sind, und daß diese im Laufe des Entwicklungsprozesses qualitativ ungleich auf die späteren Zellen verteilt werde und hierdurch ihre Verschiedenheiten hervorrufe. Die Auseinanderlegung des Idioplasma in ungleichwertige Anlagekomplexe soll schon mit den ersten Teilungen der Eizelle ihren Anfang nehmen. Demgemäß wird die Übereinstimmung, welche die drei ersten Furchungsebenen mancher Eier und die drei Hauptebenen des Körpers der bilateral-symmetrischen Tiere in ihrer Richtung mehr oder minder zeigen, dahin interpretiert, daß durch die ersten Kernteilungen sowohl die verschiedenen Bildungsmaterialien, als auch die differenzierenden und gestaltenden Kräfte für die einzelnen Körperregionen voneinander gesondert worden seien. Wenn man nach der ersten oder zweiten Teilung 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 Teilstückes infolge qualitativ ungleicher Kernteilung ausgestattet und so von vornherein nur für eine ganz bestimmte Aufgabe im Entwicklungsplan spezifiziert sind. Bei Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln muß aus dem überlebenden Rest eine linke oder eine rechte Körperhälfte (Hemiembryo lateralis), bei Zerstörung der zwei vorderen oder der zwei hinteren Teilstücke des Vierzellenstadiums muß sich eine Schwanzhälfte oder eine Kopfhälfte entwickeln (Hemiembryo posterior und anterior) usw. So wird denn der Entwicklungsprozeß der einzelnen Regionen und Organe des Körpers, wie der Name der Theorie besagt, zu einer Mosaikarbeit; jede Furchungszelle entwickelt sich unabhängig von der anderen vermöge besonderer, nur ihr zukommender Eigenschaften und Kräfte zu dem, was sie wird.

*Idioplasma
u. Chromatin*

c) Die Theorie der Biogenesis.

Gegen die Mosaiktheorie läßt sich ein schwerwiegender Einwand schon von rein theoretischen Gesichtspunkten aus erheben. Teilung 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 Teilung einer Zelle ihre Anlagesubstanz und, wenn diese im Kern enthalten ist, die Kernsubstanz nur erbgleich geteilt werden. Eine erbungleiche Teilung, wie sie von der Mosaik- und Keimplasmatheorie angenommen wird, ist eine den Tatsachen der Zeugung zuwiderlaufende Annahme.

Zu ungunsten der Mosaiktheorie scheinen mir ferner noch zwei Reihen von Experimenten zu sprechen. Einmal kann man durch äußere Eingriffe, durch Kompression des Eies in verschiedenen Richtungen seine Form und hierdurch auch den Furchungsprozeß derart abändern, daß die Teilebenen ganz andere Richtungen als beim normalen Entwicklungsverlauf einschlagen. Infolgedessen werden auch bei jeder Teilung die neu entstandenen Tochterkerne mit ganz verschiedenen Raumteilen von Dottersubstanz in Verbindung gebracht. Trotzdem entstehen auch aus solchen Eiern normale Embryonen mit regelrecht gelagerten Organen; dies würde nicht möglich sein, wenn die Mosaiktheorie recht hätte, daß durch den Furchungsprozeß die einzelnen Embryonalzellen mit qualitativ verschiedenen Kernsubstanzen infolge erbungleicher Teilung ausgerüstet und dadurch zu bestimmten Aufgaben schon im voraus bestimmt oder spezifiziert würden. Denn aus einem „durcheinandergewürfelten 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 Teilstücke von Eiern geeigneter Tierarten (Echinodermen, Ascidien, Medusen, Amphioxus, Amphibien) entweder ganz oder wenigstens teilweise voneinander getrennt und nach der Trennung für sich weiter gezüchtet worden. Und siehe da, jedes Teilstück entwickelt sich in derselben Weise weiter, wie das ganze Ei sich entwickelt haben würde; nach Ablauf des Furchungsprozesses 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. 43 vier nur durch ihre Größe unterschiedene Gastrulae vom Amphioxus. Von ihnen hat *A* aus einem ganzen Ei, *B* aus einer durch Schütteln getrennten Hälfte des Zweizellenstadiums, *C* aus einem Viertelstück und *D* nur aus einem Achtelstück des ganzen Eies seinen Ursprung genommen. Sogar bei so hoch organisierten Geschöpfen, wie den Amphibien, ist es gelungen, durch mechanische Trennung der beiden ersten Furchungskugeln zwei vollkommen normale Larven aus einem Ei zu züchten.

Zuweilen kommt es auch vor, daß durch den Eingriff die Teilstücke nicht vollkommen voneinander isoliert werden. Aus solchen

*Kachelhäuter**Regulations Eier*

Eiern entstehen dann Doppel- und Mehrfachmißbildungen, d. h. zwei oder drei Embryonen, welche an dieser oder jener Stelle ihrer Körper bald in größerer, bald in geringerer Ausdehnung wie die bekannten siamesischen Zwillinge zusammenhängen. Auch beim Frosch- und Tritonei sind durch einen derartigen Eingriff Monstra mit zwei Köpfen und doppelten Herzen, während der hintere Rumpfteil und der Schwanz einfach sind, erhalten worden.

Die eben angeführten Experimente verlieren in den Augen mancher Forscher ihre Tragweite, weil es einige Tierklassen mit Eiern gibt, welche ein entgegengesetztes Verhalten dem Experimentator darbieten. Als solche sind die Eier der Ctenophoren, der Mollusken, der Anneliden besonders hervorzuheben. Wenn man bei ihnen auf dem ersten oder zweiten Furchungsstadium eine Zelle entfernt oder abtötet, so liefert

der sich weiter entwickelnde Rest nicht, wie es bei Amphioxus und den Echinodermen der Fall war, eine normale, nur kleinere Larve, sondern ein mißgebildetes, weil unvollständiges Entwicklungsprodukt, dem bestimmte charakteristische Organteile fehlen. Entsprechend ihrem verschiedenen Verhalten gegenüber experimentellen Eingriffen hat man

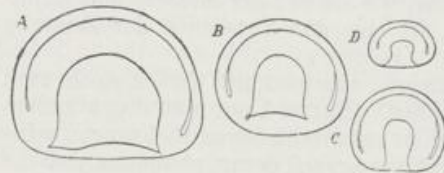


Fig. 43. Normale und Teilgastrulae von Amphioxus. Nach WILSON.

A Aus dem ganzen Ei; B aus einer einzigen, künstlich isolierten Zelle des zweigeteilten, C des viergeteilten, D des achtgeteilten Eies gezüchtete Gastrula.

daher die Eier in zwei Gruppen eingeteilt und die einen Mosaik Eier (Ctenophoren, Mollusken, Anneliden usw.), die anderen Regulationseier (Echinodermen, Medusen, Amphioxus, Amphibien usw.) genannt.

In den Mosaik Eiern sieht man vielfach auch jetzt noch eine wichtige Stütze für die Mosaiktheorie und für die Theorie der organbildenden Keimbezirke.

Eine Erklärung, welche in prinzipieller Weise von der Theorie der organbildenden Keimbezirke und von der Mosaik- und Keimplasmatheorie abweicht, habe ich in meiner „Theorie der Biogenese“ zu geben versucht. Dieselbe habe ich in meinem Lehrbuch der allgemeinen Biologie (4. Aufl., 1912) näher auseinandergesetzt. Wer sich für diese schwierigen und fundamentalen Fragen tiefer interessiert, findet sie daselbst, besonders in den Kapiteln XVII—XXVII ausführlicher besprochen und kritisch erörtert.

Mosaik Eier

- 1 Mosaik Eier
 - a Furchen
 - b mißgebildet
 - c mißgebildet
- 2 Amphioxus

in Anhang zu Menge

Fünftes Kapitel.

Die Lehre von den Keimblättern.

Im dritten Kapitel wurde der Verlauf des Teilungsprozesses des Eies bis zur Entstehung der Keimblase verfolgt. Die Embryonalzellen, die auf den Anfangsstadien der Teilung meist locker nebeneinander liegen, haben sich mit ihren Oberflächen fester und inniger zusammengefügt und so ein Epithel gebildet, wenn wir uns der Einteilung der Gewebe in der Histologie bedienen wollen. In der Entwicklungslehre nennt man die im Anschluß an den Furchungsprozeß 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 Prinzip tritt von jetzt in der Entwicklung formbildend in Wirksamkeit, das Prinzip des ungleichen Wachstums, wie wir es mit W. His kurzweg bezeichnen wollen. Als der hervortretende Charakterzug der abgelaufenen Periode kann die in raschem Rhythmus sich wiederholende, mehr oder minder gleichmäßige Vermehrung der Embryonalzellen bezeichnet werden. Nachdem sich dagegen die Zellen zu einem Keimblatt fester zusammengeschlossen haben, bilden sich in ihm Bezirke ungleichen Wachstums aus, die nach einem bestimmten Gesetz verteilt und in bestimmter Weise abgegrenzt sind. Eine Folge hiervon ist, daß in dem bis jetzt mehr gleichförmigen Zellenmaterial größere und kleinere Zellenkomplexe voneinander deutlicher unterscheidbar werden, eine besondere, ihnen eigentümliche Form und Lage erhalten und die Anlage besonderer Organe darstellen. Fassen wir daher das wichtige Prinzip des ungleichen Wachstums gleich noch näher in das Auge.

Wenn in einer Zellenmembran die einzelnen Elementarteile sich gleichmäßig zu teilen fortfahren, so wird entweder eine Verdickung oder eine Größenzunahme der Membran in der Fläche die Folge davon sein. Das erste tritt ein, wenn die Teilungsebenen der Zellen der Oberfläche der Membran gleich gerichtet sind, das zweite, wenn sie vertikal 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 Wachstum bei der Keimblase während ihrer weiteren Entwicklung allein stattfände, so könnte nichts anderes aus ihr

entstehen, 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 vertikale Ebenen teilt, so wird sie plötzlich eine viel größere Oberfläche für sich in Anspruch nehmen müssen und wird infolgedessen 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 verteilten, 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 Teil bilden, der infolge 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 Teils nach der einen oder anderen Richtung heraustritt und eine Falte hervorrufft. Die Falte wird sich noch weiter vergrößern und über das ursprüngliche Niveau weiter erheben, wenn die lebhafteren Zellteilungsprozesse in ihr andauern. So ist jetzt durch ungleiches Wachstum aus der ursprünglich gleichartigen Zellenmembran ein neuer, für sich unterscheidbarer Teil oder ein besonderes Organ entstanden.

An dem die Keimblasenwand bildenden Keimblatt, sowie an allen späteren Epithelmembranen, die sich von ihm ableiten, sind zwei verschiedene Flächen zu unterscheiden, eine innere, der Keimhöhle zugekehrte Oberfläche oder die Basis des Epithels, und eine nach außen gerichtete, freie Oberfläche.

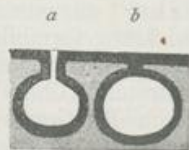


Fig. 44. Schema der Bildung des Hörbläschens.

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

Natürlich können die durch beschleunigtes Wachstum in Wucherung geratenen 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 tun. Die Ein- und Aus-

stülpungen können die verschiedensten Formen und Dimensionen annehmen und eine Fülle von Gestalten erzeugen, zumal an jedem hervorstechenden, besonderen Teil infolge 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. 44) oder, wenn das Wachstum in der Längsrichtung immer weiter vor sich geht, Schläuche, Röhren und Kanäle (Fig. 45). Indem diese wieder bald hier, bald da seitliche Röhren treiben, können schließlich auf das reichste baumförmig verzweigte Kanalsysteme zustande kommen. Wenn ferner die Einstülpung an der Epithelmembran längs-einer Linie auftritt, sehen wir eine Rinne sich bilden.

A Faltenbildung

I Einstülpungen
E Ausstülpungen

Hing I:

Säcke

Schläuche

Kanäle

Röhren

verzweigte Kanalsysteme

Rinnen

Nicht minder wichtig für die tierische Formenbildung sind die von der freien Fläche aus erfolgenden Ausstülpungsprozesse, die ebenfalls von sehr mannigfacher Art werden können (Fig. 46). Bei Wucherung eines kleinen, kreisförmigen Bezirks einer Zellmembran entstehen zapfenförmige Erhebungen, verschieden gestaltete Papillen oder Zotten; und wie Röhren zu einem verzweigten Röhrensystem werden, so können auch wieder die Zotten, indem lokale Wucherungen an ihnen das Hervorsprossen von Seitenästen zweiter, dritter und vierter Ordnung veranlassen, sich in die kompliziertesten Zottenbüschel umwandeln. Wenn die Ausstülpung längs einer Linie erfolgt, bilden sich mit dem freien Rande nach außen gerichtete Kämme oder Faltenblätter.

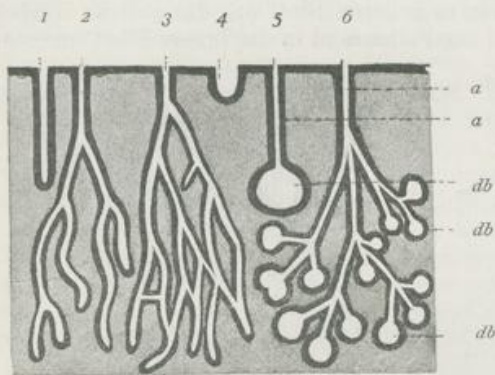


Fig. 45.

Fig. 45. 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, ab Drüsenbläschen; 6 verzweigte alveoläre Drüse.

Fig. 46. Schema der Papillen- und Zottenbildung.

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

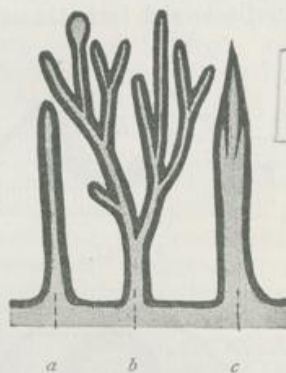


Fig. 46.

Stück II:

Papillen (Zotten)

Zottenbüschel

Kämme (Faltenblätter)

** Mucosa = Ausfüh-
rungsbuchsen*

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 kompliziertesten Formgebilde hervor, die zahllosen verschiedenen Arten der wirbellosen Tiere und Wirbeltiere. Vom Standpunkt des Embryologen aus lassen sich dieselben definieren als Körper, aufgebaut aus Epithellamellen, die durch häufig wiederholte, nach einem bestimmten Plan und in bestimmter Folge ausgeführte Ein- und Ausstülpungen und Faltenbildungen der verschiedensten Art eine verwickelte äußere Fläche und ein noch komplizierteres inneres Höhlensystem gewonnen haben.

Zu dem eben kurz erläuterten Hauptmittel tierischer Formbildung gesellen sich noch einige andere Hilfsmittel von mehr untergeordneter Bedeutung: 1. Verschmelzung und Trennung von Epithellamellen und 2. Bildung eines Zwischengewebes oder Mesenchyms zwischen den epithelialen Grenzblättern.

Rinnen zu Röhren
Grübchen + Bläschen
Hohlräume zu abgeschlossenen Säcken

A. 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. 47—50). Die Faltenränder (Fig. 47 *f*), welche eine rinnenförmige Einstülpung (*Ri*) begrenzen, wachsen einander so lange entgegen, bis sie sich längs einer Linie treffen, sich fest aneinander legen und an der Berührungsstelle — der Nahtlinie, wie man sie genannt hat (Fig. 48 *n*) — untereinander verschmelzen. Jede Falte setzt sich aus zwei Blättern zusammen, die am Faltenrand ineinander umbiegen, aus einem inneren Blatt (Fig. 47 *i*), das die Wand der Rinne bildet, und aus einem äußeren Blatt (*a*), das auf die Körperoberfläche sich fortsetzt und am Faltenrand in das innere Blatt umbiegt:



Fig. 47.

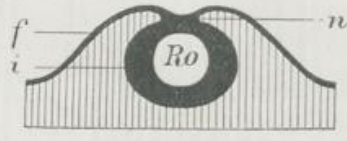


Fig. 48.



Fig. 49.



Fig. 50.

intermediärer Substanzstreifen

Fig. 47—50. Vier Schemata, um die Umwandlung einer rinnenförmigen Anlage zu einem Rohr und 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.

Längs der Nahtlinie (Fig. 48 *n*) geht nun die Verwachsung der Faltenränder 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*) zustande, in dessen Länge das durch Verwachsung der Rinnenränder entstandene Rohr noch fest mit der äußeren epithelialen Begrenzungs-schicht des Körpers zusammenhängt. Im weiteren Verlauf findet dann noch eine vollständige Trennung statt dadurch, daß der anfangs breite intermediäre Substanzstreifen (Fig. 49 *n*) schmaler wird und schließlich durchreißt (Fig. 50), wobei ein Teil von ihm sich dem äußeren Blatt (*), der andere Teil der Wand des Rohres anschließt. So greifen bei der Nahtbildung Verschmelzungs- und Trennungsprozesse fast gleichzeitig ineinander, ein Vorgang, der sich auch bei anderen Einstülpungen vielfach wiederholt. Wenn z. B. ein Grübchen (Fig. 44) durch Vorwachsen und Verschmelzen der Einstülpungsränder sich zu einem Bläschen schließt, so bleibt dies an der Verwachsungsstelle vor-

übergehend 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 usw.

Der Verschmelzungsprozeß zwischen den Berührungspunkten epithelialer Gebilde gestattet indessen noch mehrere weitere Variationen. Von Epithelröhren, die in reichem Maße baumförmig verästelt sind, können Seitenzweige, wo sie sich treffen, sich aneinander legen und an den Berührungspunkten verschmelzen. Dies geschieht bei manchen Arten von zusammengesetzten tubulösen Drüsen (Fig. 45₂). Indem an der Verlötungsstelle die zentral gelegenen Zellen auseinanderweichen, treten die Röhren in offene Verbindung miteinander. Aus einem baumförmig verästelten kann so allmählich ein netzförmiges Röhrensystem hervorgehen (Fig. 45₃). Die Verwachsung kann endlich noch in größerer Ausdehnung stattfinden, wenn die einander zugewandten Flächen einer eingestülpten Membran sich mehr oder minder vollständig fest aneinander legen und sich so verbinden, daß sie eine einzige Zellmembran herstellen. Solches geschieht z. B. beim Verschuß der embryonalen Kiemenspalten, bei der Bildung der drei halbzirkelförmigen Kanäle des Gehörganges oder bei der Verlötung der sich berührenden Flächen seröser Höhlen.

2. Ein weiterer, für die embryonale Gestaltung sehr wichtiger Prozeß, 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 Tierstämmen wird das Mesenchym zu sehr verschiedenen Zeiten der embryonalen Entwicklung gebildet, bei den Echinodermen z. B. schon auf dem Keimblasenstadium (Fig. 51 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. 51 B ms) ein, indem sie ihren epithelialen Charakter verlieren und nach Art von Lymphkörperchen Fortsätze ausstrecken. Sie verbreiten sich bald als Wanderzellen überall in der Gallerte. Bei den Wirbeltieren geschieht die Mesenchymbildung erst auf späteren Stadien, wenn schon die Zahl der Keimblätter sich durch Faltenbildung auf zwei und vier erhöht hat.

Da wir unter einem Keimblatt nach unserer oben gegebenen Definition eine Lage von epithelial angeordneten, eine Oberfläche begrenzenden 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 Teilung ununterbrochen vervielfältigen. Bei seinem Wachstum dringt es in alle Lücken hinein, welche entstehen, wenn die beiden Grenzblätter durch Faltenbildung und Ausstülpung die kompliziertesten Formen annehmen; es gibt überall 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 kontraktile Substanz abscheiden, werden sie, wie bei manchen Tierstämmen gut zu beobachten ist, zu glatten Muskelzellen.

In unserer allgemeinen Übersicht über die jetzt folgenden Stadien der Entwicklung ist neben dem A Prinzip des ungleichen Wachstums als ein zweites Entwicklungsprinzip von fundamentaler Bedeutung noch B. die physiologische Arbeitsteilung und die mit ihr zusammenhängende histologische Differenzierung zu besprechen. In demselben Maße, als die immer zahlreicher werdenden Embryonalzellen

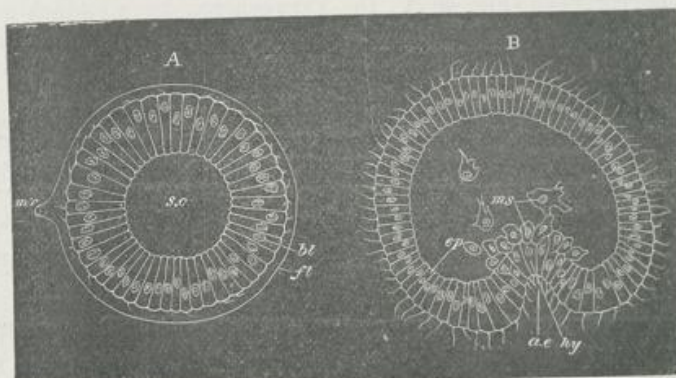


Fig. 51. Zwei Entwicklungsstadien von *Holothuria tubulosa*, im optischen Querschnitt. Nach SELENKA.

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.

räumlich in einzelne Gruppen und Bezirke verteilt werden, nehmen sie allmählich auch ein verschiedenes Aussehen an; sie gehen, wie man sich ausdrückt, eine histologische Differenzierung ein; dort werden sie zu Drüsenzellen, hier zu Muskelzellen umgewandelt, andere differenzieren sich zu Nerven- und Sinneszellen, andere zu Geschlechtszellen usw.; die in gleicher Art differenzierten Zellen liegen meist gruppenweise zusammen und stellen ein besonderes Gewebe dar.

In der histologischen Differenzierung, die sich während der Entwicklung allmählich vollzieht, findet eine physiologische Arbeitsteilung, die im Aggregat der ursprünglich gleichen Embryonalzellen eintritt, 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 Funktionen äußert. Die Organismen

nehmen Stoffe von außen in sich auf, wobei sie das Brauchbare ihrem Körper einverleiben und das Unbrauchbare entfernen (Funktion der Ernährung und des Stoffwechsels); sie können die Form ihres Körpers durch Zusammenziehung und Ausdehnung verändern (Funktion der Bewegung); sie sind in der Lage, auf äußere Reize zu reagieren (Funktion der Erregbarkeit); sie besitzen endlich die Fähigkeit, neue Gebilde ihresgleichen zu erzeugen (Funktion der Fortpflanzung). Bei den niedersten vielzelligen Organismen verrichten noch alle einzelnen Teile in gleicher Weise die aufgeführten, für das organische Leben notwendigen Funktionen. Je höher ausgebildet aber ein Organismus wird, um so mehr sehen wir, daß seine einzelnen Zellen sich in die Aufgaben des Lebens teilen, 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 Arbeitsteilung zugleich ein höherer Grad der Vollkommenheit, mit welcher die einzelnen Funktionen ausgeführt werden, verbunden ist. Zur Verrichtung einer besonderen Arbeitsleistung bildet sich jede Zelle, gleichsam wie ein selbsttätiger Werkmeister, auch ihre besonderen Arbeitsinstrumente aus: Interzellulärsubstanzen, wo es zu stützen und Organe miteinander zu verbinden gilt, kontraktile Fibrillen zu energischer Bewegung, Leitungsbahnen zur Reizfortpflanzung usw. So werden die Embryonalzellen zu den mannigfachen Arten von Gewebszellen.

In der amerikanischen Literatur hat sich das Wort „Cytomorphosis“ eingebürgert, „um alle verschiedenen Formveränderungen zu bezeichnen, welche die Zellen und die von ihnen abstammenden Generationen erfahren, vom ersten undifferenzierten Zustand bis zu ihrem schließlichen Untergang“. SEDG. MINOT unterscheidet hierbei vier aufeinanderfolgende Hauptstadien: 1. den undifferenzierten Zustand, 2. das Stadium fortschreitender Differenzierung, 3. die regressive Metamorphose, in welcher Degeneration oder Nekrobiose stattfindet, 4. die Entfernung des abgestorbenen Materials.

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

Da die Lehre von den Keimblättern eines der schwierigsten Kapitel der Entwicklungslehre und zurzeit 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 Wirbeltieren beruht, in das rechte Licht zu setzen.

Zur besseren Orientierung über die weiteren Geschehnisse sei gleich vorausgeschickt, daß der Prozeß der Keimblattbildung sich in zwei Phasen zerlegen läßt. In der ersten Phase geht aus der Keimblase eine sehr charakteristische Embryonalform hervor, die Gastrula oder Darmblase, deren Leibeswand aus zwei 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 Wirbeltierklassen je nach der ersten Organisation des Eies, von welcher ja wieder die besondere Art des Furchungsprozesses und die besondere Beschaffenheit der Keimblase bedingt wird, gleichfalls sehr tiefgreifende Modifikationen. 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 Säugetiere darbieten.

1. Die Keimblattbildung beim Amphioxus.

Wie schon früher gezeigt wurde, wird beim Amphioxus die Keimblase von Zylinderzellen begrenzt, die zu einem einschichtigen Epithel fest zusammenschließen (Fig. 52). An einer Stelle, welche als vegetativer Pol (VP) bezeichnet werden kann, sind die Zellen (vz) etwas

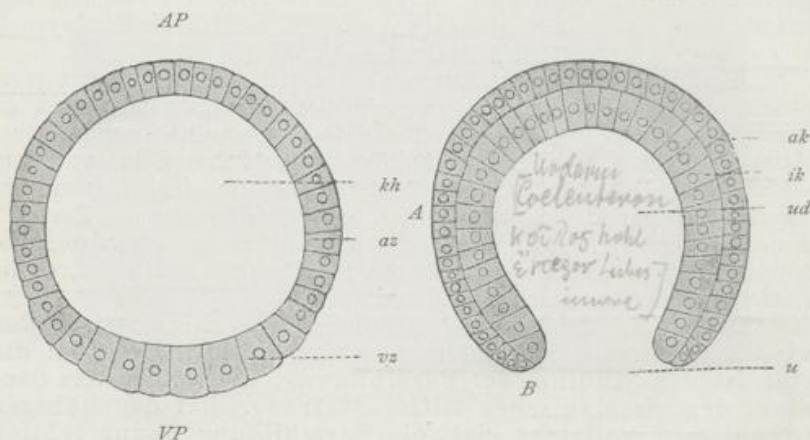


Fig. 52.

Fig. 53.

Fig. 52. Keimblase des *Amphioxus lanceolatus*. Nach HATSCHKEK.
kh Keimblasenhöhle, az animale, vz vegetative Zellen. AP animaler, VP vegetativer Pol.

Fig. 53. Gastrula des *Amphioxus lanceolatus*. Nach HATSCHKEK.
ak äußeres Keimblatt, ik inneres Keimblatt, u Urmund, ud Urdarm.

größer und durch eingelagerte Dotterkörnchen trüber. An dieser Stelle *am veget. Pol* → nimmt der Prozeß 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, während die Keimblasenhöhle sich in demselben Maße verkleinert. Schließlich legt sich der eingestülpte Teil (Fig. 53 ik) unter vollständiger Verdrängung der Binnenhöhle an die Innenfläche des entgegengesetzten, nicht eingestülpten Teiles (ak) der Keimblase an. Als Endresultat ist aus der Kugel mit einfacher Wand ein becherförmiger Keim mit doppelten Wandungen, die Gastrula, entstanden.

Archigastrola

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 Öffnung nach außen der Urmund (u). Urdarm und Urmund sind nicht dem Darmrohr und dem Munde des ausgewachsenen Tieres gleichwertig. Zwar liefert der Urdarm 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 Wirbeltieren nur ein vergängliches Gebilde; er schließt sich später und verschwindet mit Ausnahme eines Restes, der zum After wird; dagegen wird der bleibende oder sekundäre Mund ganz neu gebildet.

Die beiden Zellschichten des Bechers, welche am Rande des Urmundes ineinander 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 voneinander noch wenig verschieden sind, beginnt sich eine Arbeitsteilung zwischen den beiden Keimblättern mit dem Prozeß der Gastrulabildung geltend zu machen, was bei den frei herumschwimmenden Larven wirbelloser Tiere zu erkennen ist. Das äußere Keimblatt (ak) (auch Ektoderm oder Ektoblast 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) (Entoderm oder Entoblast) kleidet die Darmleibeshöhle aus und besorgt die Nahrungsaufnahme. Beide Zellschichten stehen somit in einem Gegensatz zueinander im Hinblick sowohl auf ihre Lage, als auch auf ihre Funktion, da eine jede eine besondere Aufgabe übernommen hat. In dieser Hinsicht können sie als die beiden Ur- und Primitivorgane des tierischen Körpers bezeichnet werden. Auf jedes von ihnen ist eine ganz bestimmte Summe der definitiven Organe des Körpers zurückzuführen: Das äußere Keimblatt liefert den epithelialen Überzug des Körpers, die Epidermis mit Drüsen und Haaren, die Anlage des Nervensystems und die funktionell wichtigsten Teile 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 usw.; 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. 53 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 zustande kommt, ist eine seit mehreren Jahren lebhaft diskutierte Frage. Namentlich handelt es

Gastroporus

Kautsinnesblatt

After

sich darum, zu entscheiden, ob er konzentrisch oder exzentrisch erfolgt.

Konzentrisch ist der Verschuß, wenn sich der Urmundrand in seinem ganzen Umfang gleichmäßig zusammenzieht, so daß die spätere kleine Öffnung etwa der Mitte der ursprünglichen Ausdehnung entspricht. Mit der Bezeichnung eines exzentrisch erfolgenden Urmundverschlusses dagegen verbindet man die folgende Vorstellung:

Die Verkleinerung des weiten Urmundes geht von einer ganz bestimmten Stelle aus, welche dem Kopfende 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 kaudaler Abschnitt ist. Diese zweite Ansicht haben

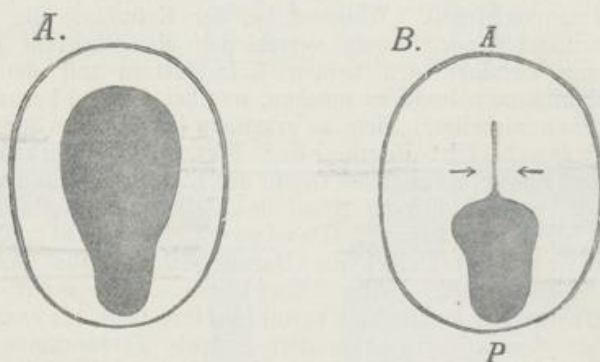


Fig. 54 A und B. Zwei Schemata zur Verdeutlichung des Urmundverschlusses durch Konkreszenz beim Amphioxus. Nach KORSCHULT und HEIDER.

A Umriß des Urmundes, wie er sich durch Kombination der bei Amphioxus zeitlich aufeinander folgenden Bilder ergibt. B Verschuß durch Verwachsung der lateralen Urmundlippen, deren Wachstumsrichtung durch die zwei Pfeile angedeutet ist. A und P vorderer und hinterer Pol der Körperlängsachse.

KORSCHULT und HEIDER in einem Schema (Fig. 54 A u. B) veranschaulicht. Fig. 54A zeigt den Urmund, wie er nach eingetretener Längsstreckung der Gastrula wohl aussehen würde, wenn er in ganzer Ausdehnung, d. h. vom Ausgangspunkt seiner ersten Anlage an, offen geblieben wäre. In B ist er in seiner vorderen Hälfte geschlossen, indem nach der Annahme der Konkreszenztheorie „das in den Blastoporusrändern deponierte Anlagematerial in einer dorsomedian verlaufenden Linie zur Vereinigung gekommen ist“. In Fig. 53 z. B. ist die Verkleinerung des Urmundes dadurch zustande gekommen, daß sich die zwischen A und B gelegene Strecke der Becherwand in der angegebenen Weise neu gebildet hat. Durch Verwachsung (Konkreszenz) des Urmundrandes entsteht die Rückengegend, aus welcher sich Chorda, Nervenrohr und Ursegmente entwickeln. Es liegt auf der Hand, daß, je nachdem man einen konzentrischen oder einen exzentrischen Verschuß des Urmundes annimmt, die Achsen der Gastrula zu den späteren Hauptachsen des wurmförmig gewordenen Embryo eine sehr verschiedene Orientierung erhalten.

Die zuerst von HATSCHKEK als wahrscheinlich aufgestellte Lehre, daß beim Amphioxus ein exzentrischer Urmundschluß durch Konkreszenz stattfindet, kann sich auf die sehr eingehenden, auf diesen Punkt besonders gerichteten, neueren Untersuchungen von CERFONTAINE, ferner auf eine Mißbildung der *Spina bifida* oder *Asyntaxia medullaris* stützen, welche beim Amphioxus von LEGROS beobachtet worden ist und auf deren hohe Bedeutung für die vorliegende Frage bei der Gastrulation der Amphibien noch genauer eingegangen werden wird. In der 1910 erschienenen vierten Lieferung ihres Lehrbuches der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere (S. 429—431) sprechen sich daher auch KORSCHULT und HEIDER, unter Hinweis auf entsprechende Verhältnisse bei den Ascidien, mit Entschiedenheit zugunsten eines exzentrisch erfolgenden Urmundschlusses durch Konkreszenz aus, einer Lehre, für deren Richtigkeit ich gegenüber mehrfachen Angriffen in allen Auflagen sowohl meines Lehrbuches, als auch der „Elemente

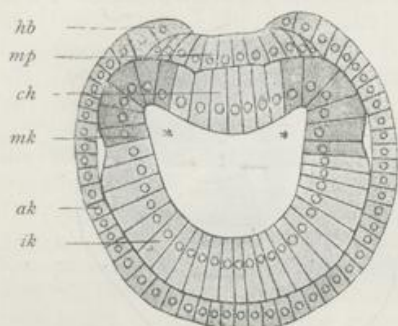


Fig. 55.

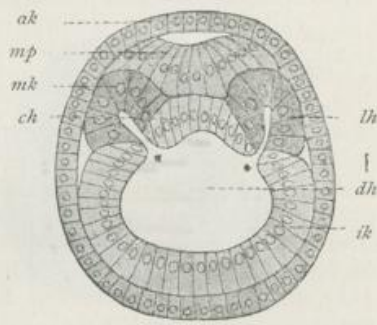


Fig. 56.

Fig. 55. 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. 56. 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.

der Entwicklungsgeschichte“ eingetreten bin. Denn noch mehr als beim Amphioxus liegt bei den übrigen Wirbeltieren eine Reihe von Tatsachen vor, welche sich zugunsten unseres Standpunktes verwerten lassen und später noch erörtert werden sollen.

Nach Beendigung der Gastrulation treten beim Amphioxus wie bei allen übrigen Wirbeltieren gleichzeitig Veränderungen an mehreren Stellen des Körpers ein, deren Betrachtung nicht getrennt für sich vorgenommen werden kann, da die Prozesse auf das unmittelbarste ineinandergreifen. Vier neue Hauptorgane des Wirbeltierkörpers werden jetzt angelegt: 1. die beiden mittleren Keimblätter oder das Mesoderm, welches die Leibeshöhle zwischen sich einschließt, 2. das Darmdrüsenblatt, welches den sekundären Darm der Wirbeltiere auskleidet, 3. die Grundlagen des Achsenskeletts, die Chorda dorsalis oder die Rückenseite, 4. das zentrale Nervensystem. Während das letztere aus dem Hautsinnesblatt stammt, nehmen die übrigen aus dem primären inneren Keimblatt ihren Ursprung.

Die Anlage des Zentralnervensystems entsteht in der Weise, daß die Zellen des äußeren Keimblattes in der Rückengegend (Fig. 55 *mp*) entsprechend einem Streifen, welcher meiner Ansicht nach durch Verschmelzung des Urmundrandes gebildet ist, an Höhe zunehmen, zu langen Zylindern 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 Teil des äußeren Keimblattes oder in das Hornblatt (*hb*) übergehen, eine Kontinuitätstrennung 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. 56 und 57) ein Kanal, dessen untere Wand von der gekrümmten Medullarplatte (*mp*), dessen obere Wand von der darüber gewachsenen Epidermis (*ak*) hergestellt wird.

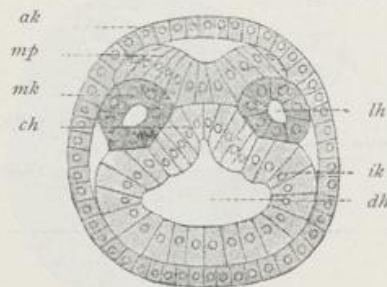


Fig. 57.

Fig. 57. Querschnitt durch einen Amphioxus. Embryo mit fünf wohlausgebildeten Ursegmenten. Nach HATSCHKEK.

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

Fig. 58. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxus. Embryo mit 11 Segmenten. Nach HATSCHKEK.

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

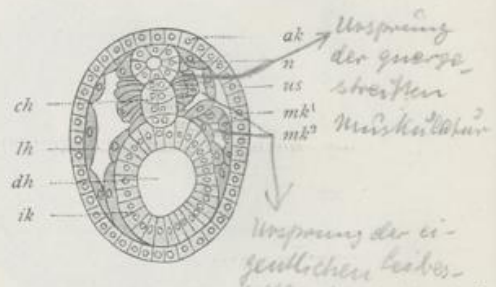


Fig. 58.

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. 58 *n*). Die sich differenzierende 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 Verschuß des Nervenrohrs in sein hinteres Ende mit aufgenommen wird. Auf diese Weise geschieht es, daß jetzt Nervenrohr und Darmrohr kaudalwärts kontinuierlich durch Vermittlung des Urmundes ineinander übergehen (Fig. 59 *cn*) und zusammen einen aus zwei Schenkeln bestehenden Kanal bilden, dessen Form sich einem Heber vergleichen läßt. Der obere, das Nervenrohr darstellende Schenkel mündet am Kopfende eine Zeitlang nach außen. Die Umbiegungsstelle der beiden Schenkel des Hebers oder der Urmundteil, welcher die Verbindung zwischen Nervenrohr und Darmrohr vermittelt, heißt *Canalis neurentericus* (Fig. 59 *cn*); er ist eine Bildung, welche uns auch in der Entwicklung der übrigen Wirbeltiere wieder begegnen wird.

Mit dem Nervenrohr entwickeln sich gleichzeitig die beiden mittleren Keimblätter (das Mesoderm) und die Chorda dorsalis (Fig. 55 u. 56). Am vorderen Ende des Embryo entstehen an der Decke des Urdarms dicht beieinander zwei kleine Ausstülpungen, die Leibessäcke oder Mesodermrinnen (*mes*), welche zu beiden Seiten der gekrümmten Medullarrinne nach oben und seitwärts gerichtet sind. Sie vergrößern sich langsam dadurch, daß sich der Ausstülpungsprozeß von vorn nach hinten fortsetzt und schließlich den Urmund erreicht. Die zwischen den beiden Ausstülpungen 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 Teile gesondert: 1. in die Chordaanlage (*ch*), 2. in die Zellen (*mk*), welche die beiden Leibessäcke (*lh*) auskleiden und das mittlere Keimblatt oder Mesoderm darstellen, und 3. in den übrigbleibenden Teil, welcher, zur Umgrenzung des späteren Darmes (*dh*) bestimmt, nunmehr als Darmdrüsenblatt (sekundäres Entoderm *ik*) zu bezeichnen ist.

Die sich anschließenden Entwicklungsprozesse haben den Zweck, die noch zusammenhängenden Teile durch Abschnürung und Verwachsung voneinander zu isolieren und gesonderte Hohlräume zu bilden. Die Abschnürungsprozesse beginnen am vorderen Ende des Embryo und setzen sich von hier nach dem offenen Rest des Urmundes fort. Zuerst vertiefen sich die Leibessäcke oder Mesodermrinnen (Fig. 56 *lh*) und verlieren den Zusammenhang mit dem übrigen Hohlraum (*dh*), indem sich die ihren Eingang umgebenden Zellen dicht aneinanderlegen (Fig. 57). Dadurch grenzt der Rand des Darmdrüsenblattes (*ik*) unmittelbar an den Rand der Chordaanlage (*ch*). Diese ist mittlerweile auch Veränderungen eingegangen; die plattenförmige Anlage hat sich durch Erhebung ihrer Seitenränder so gekrümmt, daß eine tiefe, nach abwärts gerichtete Chordarinne entstanden ist. Später legen sich die Seitenwände der Rinne dicht aneinander und gehen in einen soliden Zellenstab über, der vorübergehend die Decke des sekundären Darmes verschließen hilft und an ihr als eine leistenartige Verdickung erscheint. Dann trennt sich (Fig. 58) der Zellenstab (*ch*) von der Darmanlage ab; diese schließt sich jetzt erst vollständig zu einem Rohr, indem ihre in Fig. 56 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. 58. 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 Fig. 55—58 dunkler schattiert sind und die Leibeshöhle (*lh*) einschließen, bilden das mittlere Keimblatt (Mesoderm *mk*). Sein dem äußeren Keimblatt anliegender Teil (Fig. 58) läßt sich als das parietale Mittelblatt (*mk*¹), sein an den Darm angrenzender Teil als das viszerale Mittelblatt (*mk*²) unterscheiden (parietales und viszerales Mesoderm).

ang
wgs
er
2. höher
ei-
bes-
klärung
v. Dors-
ante

Da der eben dargestellte Sonderungsprozeß, wie schon erwähnt wurde, vorn beginnt und von hier sich Schritt für Schritt nach hinten

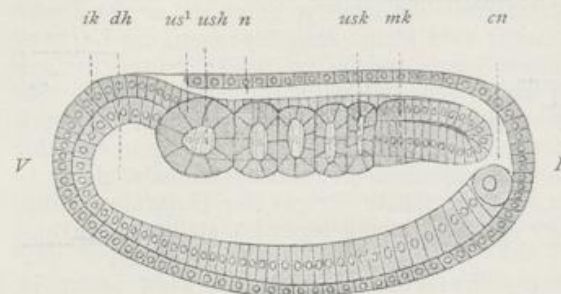


Fig. 59. Optischer Längsschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit fünf Ursegmenten. Nach HATSCHKE.

V vorderes, H hinteres Ende, ik, mk inneres, mittleres Keimblatt, dh Darmhöhle, n Nervenrohr, cn Canalis neurentericus, us¹ erstes Ursegment, ush Ursegmenthöhle.

beim Embryo (Fig. 59) die Leibessäcke, während sie sich nach hinten vergrößern, in ihrem vorderen Abschnitt bereits weitere Veränderungen erleiden und durch abermalige Einfaltungen in einzelne, hintereinander gelegene Abteilungen, 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.

Wenn wir die Lehre vom exzentrischen Urmundverschluß annehmen, dann liegt klar auf der Hand, daß die embryonalen Zellen, aus denen sich die beiden am Rücken gelegenen Hauptorgane des Wirbeltierkörpers, Nervenrohr und Chorda, und ferner die mittleren Keimblätter entwickeln, auf dem Gastrulastadium die Urmundränder bilden, also den Blastoporus ringförmig begrenzen. Nehmen wir an, daß schon auf diesem frühen Stadium in drei Anlagen, die erst nach Ausbildung der Rückengegend sich voneinander differenzieren, unterscheidbar sind, so würden wir das in Fig. 60 dargestellte Schema von ihrer Verteilung am Urmundrand erhalten. Das Zentralnervensystem entsteht aus Zellen des äußeren Keimblattes in Form eines Ringes, welcher die in die Länge gezogene Urmundspalte umgibt. Aus einem breiteren unpaaren Bezirk vor dem Urmund wird der vordere quere Hirnwulst, der eine unpaare Anlage darstellt, während der größere Teil des Hirns und das ganze Rückenmark aus zwei getrennten Zellstreifen durch eine Verschmelzung, deren Lage der vorderen Kommissur entspricht, hervorgeht. Wie die Entwicklung von Schwanz und After uns später lehren wird, ist der Nervenring nach hinten offen oder unterbrochen, d. h. in einem nach hinten und ventral vom Urmund gelegenen Bezirk des äußeren Keimblattes unterbleibt die Differenzierung von Nervengewebe.

Das Material für die Chorda stammt von Zellen her, die dem Umschlagsrand des äußeren in das innere Keimblatt angehören und an den Urmundlippen mehr gastralwärts gelagert sind (*ch*). Die Verschmelzung der beiden Hälften liefert die Chordaplatte. Daran schließt

langsam ausbreitet, kann man bei Durchmusterung einer Serie von Schnitten die verschiedenen Umbildungsstadien an ein und demselben Objekte 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 komplizierter, da

Urmund →

||

sich ein schmaler Streifen des inneren Keimblattes, welcher den blinden Grund des Urdarmes als Ring umgibt und sich von diesem schon früh durch die etwas kleinere Beschaffenheit seiner Zellen und durch reichlicheres Auftreten von Mitosen unterscheiden läßt. Er ist die Anlage des Mesoderms (*ms*). Im Gegensatz zum Nervenring ist der Mesodermring nach vorn geöffnet, da bei den Wirbeltieren im vordersten Teil des Kopfes die Mesodermbildung und die Entwicklung einer Leibeshöhle in einem vor der Chorda gelegenen Bezirk unterbleibt. Wenn unter besonderen Umständen die Verwachsung der paarigen Anlagen des Zentralnervensystems und der Chorda unterbleibt, so entstehen die bekannten Mißbildungen der *Spina bifida* und der *Asyntaxia medullaris*.

Die Verteilung der Embryonalzellen in organbildende Bezirke kann man, allerdings nur in einer sehr wenig ausgeprägten Weise, auch noch bis in das Keimblasenstadium zurückverfolgen, wie es von LWOFF und CERFONTAINE versucht worden ist. Ein von KORSCHOLT und HEIDER

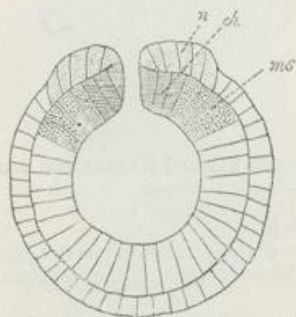


Fig. 60.

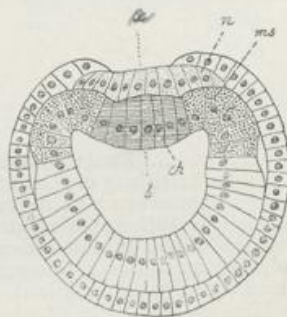


Fig. 61.

Fig. 60. Schema der Verteilung der Anlagen von dem zentralen Nervensystem, dem Mesoderm und der Chorda auf dem Gastrulastadium von *Amphioxus*. Nach KORSCHOLT und HEIDER.

Es wurde dem Bild die Voraussetzung zugrunde gelegt, daß der Blastoporus in einer medianen Naht (entsprechend der punktierten Linie *a b* in Fig. 61) zum Verschuß kommt. *n* Medullarplatte fein punktiert, *ms* Mesoderm grob punktiert, *ch* Chorda gestrichelt.

Fig. 61. Das Schema zeigt die in Fig. 60 getrennten Anlagen nach ihrer Vereinigung infolge des im vorderen Bereich des Embryo eingetretenen exzentrischen Urmundschlusses. Nach KORSCHOLT und HEIDER.

Der Querschnitt geht durch einen Embryo mit einem Ursegment auf der Höhe desselben wie in Fig. 55. Linie *a b* zeigt die mediane Naht an. *n*, *ms*, *ch* wie in Fig. 60.

entworfenen Schema (Fig. 62 A u. B) gibt uns in die Bezirke einen lehrreichen Einblick. Die vegetative Hälfte der Keimblase, welche bei *Amphioxus* während der Gastrulation in das Innere eingestülpt wird, besteht aus zwei nicht scharf gegeneinander abgesetzten Partien: 1. einer zentralen, aus großen dotterreichen Zellen bestehenden Scheibe (*m*), welche sich bei der Einstülpung verhältnismäßig passiv benimmt und später hauptsächlich die Auskleidung des bleibenden Darmrohres liefert, und 2. aus einer die genannte zentrale Partie ringförmig umgebenden Zone (*z*) kleinerer, an Dotterkörnchen ärmerer Zellen, welche dem Aussehen nach den Ektodermzellen ähnlich sind und sich an dem Einstülpungsprozeß besonders aktiv beteiligen. In dieser Übergangszone, welche zwischen den Keimesbezirken der vegetativen und der animalen Sphäre vermittelnd eingeschoben ist, finden sich während

des Einstülpungsprozesses als Zeichen besonderer Wachstumsaktivität zahlreiche Mitosen. Aus ihr ist die Chorda- und die Mesodermanlage herzuleiten. Da der Blastoporus an der Dorsalseite des Embryo zum Verschuß kommt, so wird diese ringförmige Übergangzone nach erfolgter Einstülpung und vollzogenem Verschuß des Blastoporus das Dach oder die dorsale Wand des Urdarms liefern. Wir haben sonach

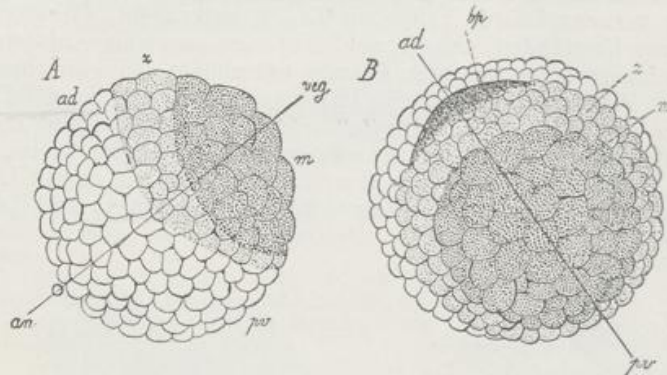


Fig. 62 A und B. Zwei Schemata von KORSCHULT und HEIDER, die darstellen, wie man sich die Verteilung organbildender Bezirke bei Amphioxus nach den Untersuchungen von CERFONTAINE zu denken hat. In Wirklichkeit sind derartige Zonen durch histologische Differenzen nicht angedeutet.

ad anterodorsale, *pv* posterodorsale Seite des Keims; *an* animaler, *veg* vegetativer Pol; *bp* Blastoporus, *z* Übergangzone, Chordamesodermring, fein punktiert, *m* Mitteldarmanlage (grob punktiert).

Die Linie *an-veg* in Fig. 62 A bezeichnet die primäre Eiachse, die Linie *ad-pv* in Fig. 62 B die Lage der Medianebene.

Fig. 62 A. Blastulastadium, von der linken Seite gesehen. Fig. 62 B. Stadium der beginnenden Gastrulation, in der Ansicht vom vegetativen Pol.

an der einzustülpenden Platte zwei Partien, eine zentrale Mitteldarmanlage und eine sie ringförmig umkreisende Chorda-Mesodermanlage zu unterscheiden“. An der Grenze der letzteren gegen die animale Hälfte der Keimblase beginnt sich in ihrem vorderen Bereich die vordere oder dorsale Urmundlippe als Begrenzung einer sichelförmigen Rinne anzulegen (Fig. 62 B, *bp*).

2. Die Keimblattbildung bei den Amphibien.

An der inäqualen Keimblase der Amphibien (Fig. 35) wird der ringförmige Bezirk, an welchem ihre dünne Decke in den dicken Boden übergeht, als die Randzone bezeichnet. Sie entspricht der ringförmigen Chorda-Mesodermanlage (*z*), wie sie im Schema Fig. 62 A an der Amphioxuskeimblase unterschieden wurde. 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. 65 C u. A. u), welche auf ihrer einen Seite durch kleine, beim Frosch schwarz pigmentierte Zellen, auf der anderen Seite durch große, helle Elemente begrenzt wird. Die Rinne entspricht dem Urmund; denn wie ein Durchschnitt durch das Tritonei (Fig. 63) lehrt, das ich zur Darstellung dieses Vorgangs gewählt habe, stülpen sich an ihrem

Urmund →

kleinzelligen, pigmentierten Rand, welchen wir die vordere oder dorsale Urmundlippe (*dl*) nennen wollen, kleine, der Keimblasendecke angehörige Zellen, dagegen an dem anderen unpigmentierten Rand, der hinteren oder ventralen Urmundlippe (*vl*), die dotterreichen Elemente der vegetativen Hälfte in das Innere der Keimblase hinein. 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 Größenverhältnis immer mehr zu seinen Gunsten, indem er sich in demselben Maß, als immer mehr Zellen eingestülpt werden, nach vorn zu einem weiten Sack ausdehnt und dabei die Keimblasenhöhle schließlich vollständig verdrängt (Fig. 64). Die an der vorderen Urmundlippe einwandernden kleinen Zellen bilden die Decke des Urdarms, während an seinen Boden die großen Zellen der vegetativen Keim-

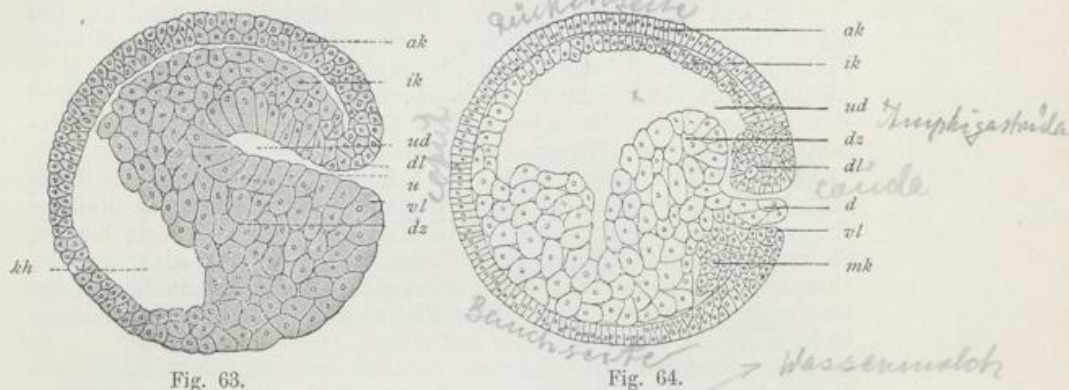


Fig. 63.

Fig. 64.

Fig. 63. 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.

Fig. 64. Längsschnitt durch eine Gastrula von Triton.

ak, ik, dz, dl, vl, ud wie in Fig. 63, *d* Dotterpfropf, *mk* mittleres Keimblatt.

blasenhälfte zu liegen kommen. Letztere oder die ganze Dottermasse ist am Schluß des Einstülpungsprozesses in das Innere der Gastrula aufgenommen und nach außen von den kleinen Zellen der animalen Hälfte der Keimblase vollständig umwachsen worden. Beim Frosch sieht jetzt die gesamte Oberfläche des Keimes, da hier die kleinen Zellen stark pigmentiert sind, dunkelschwarz aus, mit Ausnahme einer etwa stecknadelkopfgroßen Stelle, die dem Urmund entspricht. Hier nämlich ragt ein Teil der hellen Dottermasse aus dem Urdarm nach außen hervor und verschließt den Eingang zu ihm gleichsam wie ein Pfropf; daher er auch den Namen des **RUSCONISCHEN** Dotterpfropfes führt. Ein solcher findet sich, etwas weniger deutlich als beim Froschei, auch beim Tritonei (Fig. 64d).

Von den beiden Keimblättern der Gastrula verdünnt sich später das äußere beim Wassersalamander zu einer einfachen Lage regelmäßig angeordneter, zylindrischer Zellen, beim Frosch dagegen wird es von zwei bis drei Lagen kleiner, zum Teil kubischer, stark pigmentierter 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 Teil ausfüllenden Hügel bedingen. Hierdurch muß die Gastrula der Amphibien wieder im Wasser eine bestimmte Ruhelage einnehmen, da die Dottermasse als der schwerere Teil sich immer am tiefsten einstellt (Fig. 64).

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 Tieres, 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 Teil den Kopf. Es lassen sich also durch die Gastrula eine Längsachse, eine dorsoventrale und eine quere Achse hindurchlegen, die den späteren Achsen des Tieres entsprechen.

In den Gastrulationsprozeß 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 ein wertvolles Beweismaterial für die schon auf S. 68 besprochene Lehre vom exzentrisch 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 klein wenig platt gedrückt und zugleich in ihrer Lage festgehalten. Durch solche Eingriffe wird die weitere Entwicklung nicht gehemmt, sofern man nur mit einiger Vorsicht verfährt.

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

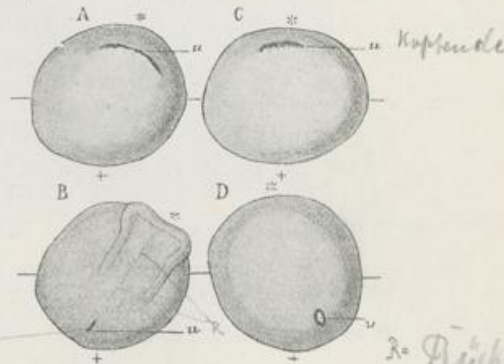
Mit Hilfe der angegebenen Versuchsanordnung läßt sich feststellen, daß sich die kleine Urmundrinne vom Ort ihres ersten Ursprungs nach links und rechts weiter ausdehnt, im Bogen der Randzone GÖTTES folgend und das Dotterfeld umfassend (Fig. 65 C u. A). Bald gewinnt sie die charakteristische Form eines Hufeisens. Während nun die freien Enden desselben fortfahren, sich durch weitere Ausdehnung der Einstülpung nach hinten zu vergrößern, hat auch der zuerst entstandene mittlere Teil der Rinne seine Lage verändert. Der durch eine pigmentierte 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 Ring noch weit, so daß ein ansehnlicher Teil des Dotterfeldes als RUSCONISCHER Pfropf von außen zu sehen ist. Später wird er immer enger, indem die von vorn nach hinten sich vollziehende Überwachsung des Dotterfeldes ihren Fortgang nimmt (Fig. 65 D); noch später wandelt er sich

in einen kaum wahrnehmbaren Spalt um (Fig. 65 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. Die erste Lage entspricht dem Kopf, die spätere dem Schwanzende des Embryo, wie ebenfalls die Beobachtung am fixierten lebenden Ei lehrt. Man vergleiche das jüngere Stadium A mit dem älteren Stadium B (Fig. 65). Denn nur in geringer Entfernung vor der zuerst gebildeten Urmundrinne (A u) legt sich der vordere quere Hirnwulst (B) im weiteren Verlauf der Entwicklung an; der zum Ring geschlossene und schließlich in eine feine Längsspalte umgewandelte Urmund (B u) 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 fixierten Eies der Teil der Gastrulawand gebildet worden, welcher zum Rücken des Embryo wird (Fig. 65 B);

Fig. 65. 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 komprimiert und dadurch in ihrer Lage fixiert.

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



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 (S. 68 u. 72) für den Amphioxus entwickelte Ansicht das Rechte getroffen hat, ist der Rücken durch eine von vorn nach hinten exzentrisch 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. 65 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 Entwicklungsprozesse ab; es nehmen hier die mittleren Keimblätter, die Chorda und das Nervenrohr ihren Ursprung, wobei sich wieder zwischen den Amphibien und dem Amphioxus die wichtigsten Vergleichspunkte und Homologien ergeben.

Ehe noch die Gastrulation zum Abschluß gelangt ist, gewissermaßen in einer zweiten Phase derselben, wie auf S. 65 gesagt wurde, schiebt sich in der Umgebung des noch in Ausbildung begriffenen Urmundes eine Masse kleiner polygonaler Zellen in den Spalt zwischen

Urmund

quere
Hirnwulst

After

Rückenrinne

Medullarwülste

Schwanzende

dem äußerem Keimblatt und den vegetativen Zellen hinein und erzeugt zwischen beiden eine neue trennende Mittelschicht, das Mesoderm. Sie entspricht der ringförmigen Chorda-Mesodermanlage, welche auf den Stadien der Keimblase und der Gastrula des Amphioxus unterschieden und in den Fig. 62Az und 60ms in schematischer Weise dargestellt wurde. Den Beginn der Mesodermentwicklung zeigt uns Fig. 66, ein Frontalschnitt durch eine Gastrula vom Axolotl; ein schon älteres Stadium stellt Fig. 67 dar, ein Durchschnitt durch einen Tritonembryo mit schwach ausgeprägter Rückenrinne, dessen Urmund sich schon in einen kleinen Längsspalt umgewandelt hat.

Seiner Entstehung gemäß geht das mittlere Keimblatt in der Umgebung des Urmundes nach außen in das äußere Keimblatt, nach innen in das Darmdrüsenblatt über. Wir wollen diese Übergangsstellen als Urmundlippen und Urdarmlippen bezeichnen. Zwischen beide Lippenbildungen dringt bald mehr, bald minder deutlich, bald mehr, bald minder weit ein schmaler Spalt (Fig. 67) vom Urdarm in das mittlere Keimblatt hinein und zerlegt es in ein viszerales (mk^2) und ein parietales Blatt (mk^1).

Wenn wir uns die Spalte noch tiefer in das Mesoderm verlängert denken, so erhalten wir eine in Fig. 69 dargestellte Grundform, von welcher sich die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere ableiten und an welcher sie sich leicht verständlich machen läßt. Die mittleren Keimblätter sind, wie beim Amphioxus, als die Wandungen von Taschen, die durch Ausstülpung entstanden sind, aufzufassen. Ihr Hohlraum (lh) ist die Leibeshöhle, die mit dem Urdarm in der Umgebung des Urmundes zusammenhängt. Ihre Wandung läßt sich einteilen in ein parietales Blatt (mk^1) und in ein die Dottermasse überziehendes viszerales Blatt (mk^2). Jenes schlägt sich am Urmund in das äußere Keimblatt um, dieses geht in die Dottermasse oder in das sekundäre innere Keimblatt über. Es ist eine in der Entwicklung häufig zu beobachtende Erscheinung, daß Faltenbildungen eines Keimblattes längere Zeit keine Höhle erkennen lassen, und daß die Höhle erst später hervortritt. Man spricht in solchen Fällen von geschlossenen Falten, d. h. von Falten, deren beide Blätter dicht aufeinander liegen.

Wenn diese Ansicht richtig ist, dann sind auch bei den Amphibien die mittleren Keimblätter, wie beim Amphioxus, auf Urdarmdivertikel zurückzuführen. Ein Unterschied zwischen Amphioxus und den Amphibien besteht vornehmlich in der Zeit, in welcher sich die Urdarmdivertikel anlegen. Bei Amphioxus ist die Gastrulation beendet, bevor die Cölomtaschen auftreten, die sich demgemäß hier deutlich durch Faltenbildung der Urdarmwand entwickeln. Bei den Amphibien, wie überhaupt bei allen übrigen Wirbeltieren, ist infolge des langsameren

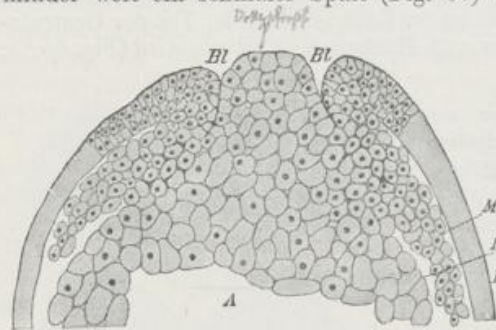


Fig. 66. Frontalschnitt durch eine Gastrula vom Axolotl. Anfangsstadium. Nach BRACHET.

Bl Urmund (Blastoporus). A Urdarm, E äußeres, H inneres, M mittleres Keimblatt.

*axolotl pascipor
mis.*

o - Urmund
x - Urdarm

durch den Dottergehalt des Eies bedingten Ablaufes der Gastrulation diese noch im vollen Gange zur Zeit, wo sich schon die Leibessäcke aus einem Zellenmaterial bilden, das auch von außen nach innen einwandert. So erscheint jetzt die Entwicklung der mittleren Keimblätter gewissermaßen als eine zweite Phase der Gastrulation. In der ersten Phase werden hauptsächlich die Dotterzellen, welche zur Begrenzung des sekundären Darmes dienen, in der zweiten Phase kleinere Zellen, die aus der ringförmigen Übergangszone in die animale Hälfte der Keimblase stammen, eingestülpt derart, daß sie sich vom seitlichen und hinteren Rand des Urmundes aus, also in einem Halbbogen, der kopfwärts offen ist, in den Spalt zwischen dem zuerst eingestülpten Dottermaterial und dem äußeren Keimblatt hineinschieben.

o = Körnungslippe
x = Wölbungslippe

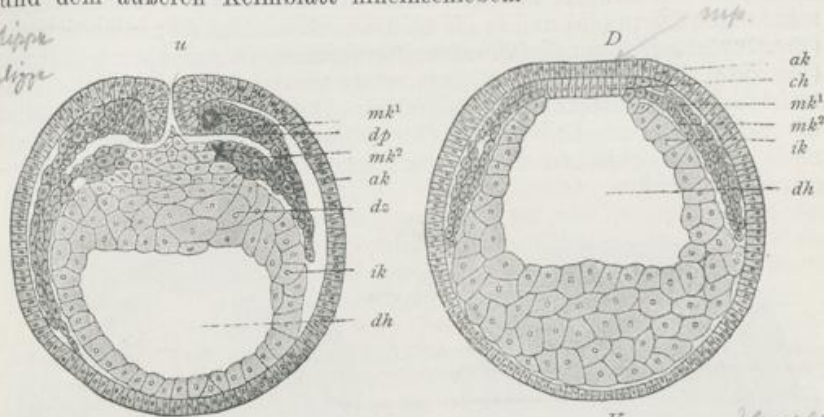


Fig. 67.

Fig. 68.

Fig. 67. Querschnitt durch den Urmund eines Embryo von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne.

Fig. 68. Querschnitt durch die Gegend etwas vor dem Mund von demselben Embryo wie in Fig. 67.

ak, ik äußeres, inneres Keimblatt, mk¹, mk² parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes, u Urmund, ds Dotterzellen, dp Dotterpropf, dh Darmhöhle, ch Chordaanlage, D, V dorsal, ventral.

Bei dem Tritonembryo, dem der Durchschnitt (Fig. 67) entnommen ist, sowie überhaupt bei älteren Amphibienembryonen, deren Urmund sich schon zu einem kleinen Ring oder Spalt verengert hat, ist das mittlere Keimblatt auch noch in einer vor dem Urmund gelegenen Strecke ausgebreitet und bietet hier Befunde (Fig. 68) dar, die dem vom Amphioxus beschriebenen in vieler Beziehung gleichen. Es ist in zwei Hälften zerlegt durch einen schmalen, vor dem Urmund gelegenen Streifen der Rückenwand, der nur aus zwei Keimblättern besteht, aus dem äußeren Keimblatt (ak), das sich hier zur Nervenplatte verdickt, und aus einer unter ihr ausgebreiteten, einfachen Lage von Zylinderzellen (ch), welche der Chordaanlage von Amphioxus entspricht. Beiderseits von der Chordaanlage ist das Mesoderm (mk¹, mk²) anzutreffen, indem es die beiden primären Keimblätter trennt. Es besteht aus zwei Lagen kleiner, runder Elemente, von denen die äußere (mk¹) sich in die Chordaanlage (ch) fortsetzt, die innere Lage (mk²) Anschluß an das Darmdrüsenblatt (ik) findet, welches mit freiem Rand links und rechts von der Chordaanlage aufhört.

lh bei 68 g 7.
geschlossene
Falten

→ Nervenrinne

ak = paraxiale
ch = paraxiale
mk¹ = paraxiale
mk² = paraxiale
ik = paraxiale

also keine hier
den Medullar-
platte!

Wenn wir uns vorstellen, daß in der Fig. 68 die beiden Zellenlagen, aus denen die mittleren Keimblätter links und rechts von der Chordaanlage bestehen, durch einen Spalt, wie in dem Umkreis des Urmundes (Fig. 69 *ud*), getrennt sind, so erhalten wir das in Fig. 70 dargestellte Schema. Mit dem Urdarm sind links und rechts von der Chorda an den mit zwei Sternchen (*) bezeichneten Stellen zwei Ausbuchtungen verbunden, die Cölomsäcke (*lh*), welche sich nach hinten in die den Urmund ringförmig umgebende Tasche fortsetzen. Das viszerale, mittlere Keimblatt (*mk²*) mit dem anliegenden Darmdrüsenblatt (*ik*), in welches es sich unterhalb der Chordaanlage (*) umschlägt, bildet eine Art Scheidewand, welche als Urdarmfalte bezeichnet werden kann und den Urdarm in drei Räume zerlegt, in den bleibenden oder sekundären Darm (*dh*) und in die beiden Leibeshöhlen (*lh*). Das Schema (Fig. 70) ist leicht auf die Querschnitte durch einen Amphioxus-Embryo (Fig. 56 u. Fig. 61) zurückzuführen, wenn wir uns in ihnen an der ventralen Seite das einfache Epithel durch eine Dottersammlung verdickt und die beiden kleinen Leibessäcke (Fig. 56 *lh*) eine größere Strecke weit nach abwärts zwischen Dottermasse und äußeres Keimblatt hineingewachsen denken.

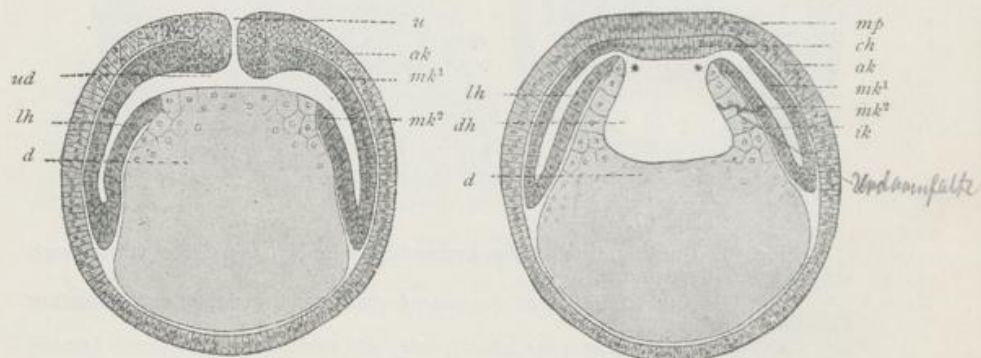


Fig. 69.

Fig. 70.

Fig. 69 und 70. Zwei Schemata für die Entwicklung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbeltieren.

Fig. 69. Querschnitt durch den Urmund eines Embryo. — Fig. 70 etwas vor dem Urmund.

u Urmund, *ud* Urdarm, *lh* Leibeshöhle, *dh* Darmhöhle, *d* Dotter, *ak* äußeres Keimblatt, *mk¹*, *mk²* parietale und viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *mp* Medullarplatte, *ch* Chordaanlage.

Bei den Amphibien läßt sich also das mittlere Keimblatt nach den Gegenden, in welchen es mit dem Darmdrüsenblatt längere Zeit zusammenhängt, wie uns die Geschichte seiner Entstehung gelehrt hat, in zwei Abschnitte zerlegen: in einen Abschnitt, der sich zu beiden Seiten der Chorda ausbreitet, und in einen zweiten, der den Urmund umgibt. Der eine kann als parachordales oder gastrales, der andere als peristomales Mesoderm bezeichnet werden. Doch kommt dieser Unterscheidung nur eine topographische, keine tiefere genetische Bedeutung zu. Denn da nach unserer, schon früher (S. 68, 76, 85) besprochenen Ansicht sich der Urmund von vorn nach hinten schließt, und da sich die Chorda im Bereich der Nahtlinie bildet, so ist klar, daß

Mesoderm

ursprünglich das parachordale Mesoderm ebenfalls durch Einfaltung an den Urmundrändern entstanden ist zur Zeit, als sie sich noch nicht in der Nahtlinie verbunden hatten. Oder mit anderen Worten: das mittlere Keimblatt, welches auf jüngeren Entwicklungsstadien peristomal liegt, wird auf vorgerückteren Stadien parachordal oder gastral. Bei den Wirbeltieren entsteht das mittlere Keimblatt überhaupt nur durch Einfaltung in der Umgebung der Urmundränder.

Der Leser wird die Umwandlung des peristomalen in das parachordale Mesoderm sich leicht verständlich machen können, wenn er in den Figuren 67 und 69 sich die Ränder der beiden Urmundlippen zusammenlegen, verschmelzen und in der auf S. 62 beschriebenen Weise noch weiter umwandeln läßt. Es wird so das eine (Fig. 69) in das andere Schema (Fig. 70) übergeführt.

Mannigfache Vergleichspunkte zur Entwicklung des Amphioxus ergeben sich unter Zugrundelegung der früher besprochenen Schemata (Fig. 62A u. B, Fig. 60 u. 61) von selbst und brauchen daher hier nicht genauer durchgeführt zu werden. Noch mehr aber tritt die Übereinstimmung mit den beim Amphioxus erhaltenen Befunden im Laufe der weiteren Entwicklung hervor. Denn in genau derselben Weise wie bei ihm wird auch bei den Tritonen, die wir als Repräsentanten der Amphibien weiter besprechen wollen, an den Stellen, wo anfangs ein Zusammenhang zwischen den Anlagen von Mesoderm, Chorda und Darm besteht, später eine vollständige Sonderung derselben herbeigeführt.

Der Sonderungsprozeß wird bei Triton zunächst dadurch eingeleitet, daß sich die Chordaplatte einkrümmt und zur Chordarinne wird (Fig. 71ch). Indem sie sich hierbei an ihren Rändern kontinuierlich in die parietale Lage des mittleren Keimblattes (*mk*¹) 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 viszerale Lamelle des mittleren Keimblattes (*mk*²) in das Darmdrüsenblatt (*ik*) umbiegt und die Darmfalte bildet. Man vergleiche hiermit das entsprechende Stadium von Amphioxus (Fig. 56).

Auf einem nächstfolgenden Stadium (Fig. 72), in welchem sich die verdickte, aus langen Zylinderzellen bestehende Medullarplatte deutlich von den kleiner gewordenen, kubischen Elementen des Hornblattes absetzt, beginnt sich das mittlere Keimblatt an der Einstülpungsstelle von seiner Umgebung abzuschnüren; die parietale Lamelle löst sich von der Chordaanlage, desgleichen die viszerale Lamelle vom Darmdrüsenblatt ab, und beide verschmelzen hierauf mit ihren abgelösten Rändern untereinander. Durch diesen Vorgang ist die Anlage des mittleren Keimblattes und der Leibeshöhle nach allen Seiten eine in sich abgeschlossene und von der Umgebung getrennte geworden. Gleichzeitig haben sich Chordaanlage (*ch*) und Darmdrüsenblatt (*ik*) ebenfalls wieder wie auf dem Durchschnitt durch einen Amphioxus-Embryo (Fig. 57) mit ihren freien Rändern aneinander gelegt, so daß die Chordaanlage wie eine Verdickung des Darmdrüsenblattes erscheint und noch eine Zeitlang an der oberen Begrenzung des Darms teilnimmt.

Auch dieses Stadium verändert sich rasch durch einen zweiten Sonderungsprozeß. Die zu einem soliden Stab umgebildete Chorda wird nach und nach von der Begrenzung des Darms ausgeschlossen (Fig. 73) dadurch, daß unter ihr die aus großen Dotterzellen zusammengesetzten Hälften des Darmdrüsenblattes (*ik*) einander entgegen-

wachsen und in einer medianen Naht verschmelzen (s. Amphioxus, Fig. 58).

Schluß des bleibenden Darms an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Leibessäcke vom inneren Keimblatt und Entstehung der Chorda dorsalis sind somit bei den Amphibien, wie beim Amphioxus Prozesse, die auf das

Fig. 71.

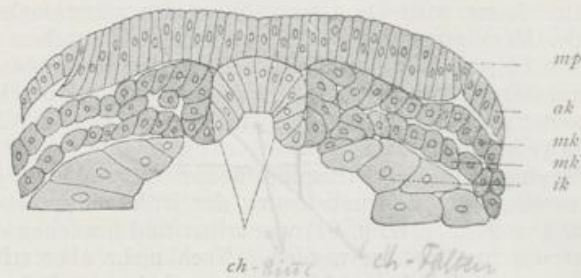


Fig. 72.

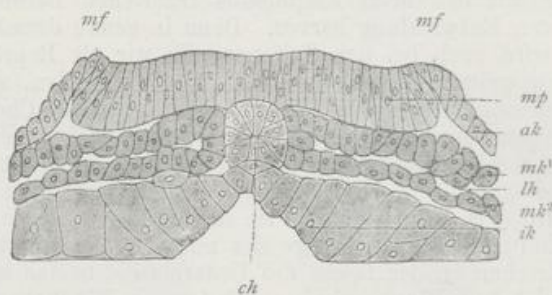


Fig. 73.

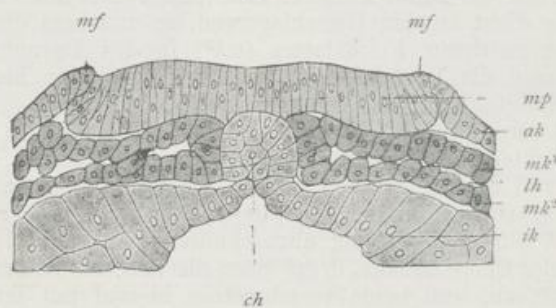


Fig. 71–73. Drei Querschnitte aus einer Schnittserie durch einen Triton-Embryo, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen. Die Schnitte illustrieren die Entwicklung der Chorda aus der Chordaanlage und die Abschnürung der beiden Hälften des mittleren Keimblattes.

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

innigste ineinander greifen. Auch hier beginnt die Abschnürung der genannten Teile am Kopfende des Embryo und schreitet langsam nach hinten fort. Am hinteren Ende aller Wirbeltierembryonen aber bleibt noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen, durch deren Vermittlung das Längenwachstum 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 (Fig. 74) 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. 74.

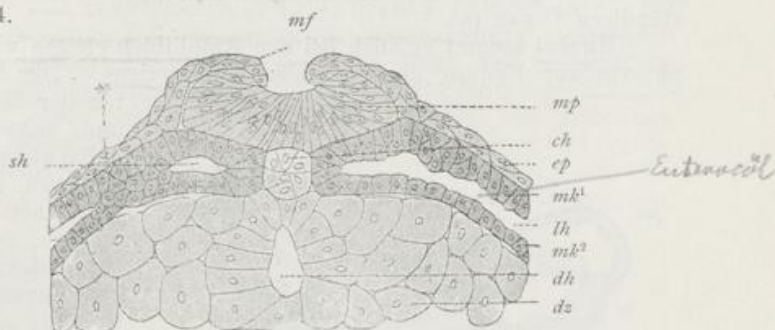


Fig. 75.

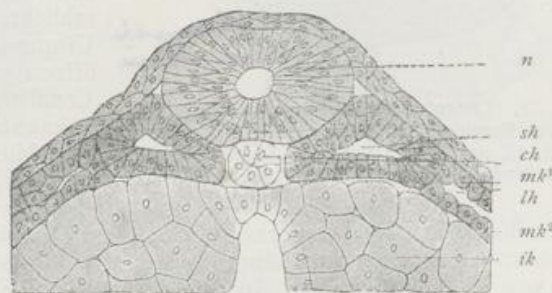


Fig. 74. Querschnitt durch ein Ei vom Triton, dessen Medullarfurche dem Verschlusse nahe ist.

Fig. 75. Querschnitt durch ein Ei vom Triton mit geschlossenem Nervenrohr und wohlentwickelten Rückensegmenten.

mf Medullarfalten, *mp* Medullarplatte, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *ep* Epidermis oder Hornblatt, *mk* mittleres Keimblatt, *mk*¹ parietales, *mk*² viszerales Mittelblatt, *ik* inneres Keimblatt, *sh* Segmenthöhle.

Noch ein Wort über die erste Anlage des Zentralnervensystems bei den Amphibien. Wie die Chorda gastral von der Nahtlinie der Urmundränder, 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. 65 B), verdickt sich das äußere Keimblatt längs zweier schmaler Streifen, indem die Zellen sich in die Länge strecken zur Nervenplatte (Fig. 71—73); diese grenzt sich scharf vom Hornblatt ab, in dessen Bereich die Zellen kubisch 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, an welchen sich

die Medullarplatte in das dünne Hornblatt fortsetzt, heben sich allmählich deutlicher über die Oberfläche des Eies empor und bilden die Medullarfalten oder -wülste (Fig. 74mf). 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. 75), die Ränder der Falten verwachsen ganz; das geschlossene Medullarrohr (*n*) löst sich hierbei in der auf S. 62 besprochenen Weise längs der Verwachsungsstelle oder Naht von der Zellenmembran, von der es ursprünglich ein Bestandteil gewesen ist, vollständig ab und wird zu einem ganz selbstständigen Organ (*n*).

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

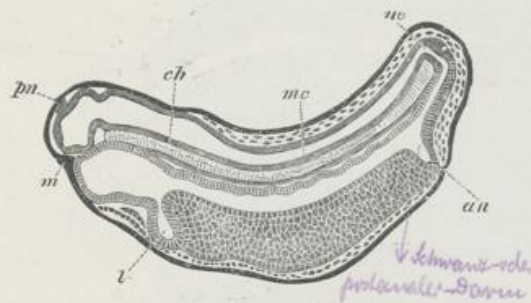


Fig. 76. Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo vom Bombinator. Nach GÖTTE.
m Mund, *an* After, *l* Leber, *ne* Canalis neurentericus, *mc* Medullarrohr, *ch* Chorda, *pn* Zügeldrüse.

und Zentralkanal des Rückenmarks werden. Der Canalis neurentericus ist auf dem nebenstehenden Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator (Fig. 76 *ne*) auf das deutlichste zu sehen. (Genauerer hierüber in dem Kapitel IX.)

Für die Lehre vom exzentrisch 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 künstliche Eingriffe kann man es erreichen, daß bei Froscheiern zwar der eine Teil der Gastrulation, das Einwandern (Invagination) von Zellmaterial, vor sich geht, dagegen der exzentrische Verschluß des Urmundes infolge einer gewissen Schädigung des Eies entweder ganz oder teilweise unterbleibt. Unter diesen Umständen bilden die Urmundränder einen großen Ring, der das ganze Dotterfeld einschließt und gleichsam als einen enorm entwickelten RUSCONISCHEN Dotterpfropf von außen sichtbar bleiben läßt. Trotz der Hemmung des Urmundschlusses, durch welche die ganze Rückengegend des Embryo nicht zustande gekommen ist, gehen die Differenzierungsprozesse in dem Zellenmaterial der Urmundränder, welche den Rücken durch

ten 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. 59) beschriebenen Verbindung zwischen Darm

ihre Verwachsung hätten bilden sollen, weiter vor sich; nur entsteht jetzt auf der rechten und der linken Seite des Urmundringes eine halbe Medullarplatte, eine halbe Chordaanlage, nur eine Reihe von Rücken-segmenten, über deren Bildung erst das sechste Kapitel handelt.

Eine derartige, für die Richtigkeit der Urmundtheorie überaus beweiskräftige Hemmungs-mißbildung, welche übrigens zuweilen auch im Freien gesammelte Froscheier zeigen, ist in den Fig. 77 und 78 abgebildet. Fig. 77 gibt eine Ansicht des ganzen mißgebildeten Frosch-Embryo. Man kann an dem ovalen, eine flache Schüssel darstellenden Gebilde Kopf- und Schwanzende (*k* u. *ar*) deutlich unterscheiden. Am Kopf ist der vorderste Teil der von dicken Medullarwülsten umgebenen Hirnplatte entstanden, an deren hinterem Rand eine Einsenkung in die Kopfdarmhöhle führt (*kd*). Hinter ihr ist die ganze Rücken-gegend durch einen Schlitz geöffnet, durch welchen der Nahrungs-dotter 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

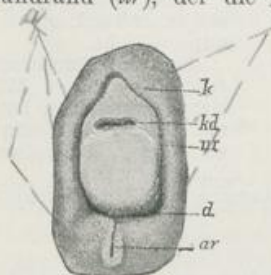


Fig. 77.

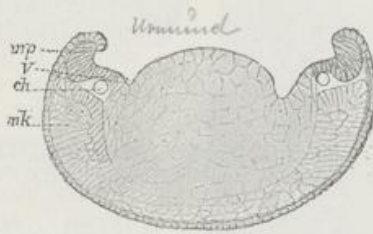


Fig. 78.

Fig. 77. Mißgebildeter Frosch-Embryo mit hochgradiger Urmundspalte, vom Rücken aus gesehen. Nach HERTWIG.

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

Fig. 78. Querschnitt durch das hintere Drittel des Rumpfes der in Fig. 77 abgebildeten Mißbildung. Nach HERTWIG.

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

selbst stark verdickt ist, weil er sich schon in verschiedene Organe differenziert hat. Denn wie der Querschnitt Fig. 78 lehrt, welcher etwa durch die Mitte des in Fig. 77 abgebildeten Embryo hindurchgelegt ist, befindet sich der Urmundrand schon auf einem weit vorgeschrittenen Embryonalstadium; er hat sich in eine halbe Medullarplatte (*mp*), in Chorda (*ch*), mittleres Keimblatt (*mk*) und Rücken-segmente gesondert.

Zugunsten unserer Urmundtheorie spricht ferner noch in hohem Maße die Beobachtung, daß Hemmungs-mißbildungen des Frosches, welche die in den Fig. 77 und 78 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 Urmund-ränder tun, über das Dotterfeld von links und rechts nach der Median-ebene hinüber und beginnen allmählich von vorn nach hinten zu verschmelzen, linke mit rechter Rückenmarkshälfte, linke mit rechter Chorda-hälfte.

Solche zur Norm zurückkehrende, ältere Mißbildungen sind in den Fig. 79 und 80 in einer Totalansicht und auf einem Querschnitt abgebildet. In Fig. 79 ist das Kopfende und ein der Brustregion etwa entsprechender Abschnitt des Rumpfes im ganzen normal gebildet, dagegen zeigt sich noch in der Gegend der Lenden- und Sakralregion eine Spaltung der dorsalen Achsenorgane und eine Öffnung, die einen runden Dotterpfropf einschließt und sich schon dadurch deutlich als erhalten gebliebener Rest des Urmundes (Blastoporus) zu erkennen gibt. Ein Querschnitt etwas vor dem Urmundrest (Fig. 80) zeigt, daß die Anlagen von Chorda- und Nervenrohr noch doppelte sind, aber im Vergleich zum Querschnitt durch ein früheres Stadium (Fig. 78)

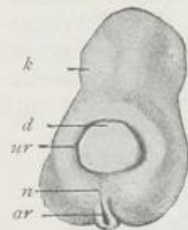


Fig. 79.



Fig. 80.

ch Chorda, d Darm, rs Rückensegment, wg Wolffscher Gang, v Verbindung zwischen beiden Rückenmarkshälften (mr).

Fig. 79. Ältere Mißbildung von *Rana fusca* mit Urmundspalte vor dem Schwanzende. Nach HERTWIG.

k Kopf, d Dotterpfropf, ur Urmundrand, ar Aterrinne, n Naht.

Fig. 80. Querschnitt durch eine ältere Mißbildung von *Rana fusca* mit Urmundspalte etwas vor dem Dotterpfropf. Nach HERTWIG.

schon näher nach der Medianebene des Rückens zusammengetreten sind. Hierbei hat sich jede der in Fig. 78 zusammengekrümmten, halben Medullarplatten für sich zu einem Rohr geschlossen. Wenn man die Schnittserie, welcher die Fig. 80 entnommen ist, weiter kopfwärts verfolgt, so sieht man die doppelten Anlagen von Chorda und Rückenmark immer näher aneinander rücken, bis sie sich berühren und schließlich zu einem einfachen Chordastrang und zu einem einfachen Nervenrohr verschmelzen.

Ähnliche Mißbildungen, wie sie bei Froscheiern beobachtet sind, kommen auch bei Fischen (Forellen) und bei höheren Wirbeltieren (Huhn), 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 Wirbeltierkörpers, des Urmundes, beruhen, nämlich auf dem Ausbleiben seines normalen Verschlusses. Auf die auch in der Amphioxusentwicklung beobachtete Urmundspalte wurde schon auf S. 69 kurz hingewiesen.

3. Die Keimblattbildung bei den Fischen.

Die eigentümliche, für die meroblastischen Eier beschriebene Zusammensetzung der Keimblase (S. 44, Fig. 41) 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

Modifikationen 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 Bildungsprozesse ab. Sie sind bei den Fischen, besonders aber bei den Selachiern, noch am leichtesten zu verstehen und von den für die Amphibien beschriebenen Verhältnissen abzuleiten. Sie führen nach drei Richtungen zu folgenden Veränderungen:

1. Der zellige Keim beginnt sich Schritt für Schritt weiter in der Fläche auszubreiten; dabei wird er in zwei, später in vier Keimblätter gesondert. In den Anfangsstadien dieser Umbildung liegt er als Scheibe mit scharf abgesetzten Rändern dem Nahrungsdotter auf (Fig. 81). Während in einem kleinen Bezirk der Scheibe die Primitivorgane des Embryo, Nervenrohr, Chorda, Rückensegmente usw., 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, welcher die Anlage des inneren Keimblattes liefert. 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 Teil des Urmundes ausgehend, eine exzentrisch 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 Rückensegmente angelegt werden.

Zu dieser kurzen Übersicht sind noch einige erläuternde Bemerkungen hinzuzufügen. Schon bei Betrachtung der Oberfläche sowie an Durchschnitten (Fig. 82) kann man an dem sich vergrößernden Keim, der gleichsam wie ein Uhrglas über der Keimblasenhöhle (B) mit seinen Rändern dem Nahrungsdotter aufliegt, bald zwei 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; es bildet sich an ihm, wie der Durchschnitt zeigt, zuerst eine kleine Einstülpung (*ud*) aus, die sich allmählich weiter vertieft (Fig. 83). Der hintere Teil des Keims ist infolgedessen eine Strecke weit zweiblättrig



Fig. 81. 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 JABLONOWSKI.

geworden. Zwischen dem eingestülpten oder unteren Keimblatt und dem Nahrungsdotter ist ein enger Urdarm (Fig. 83 *ud*) entstanden, der mehr und mehr die Keimblasenhöhle verdrängt. 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,

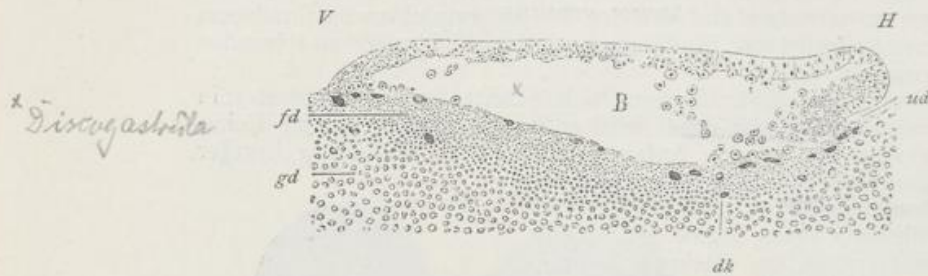


Fig. 82. Medianschnitt durch eine Keimblase von *Pristiurus*, an welcher die Gastrulaeinstülpung beginnt. Nach RÜCKERT.

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

und an welchem sich das äußere (*ek*) in das innere Keimblatt (*en*) umschlägt (Fig. 83 *dl*), entspricht demnach der vorderen Urmundlippe der Amphibiengastrula (Fig. 63 *dl*). Die Urmundrinne bildet einen mit der Konkavität nach vorn gerichteten Halbboogen.

Auch in der Entstehung des mittleren Keimblattes läßt sich ein hoher Grad der Übereinstimmung mit dem Verlauf der Gastrulation

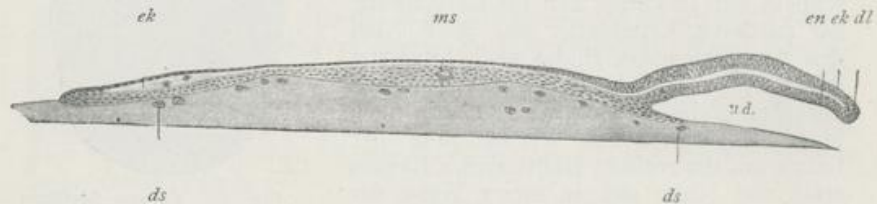


Fig. 83. Medianschnitt durch die in Fig. 85 abgebildete Keimhaut. Nach ZIEGLER.

ek Äußeres Keimblatt, *en* inneres Keimblatt, *ud* Urdarm, *ds* Dottersyncytium, *dl* dorsale Urmundlippe, *ms* Mesenchym.

bei den Amphibien feststellen. Denn bald nach der ersten Anlage des kopfwärts gerichteten Urmundsäckchens beginnt auch schon das mittlere Keimblatt aufzutreten; an ihm können wir im weiteren Verlauf ebenfalls einen peristomalen und einen gastralen Abschnitt unterscheiden. An dem verdickten Urmundrand (Fig. 84) wächst eine kompakte, kleinzellige Masse (*mk*) in den Raum zwischen den beiden primären Keimblättern hinein längs einer tiefen Rinne (*), welcher man den Namen Cölombucht oder Mesodermbildungsrinne gegeben hat. Sie entspricht dem Spalt, welcher bei den Amphibien in der Umgebung des Blastoporus in das mittlere Keimblatt eindringt und die früher unterschiedene Urmundlippe von der Darmlippe trennt (Fig. 67 und Text auf S. 78). Denken wir uns auf dem Durchschnitt die kompakte Zellenmasse, welche das mittlere Keimblatt vorstellt, in zwei Blätter gespalten, so erhalten

wir zwei nach dem Urmundrand sich öffnende Taschen, welche den beiden Leibessäcken in dem für die Amphibien entworfenen Schema (Fig. 69*h*) gleichen. Wir können uns das letztere so abändern, daß es für die Verhältnisse bei den Selachiern ungefähr dienen kann, wenn wir uns den Dotter kolossal vermehrt, den Urmund zum höchsten Grade ausgedehnt und den nicht aus Dotterzellen bestehenden Teil des Keimes flach über dem Dotter ausgebreitet denken.

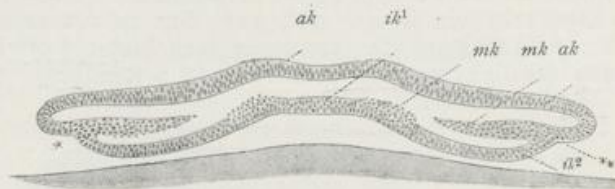


Fig. 84. Querschnitt durch den in Fig. 85 abgebildeten Selachierkeim entsprechend der Linie *sch*. Nach ZIEGLER.

ak Äußeres, *ik*¹ inneres Keimblatt (Chordaentoderm), *ik*² inneres Keimblatt, *mk* mittleres Keimblatt, ** Mesodermbildungsrinne, von welcher das mittlere Keimblatt einwächst.

Auch bei den Selachiern läßt sich eine Reihe von Befunden zugunsten der Ansicht verwerten, daß am hinteren Rande des scheibenförmigen Keimes bei seiner Ausbreitung in der Fläche eine von vorn nach hinten fortschreitende Verschmelzung der linken mit

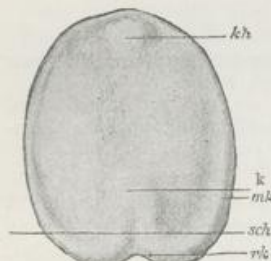


Fig. 85.

Fig. 85. 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. 86. *A, B, C* Schemata, um die Verschmelzung der linken mit der rechten Hälfte des Urmundes in einer Längsnaht zu zeigen, wodurch die Rückengegend des Embryo entsteht, in der sich die Achsenorgane anlegen.

Mit punktierten 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, Rückensegmente sondern.

der rechten Hälfte des Urmundrandes vor sich geht, von der Stelle beginnend, wo die erste Einstülpung aufgetreten ist. Schon bei Betrachtung des Selachierkeimes von der Fläche ist eine charakteristische Einziehung seines Randes zu erkennen, die unter dem Namen der Randkerbe bekannt ist (Fig. 85*rk*). In geringer Entfernung vor ihr wird frühzeitig schon der vorderste Abschnitt der Nervenplatte als querer Hirnwulst (Fig. 85 u. Fig. 81) angelegt, entsprechend den früher be-

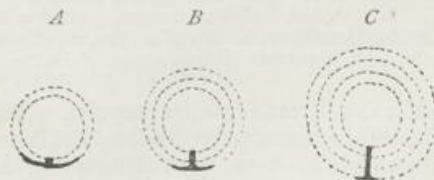


Fig. 86.

schriebenen Verhältnissen bei den Amphibien (S. 77, Fig. 65). 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 Hand in Hand mit der Flächenausbreitung der Keimscheibe sich die nächstfolgenden Abschnitte an den zuerst differenzierten Kopfabschnitt sukzessive angliedern, zuerst die Hals-, dann die Brust-, die Lenden- und zuletzt die Schwanzregion. Hierdurch wird der Abstand zwischen dem zuerst entstandenen queren Hirnwulst und der Randkerbe ein immer größerer. Um zu veranschaulichen, wie bei diesem Wachstum eine von vorn nach hinten fortschreitende Verwachsung der links und der rechts von der Randkerbe gelegenen

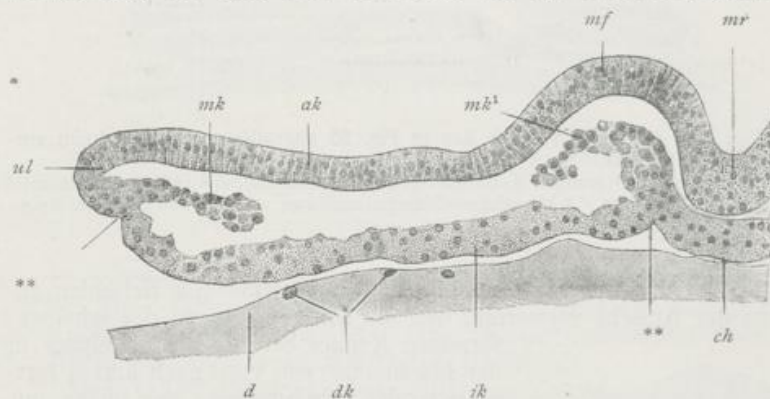


Fig. 87. Querschnitt durch eine Embryoanlage von *Pristiurus melanostomus* (Stadium B von BALFOUR) aus der vorderen Hälfte. Nach RABL.

ak, ik, mk Äußeres, inneres, mittleres Keimblatt, *mh, mk²* peristomales und gastrales Mesoderm, *mf* Medullarfalte, *mr* Medullarrinne, *ul* Urmundlippe, **** Cölobucht oder Mesodermbildungsrinne, *d* Dotter, *dk* Dotterkerne, *ch* Chordaanlage.

Hälfte des Urmundrandes vor sich geht, diene das vorstehende Schema (Fig. 86), dessen beigedruckte Erklärung nachzulesen ist. In der so entstandenen, vorn vom Hirnwulst, hinten von der Randkerbe begrenzten Rückengegend des Embryo sondern sich allmählich die einzelnen Achsenorgane, Nervenrohr, Chorda und zur Seite der Chorda das gastrale oder parachordale Mesoderm, und zwar finden sich nach vorn immer die älteren, nach hinten die jüngeren Entwicklungsstadien der betreffenden Organe; denn es gliedern sich, wie schon früher gesagt wurde, die hinteren Teile, die erst später entstehen, immer von hinten her den vorn und früher entstandenen Teilen an.

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 Umwachsrang unterschieden.

Eine Reihe von Querschnitten durch die Rückengegend liefert genau dieselben Bilder, welche wir schon bei der Entwicklung des Amphioxus und der Amphibien kennen gelernt haben. (Man vergleiche die Fig. 87 und 88 mit den Fig. 68, 71—75 vom Triton und den Fig. 55 und 56 vom Amphioxus.) Links und rechts von der Medianebene, wo auf einem früheren Stadium die Verwachsung der Urmundränder statt-

gefunden hat, besteht die Rückengegend (Fig. 87) nur aus zwei Keimblättern, von denen jetzt das äußere die zur Rinne umgewandelte Nervenplatte (*nr*), das innere die Chordaanlage (*ch*) geliefert hat. Zu beiden Seiten von diesen Anlagen beginnt der Keim dreiblättrig zu werden, indem an der mit einem Doppelstern bezeichneten Stelle mittleres Keimblatt (gastrales oder parachordales Mesoderm) zwischen die beiden primären Keimblätter hineinwächst. Die Stelle ist wieder mit einer tiefen Rinne versehen, welche der Cölombucht am Urmundrand entspricht, von welcher sich das peristomale Mesoderm entwickelt (Fig. 87 ***mk*). Parachordale und peristomale Cölombucht gehen wie die von ihnen entspringenden Abschnitte des mittleren Keimblattes an der Randkerbe ineinander über. Auch dies Verhältnis spricht, abgesehen davon, daß man im Grunde der Randkerbe tatsächlich eine Nahtstelle nachweisen kann, für die Richtigkeit der Lehre, daß die Urmundränder von vorn nach hinten verschmelzen. (Urmundtheorie.)

Auf späteren Stadien wandelt sich die Nervenrinne in der bekannten Weise (s. S. 83) zum Rohr um; die Chordaanlage wird zur stabförmigen Chorda (Fig. 88 *ch*) und wird vom Darmdrüsenblatt (*ik*) unterwachsen; das mittlere Keimblatt (*mk*) löst sich aus dem Zusammenhang, welcher in Fig. 87 an der mit einem Doppelstern bezeichneten Stelle mit der Chordaanlage (*ch*) und dem Darmdrüsenblatt bestanden hatte.

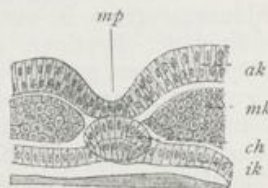


Fig. 88. Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Selachiers. Nach BALFOUR.
ak, ik, mk Äußeres, inneres, mittleres Keimblatt, *ch* Chorda, *mp* Medullarplatte.

4. Die Keimblattbildung bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren.

a) Die erste Phase der Gastrulation.

Bei den großen, dotterreichen Eiern der Reptilien und Vögel ist gerade in den ersten Stadien die Untersuchung des Keimes mit besonderen technischen Schwierigkeiten verknüpft. Immerhin weisen auch hier manche Befunde darauf hin, daß die Entwicklung des inneren Keimblattes im wesentlichen nach demselben Prinzip wie bei den Amphibien und Selachiern vor sich geht, was bei dem jetzigen Stand der gesamten 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 (Fig. 89) an ihm ein mittleres, kreisförmiges, etwas helleres Feld, die Area pellucida oder den hellen Fruchthof der älteren Autoren (*hf*), und einen trüberen, ringförmigen Rand, die Area opaca oder den dunklen Fruchthof (*df*) unterscheiden. Die Unterschiede werden noch deutlicher, wenn man die Keimscheibe vom Dotter abpräpariert und in physiologischer Kochsalzlösung betrachtet.

Die weiteren Vorgänge sind bei den Reptilien leichter als bei den Vögeln und Säugetieren zu verfolgen und zu deuten. Man sieht bei ihnen in der Mitte der Keimhaut und des hellen Fruchthofs eine etwas weniger durchsichtige Stelle auftreten, welche bei Untersuchung des

vom Dotter abgelösten Keimes auf schwarzem Grund weißlich erscheint (Fig. 90) und als der Embryonalschild (*sch*) bezeichnet wird. Er ist dadurch entstanden, daß in seinem Bereich die zum Epithel zusammengefügtten Zellen der Keimhaut erst kubisch, später zylindrisch geworden sind, während umgekehrt in der Peripherie die Zellen sich immer mehr abgeflacht haben und dementsprechend durchsichtiger erscheinen. Bald ist an dem ovalen Schild auch ein vorderer und ein hinterer Rand zu erkennen, indem an diesem sich eine kleine, weiß erscheinende Stelle als ein nach hinten gerichteter Vorsprung absetzt, der sogenannte Primitivknoten (MEHNERT) oder die Primitivplatte (WILL), der Ausgangspunkt und das Zentrum für alle weiteren Bildungsvorgänge (Fig. 90 *pr*).

Schon in dieser Lage des Primitivknotens als des zukünftigen Bildungszentrum ist ein sehr wichtiger Unterschied in der Keimblattbildung der Reptilien, an welche sich die Vögel und Säugetiere anknüpfen lassen, gegenüber der Keimblattbildung in den meroblastischen Eiern der Elasmobranchier und Teleostier gegeben. Denn während bei diesen die Prozesse, die zur Ausbildung des embryonalen Körpers führen, vom Rand der Keimhaut aus ihren Ursprung nehmen, spielen sie sich in den

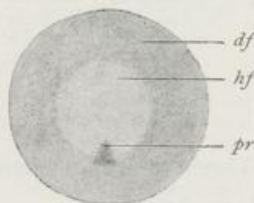


Fig. 89.

Fig. 89. Keimhaut eines Wasservogels, *Haliplana*, mit dunklem und hellem Fruchthof (*df* u. *hf*) und mit der ersten Andeutung des Primitivstreifens (*pr*). Nach SCHAUINSLAND.

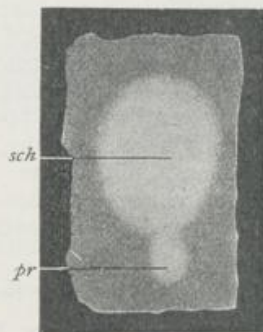


Fig. 90.

Fig. 90. Embryonalschild mit Primitivplatte vom Embryo von *Lacerta muralis*. Nach WILL.

sch Embryonalschild, *pr* Primitivplatte.

jetzt zu untersuchenden Klassen der Wirbeltiere mehr oder minder annähernd in ihrer Mitte ab. Infolgedessen ist bei den Fischen das hintere Ende des Embryo bis zur Zeit, wo die Schwanzknospe auftritt, immer mit dem Rande der Keimhaut verbunden: der Embryo entwickelt sich, wie man das Verhältnis kurz ausdrücken kann, randständig, und zwar, wie wir gesehen haben, unter Beteiligung des Zellenmaterials des Randes, welcher zugleich die Urmundlippe darstellt. Im zweiten Fall spielt bei der Entwicklung des Embryo der Rand der Keimhaut gar keine Rolle und besitzt überhaupt andere Eigenschaften als bei den Elasmobranchiern und den Teleostiern, bei denen er in großer Ausdehnung zum Urmundrand wird. Der Embryo bildet sich, um das Verhältnis wieder durch ein Schlagwort zu bezeichnen, mittelständig.

Von der Primitivplatte geht die Entwicklung des inneren Keimblattes aus. In ihrem Bereich ist, im Unterschied zum Embryonal-

schild mit seinen hohen Zylinderzellen, die Trübung durch eine erhebliche Wucherung der Zellen hervorgerufen worden und ist hierdurch ein dicker Knoten von teils fester, teils locker verbundenen Elementen entstanden. Im Anschluß hieran haben sich die in der Keimhöhle zerstreuten Dotterzellen zu einer zweiten Schicht unter der Decke der Keimblase, unter den Zylinderzellen des Schildes, zusammengefügt; sie sind meist abgeplattet, von verschiedener Form und Größe und hängen meist nur locker untereinander zusammen. Sie stellen das neugebildete innere Keimblatt dar, welches von KUPFFER als Paraderm oder Dotterblatt, von VAN BENEDEN als Lecithophor beschrieben worden ist (Fig. 91).

Ähnlich wie bei den Reptilien liegen die Verhältnisse bei den Vögeln, obwohl bei ihnen eine Primitivplatte nicht zu erkennen ist. Gleich nach der Ablage besteht die Keimhaut vom Huhn, auf dem Durchschnitt untersucht, aus mehreren Zellenlagen, die sich in ihrer Beschaffenheit voneinander unterscheiden. Die oberflächlichen Zellen sind zu einer festen Epithelmembran untereinander verbunden; sie sind kubisch oder zylindrisch und im Bereich des hellen Fruchthofes durch einen feinen Spalt von den tieferen Zellenlagen getrennt, dagegen im Randbezirk des dunklen Fruchthofes von ihnen nicht abzugrenzen. Die darunter gelegenen Zellen zeigen ein minder beständiges Verhalten und liegen, je mehr das Ei in seiner Entwicklung zurück



Fig. 91. Medianschnitt durch eine Keimhaut mit Primitivplatte von *Lacerta muralis*. Nach WELDON.
pr Primitivplatte, dl dorsale Urmundlippe.

ist, um so lockerer und unregelmäßiger in kleinen Gruppen und Strängen zusammen, die eine Art Netzwerk bilden. In der Mitte der Area pellucida ist die untere Schicht dünner und breitet sich über einer kleinen Höhle aus, die sie vom weißen Dotter des PANDERSCHEN KERNS trennt und Keimhöhle oder subgerminale Höhle heißt. Auch in ihr finden sich vereinzelt runde Furchungskugeln, zum Teil unmittelbar auf dem weißen Dotterboden, der selbst eine Anzahl Kerne einschließt und das zentrale Dottersyncytium VIRCHOWS darstellt. Nach dem Randbezirk (Area opaca) zu wird die untere Schicht, besonders entsprechend dem späteren hinteren Rand, dicker und liegt unmittelbar dem weißen Dotter auf, welcher mit seinen eingestreuten Kernen ein peripheres Dottersyncytium ausmacht. Man hat den gesamten, etwas verdickten, zelligen Rand der Keimhaut Randwulst (GÖTTE) oder Keimwulst (KÖLLIKER), bourrelet blastodermique (DUVAL) genannt.

Der so beschaffene Keim befindet sich noch am Ende des Blastulastadiums. Es entspricht die oberflächliche festgefügte Schicht kubischer Zellen der Decke der Keimblase, der enge Spalt unter ihr der Furchungs- resp. Keimblasenhöhle, und die locker auf dem weißen Boden verstreuten, vegetativen Zellen lassen sich dem Boden der Keimblase vergleichen. Ein inneres Keimblatt ist erst von dem Zeitpunkt

an vorhanden, wenn sich die zuvor locker verteilten und meist kugeligen Zellen unter starker Abplattung zu einer wirklichen Membran fester zusammengeordnet haben. Zuweilen nimmt diese Umwandlung schon vor der Bebrütung ihren Anfang, in den meisten Fällen ist sie ihre erste Folge.

An Längsschnitten (Fig. 92 u. 93) findet man dann im hinteren Bereich des hellen Fruchthofes unter der oberflächlichen Schicht zylindrischer Zellen oder der ursprünglichen Decke der Keimblase, die jetzt zum äußeren Keimblatt geworden ist, durch einen scharfen Spalt von ihm getrennt, ein dünnes Häutchen abgeplatteter Zellen, das Entoderm. Es hängt nach hinten mit dem hier dicker gewordenen Randwulst zusammen, in einer Gegend, welche sich etwa der Primitivplatte der Reptilien würde vergleichen lassen, während es nach vorn zu und etwas seitwärts mit freiem, unregelmäßigem Rand aufhört. Im vorderen Bereich des hellen Fruchthofes breitet sich daher das äußere Keimblatt



Fig. 92.

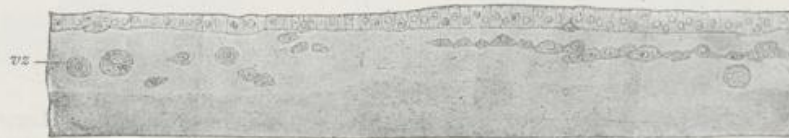


Fig. 93.

Fig. 92. Sagittaler Durchschnitt durch die Keimhaut des Hühnchens, einige Stunden nach Beginn der Bebrütung. Nach HERTWIG.

Fig. 93. Ein Stück der Keimhaut von Fig. 92, aus dem Bezirk, wo das innere Blatt mit freiem Rand aufhört; stärker vergrößert. Nach HERTWIG.

ak, ik Äußeres und inneres Keimblatt, vz isolierte vegetative Zellen, ak¹ Bezirk des äußeren Keimblattes, unter welchem das innere noch fehlt.

bis zum vorderen Randwulst unmittelbar über einer Höhle aus, welche man als Keimblasenhöhle bezeichnen und nach hinten in die Urdarmhöhle verfolgen kann. Wie auf früheren Stadien sind in den Höhlen und auf dem Dotterboden noch einzelne runde Embryonalzellen zerstreut, die allmählich an Zahl abnehmen und zum Wachstum des unteren Keimblattes aufgebraucht werden. Unter ihnen befinden sich auch einzelne, nur aus Dotter bestehende, größere und kleinere Kugeln, die Megasphären von His, die nichts anderes als vom Dotter abgelöste Ballen sind und zur Ernährung der Zellen der Keimblätter dienen. Nach längerer Dauer der Bebrütung dehnt sich das innere Keimblatt mit seinem freien Rand weiter nach vorn und seitlich aus und verschmilzt dann zuletzt auch hier mit dem Randwulst, wodurch seine Bildung ihren Abschluß findet (Fig. 94).

Wie aus dieser Darstellung hervorgeht, gleicht die Art und Weise, wie sich bei Reptilien und Vögeln das innere Keimblatt anlegt, sehr

wenig den bisher beschriebenen Formen der Gastrulation beim Amphioxus, bei den Amphibien und den Fischen. Von einer wirklichen Einstülpung ist keine Spur mehr nachzuweisen. Es läßt sich am besten der Vorgang als eine Unterwachsung der Decke der Keimblase durch die zerstreuten vegetativen Zellen und durch ihre feste Vereinigung zu einem inneren Keimblatt definieren. Auf die Frage, inwieweit dieser Vorgang von den ursprünglichen Verhältnissen durch Nachweis von Übergangsformen ableitbar ist und als eine stark abgeänderte Modifikation der Gastrulation gedeutet werden kann, hier eine Antwort zu geben, würde uns zu weit führen. Genaueres findet sich hierüber in der 9. Auflage des Lehrbuchs und im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre (Bd. I, S. 824 und 859).

Ebenso schwierig wie bei den Vögeln ist die Entwicklung des inneren Keimblattes bei den Säugetieren auf die Gastrulation der übrigen Wirbeltiere zurückzuführen. Das bei den Untersuchungen am meisten benutzte Objekt, welches wir auch unserer Darstellung zugrunde legen wollen, ist gewöhnlich das Kaninchen gewesen; außerdem sind noch Fledermaus, Maulwurf, Schwein, Schaf, Igel, Beuteltiere usw. untersucht worden. Während das Ei der Säugetiere im Eileiter durch die Flimmerbewegung des Epithels langsam nach der Gebärmutter hingetrieben wird, ist es durch den Furchungsprozeß in einen kugeligen Haufen kleiner Zellen zerfallen (Fig. 27). Darauf entsteht in seinem Innern durch Abscheidung von Flüssigkeit eine kleine spaltförmige Höhle (Fig. 95 *kb*). Der Keim ist somit in das Blasen- oder Blastulastadium eingetreten. Die Wand der Keimblase oder Vesicula blastodermica wird, wie schon seit BISCHOFFS Arbeiten bekannt ist, aus einer einzigen Lage mosaikartig angeordneter, polygonaler Zellen gebildet, einen kleinen Bezirk ausgenommen. Hier ist die Wand durch einen Haufen etwas körnchenreicherer und dunklerer Zellen (*) verdickt, welche einen in die Keimblasenhöhle vorspringenden Höcker bedingen.

Für die weitere Entwicklung der Säugetiere ist nun vor allem der Umstand besonders charakteristisch, daß sich die Keimblase bei ihnen, wie bei keinem anderen Wirbeltier, durch Zunahme von Flüssigkeit, die viel Eiweiß enthält und bei Zusatz von Alkohol körnig gerinnt, außerordentlich vergrößert (Fig. 96) und bald einen Durchmesser von 1 mm gewinnt. Natürlich ist bei diesen Wachstumsvorgängen auch die Zona pellucida (*zp*) verändert und zu einem dünnen Häutchen ausgedehnt worden. Ihr liegt eine schon von den Wandungen des Eileiters ausgeschiedene Gallerte 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

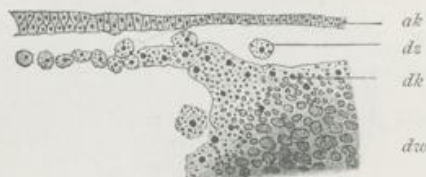


Fig. 94. Durchschnitt durch den Rand der Keimhaut eines 6 Stunden bebrüteten Hühnereies. Nach DUVAL.
ak Äußeres Keimblatt, dz Dotterzelle, dk Dotterkerne, dw Dotterwall.

Zellhöcker 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 Wandteil der Keimblase fortsetzt. An der Platte spielen sich, wie an der Keimscheibe der Reptilien und Vögel, 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 übereinander gelagerten Elemente dagegen sind größer und protoplasmareicher.

Bis hierher befindet sich das Ei der Säugetiere 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, ist jetzt bei Betrachtung von der Fläche (Fig. 97)

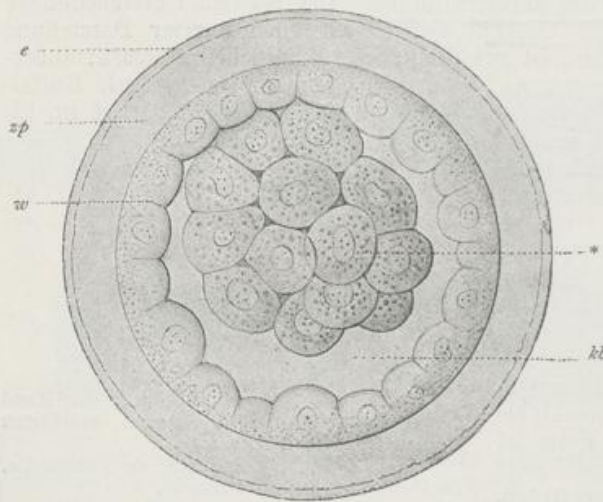


Fig. 95. Keimblase eines Kanincheneies. Nach E. VAN BENEDEN.

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

ein weißlicher Fleck zu sehen, der anfangs rund, später oval und birnenförmig wird. Er entspricht dem Embryonschild der Reptilien (Areaembryonalis, Embryonalfleck KÖLLIKERS) und ist daher mit demselben Namen belegt worden. Er besteht aus zwei durch einen deutlichen Spalt getrennten und voneinander ablösbaren Keimblättern (Fig. 98). 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 Teils der Blasenwand, welcher den Schild bildet; es ist aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt: 1. aus einer tieferen Lage kubischer oder runder, größerer Elemente und 2. aus einer oberflächlichen Lage einzelner, platter Zellen, die von RAUBER zuerst genauer beschrieben worden sind und nach ihm als RAUBERSCHE 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 Teil der Blasenwand haben allein ausmachen sehen. Das innere Keimblatt ist anfänglich nur an einem kleinen Teil der Blasenwand, am

Schild und in seiner nächsten Umgebung, entwickelt; es hört mit einem gezackten Rande frei auf; hier finden sich locker aneinander grenzende, amöboide Zellen, die durch ihre Vermehrung und Ortsveränderung wohl das Weiterwachstum des Blattes bedingen. Dieses breitet sich nämlich an den älteren Eiern von dem Schild nach dem entgegengesetzten Eipol langsam aus; nach und nach wird so die ganze

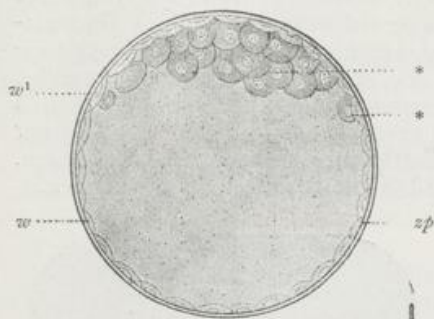


Fig. 96.

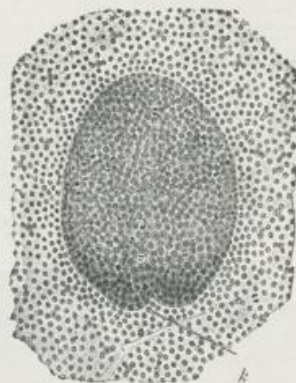


Fig. 97.

Fig. 96. Ältere Keimblase eines Kaninchens. Nach E. VAN BENEDEN.

zp Zona pellucida, w einfache, noch mehr als in Fig. 95 verdünnte Wand der Keimblase, * Haufen der Embryonalzellen von Fig. 95, abgeplattet zu einer Scheibe, die den abgeplatteten Zellen der Blasenwand w^1 anliegt.]

Fig. 97. Ein Stück Keimhaut mit Embryonschild von einem Hundeei, 16 Tage nach der letzten Begattung, von der Fläche gesehen. Nach BONNET.

k Randkerbe.

Keimblase zweiblättrig. Während dies geschieht, gehen auch Veränderungen an dem oval gewordenen und etwas vergrößerten Schild vor sich. Die RAUBERSEHE Schicht verschwindet, die unter ihr gelegenen, kubischen oder kugelförmigen Zellen sind zylindrisch geworden und schließen noch dichter zusammen. Beide primären Keimblätter sind jetzt nur einschichtig.



Fig. 98. Schnitt durch den Embryonschild eines Kaninchenkeims, 5 Tage nach der Empfängnis. Nach KÖLLIKER.

ah, ih Äußeres und inneres Keimblatt, rz RAUBERSEHE Deckschicht.

Zur Illustration dieser Verhältnisse dienen auch die beiden folgenden Figuren, welche ein 7 Tage altes Kaninchenei in zwei verschiedenen Ansichten darstellen. Bei Betrachtung von oben (Fig. 99) ist der jetzt oval gewordene Schild (ag) zu sehen. Bei seitlicher Ansicht (Fig. 100) 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 Säugetieren die zweiblättrige aus der einblättrigen Anlage entwickelt. Nach der Kleinheit des Eies, nach dem Verlauf des Furchungsprozesses 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 Gastrula-bildung 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 Säugetiere hinsichtlich ihrer Keimblattbildung sich mehr an die großen, dotterreichen Eier der Reptilien und Vögel unmittelbar anschließen.

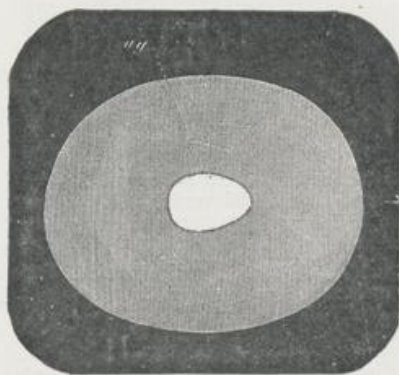


Fig. 99.

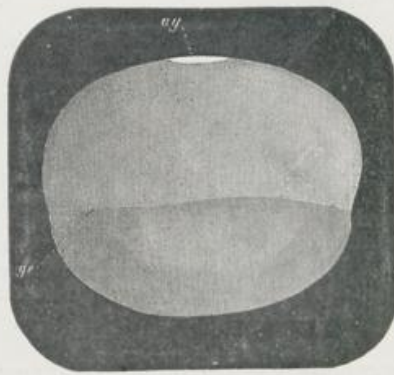


Fig. 100.

Fig. 99 und 100. Keime des Kaninchens von 7 Tagen ohne äußere Eihaut, Länge 4,4 mm. Nach KÖLLIKER. 10mal vergrößert.

Fig. 99 von oben, Fig. 100 von der Seite gesehen.

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

Dieser Umstand, sowie auch noch manche anderen Verhältnisse, die im achten Kapitel ausführlicher besprochen werden sollen, lassen die Annahme als notwendig erscheinen, daß entfernte Vorfahren der Säugetiere große, dotterreiche Eier besessen haben und ovipar gewesen sind. Bei ihren Nachkommen jedoch haben die Eier aus später (Kap. VIII) noch genauer zu erörternden Gründen ihren Dottergehalt zum größten Teil wieder eingebüßt; sie sind daher 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. Sie ist ebenso wie bei den Reptilien und Vögeln außerordentlich modifiziert. Auch hierüber ist das Nähere in meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und im Handbuch, Bd. I, S. 907 nachzulesen.

Als Eigentümlichkeit für mehrere Ordnungen der Säugetiere (z. B. für Wiederkäuer, Schweine u. dgl.) ist noch zu erwähnen, daß ihre Vesicula blastodermica frühzeitig zu einem außerordentlich langen

und feinen Schlauch auswächst, der sich in den Hörnern des Uterus bicornis einbettet. Ein solcher ist vom Schaf in Fig. 101 auf zwei Drittel verkleinert dargestellt, nach einem Präparat von BONNET, welches

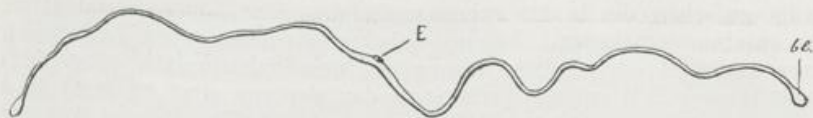


Fig. 101. Langer Eischlauch des Schafes, 12 Tage 2 Stunden nach der Begattung herauspräpariert; auf zwei Drittel verkleinert. Nach BONNET.
E Embryonalschild, bl blasenartige Erweiterung des Schlauches an seinen Enden.

12 Tage nach der Begattung aus dem Uterushorn isoliert wurde. Der sehr kleine Embryonalschild (E) ist in der Mitte des Schlauches zu sehen.

b) Die zweite Phase der Gastrulation.

Die zweite Phase der Keimblattbildung ist bei den Amnioten ausgezeichnet durch eine lebhaft Wucherung des äußeren Keimblattes, welche das Material zur Anlage der Chorda und des mittleren Keimblattes liefert. Hierbei kommt es bei den Reptilien zu einer Einstülpung, die seit ihrer Entdeckung durch KUPFFER lange Zeit für die Gastrulatasche gehalten und der Gastralhöhle des Amphioxus und der Amphibien verglichen worden ist. Obgleich die Ähnlichkeit eine sehr große ist, muß der Vergleich doch als ein irriger bezeichnet werden, da die Zellen, welche einwachsen und die Einstülpungshöhle begrenzen, nicht zur Auskleidung des Darmraumes dienen, also nicht das Darmdrüsenblatt (das sekundäre Entoderm) liefern, welches ja auf der ersten Phase der Gastrulation schon entstanden ist (Paraderm von KUPFFER). Vielmehr läßt sich die eingestülpte Zellmasse allein der Chorda-Mesodermanlage des Amphioxus, welche in der schematischen Fig. 60 mit den Buchstaben *ms* und *ch* bezeichnet ist, oder der Wucherung vergleichen, welche bei den Amphibien (Fig. 66 *M* und 67 *mk*¹, *mk*²) auf der zweiten Phase der Keimblattbildung in der Umgebung des Blastoporus und bei den Elasmobranchiern (Fig. 84 *mk*) vom Urmundrand aus zwischen die primären Keimblätter hineinwächst und als eine geschlossene Falte, als eine Cölomtasche, gedeutet worden ist. Die Einstülpungshöhle der Reptilien entspricht mithin nur dem unter der Chordaanlage gelegenen Hohlraum und den Spalten, die sich von hier und vom Urmundrand zwischen beide Blätter des Mesoderms hineinsenken. Daher habe ich mit Rücksicht auf die spätere Verwendung des Zellenmaterials die Einstülpung bei den Reptilien als Mesodermsäckchen bezeichnet.

Wir lernen hier einen interessanten Unterschied in der Bildung der Keimblätter zwischen niederen und höheren Wirbeltieren kennen. Während bei dem Amphioxus, den Cyklostomen, Ganoiden und Amphibien, den Elasmobranchiern und Teleostiern der Charakter der Einstülpung deutlich bei der Entwicklung des inneren Keimblattes, aber weniger und stärker modifiziert bei der Entwicklung des mittleren Keimblattes hervortritt, ist das Umgekehrte bei den Reptilien der Fall. Der Tatbestand selbst ist folgender: An der Primitivplatte, die schon oben (S. 92) als das Zentrum für alle weiteren Bildungsvorgänge

bezeichnet wurde, entsteht später in der gewucherten Zellenmasse, mit welcher das schon vorhandene Darmdrüsenblatt zusammenhängt, eine kleine Grube, die sich mehr und mehr zu einem Blindsack vertieft (Fig. 102). Das Mesodermsäckchen (Fig. 103) wächst in den Spalt-raum zwischen die beiden schon vorhandenen primären Keimblätter, sie auseinanderdrängend, hinein, wobei sein geschlossenes Ende nach vorn gerichtet ist. Seine Öffnung auf der Primitivplatte (Fig. 102) stellt längere Zeit einen queren Spalt dar, der von einer vorderen und hinteren Lippe begrenzt wird. Die vordere Lippe (Fig. 103) ist schärfer ausgeprägt und springt nach außen stärker als die hintere Lippe vor, welche sich ohne schärfere Abgrenzung in der Primitivplatte verliert. Später krümmt sich die vordere Lippe halbmondförmig mit nach hinten gerichteter Konkavität, sie wird hufeisenförmig und umfaßt einen kleinen nach außen vorspringenden Höcker, welcher sich dem Rusconischen Dotterpfropf vergleichen läßt. Die Öffnung des Säckchens entspricht dem Urmund der Amphibien zur Zeit, wo sich in seinem Umkreis das mittlere Keimblatt anlegt, also auf der zweiten Phase der Gastrulation; sie kann daher in dieser Beschränkung als der Urmund der Reptilien in späterer Zeit bezeichnet werden.



Fig. 102. Oberflächenbild der Keimhaut der Natter mit breiter Urmundspalte. Nach HERTWIG.

zustellen, worüber uns Längs- und Querschnitte unterrichten (Fig. 103 und 104). Ein medianer Streifen seiner Decke (Fig. 103), welcher durch einen schmalen Spalt vom Zylinderepithel des Embryonalschildes getrennt wird, ist sehr dick und aus länglichen, zylindrischen Zellen zusammengesetzt; er entspricht der Chordaanlage der bisher besprochenen Wirbeltiere (Fig. 56, 68, 87 *ch*). Der Boden ist nach vorn verdünnt und besteht aus platten Zellen, während er sich nach hinten verdickt und in die Primitivplatte übergeht. Aus den seitlichen Wandungen des Mesodermsäckchens sind, wie man am besten an Querschnitten sieht (Fig. 104), solide Zellmassen, die mittleren Keimblätter in den Spalt-raum zwischen innerem und äußerem Keimblatt links und rechts von der Chordaanlage hineingewachsen und sitzen ihm wie zwei Flügel an, die sich nach ihrem Rand hin allmählich verdünnen. Von den Grenzblättern überall durch einen Spalt getrennt, können sie nur aus der Wand des Mesodermsäckchens ihren Ursprung genommen haben. Sie entsprechen dem parachordalen oder gastralen Mesoderm der Amphibien und Fische. Aber auch der peristomale Teil fehlt nicht, wie ein Durchschnitt etwas hinter der vorderen Urmundlippe zeigt (Fig. 105).

Auch an den seitlichen Urmundlippen, die das vordere Ende der Primitivplatte zwischen sich fassen, sieht man ebenfalls zwei Mesodermflügel, die noch etwas weniger stark entwickelt sind, sich zwischen die Grenzblätter hineinschieben.

Am Mesodermsäckchen der Reptilien, für welche die Natter als Vertreter gewählt ist, sind noch folgende Einzelheiten und Veränderungen fest-

Ehe wir die weiteren Schicksale des Mesodermsäckchens bei den Reptilien verfolgen, sei vorher noch auf die entsprechenden Bildungen bei Vögeln und Säugetieren eingegangen. Auch bei diesen entstehen

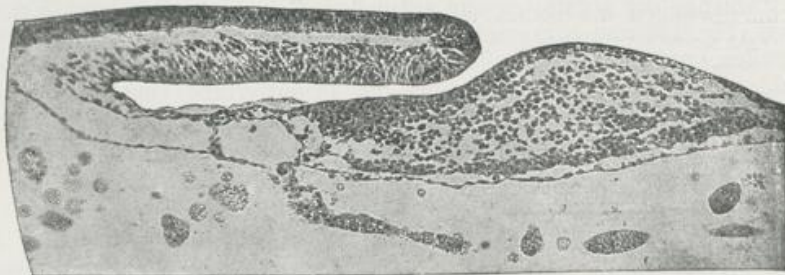


Fig. 103. Längsschnitt durch eine Keimhaut der Natter mit großem Mesodermsäckchen kurz vor dem Durchbruch seines Bodens. Nach HERTWIG.

in einem beschränkten medianen Bezirk, welcher der Primitivplatte der Reptilien entspricht, aber schmaler und dafür viel länger ist, Wucherungen des äußeren Keimblattes und liefern eine seiner unteren Fläche

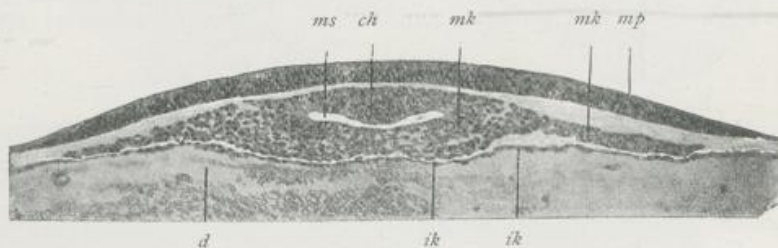


Fig. 104.

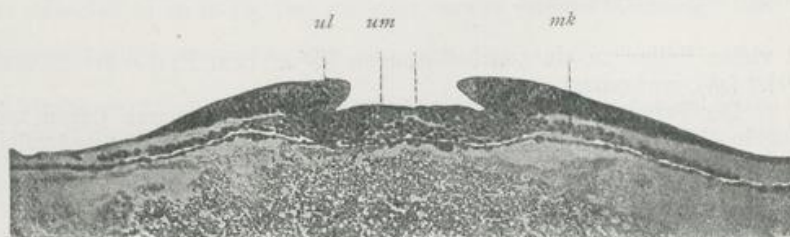


Fig. 105.

Fig. 104 und 105. Zwei Querschnitte durch das Mesodermsäckchen einer Natter, deren Keim sich etwa auf dem in Fig. 102 abgebildeten Stadium befindet. Nach HERTWIG.

Fig. 104. Querschnitt in geringer Entfernung vor der vorderen Urmundlippe. — Fig. 105. Querschnitt hinter der vorderen Urmundlippe. Nach HERTWIG.
ch Chordaanlage, *d* Dotter, *ik*, *mk* inneres und mittleres Keimblatt, *ms* Höhle des Mesodermsäckchens, *ul* seitliche Urmundlippe, *um* Boden des Mesodermsäckchens, *mp* Medullarplatte.

ansitzende leistenförmige Verdickung. Die Leiste ist in der Embryologie der Vögel und Säugetiere schon seit langer Zeit unter dem Namen des Primitivstreifens bekannt und viel besprochen worden.

Sowohl bei den Vögeln (Fig. 106) als bei den Säugetieren (Fig. 107) entsteht der Primitivstreifen im hinteren Bereich des hellen Fruchthofes; er fällt in seiner Richtung mit der späteren Medianebene des Embryo zusammen, ist etwa 1 mm lang und 0,2 mm breit. Bei Flächenbetrachtung der abgelösten und auf hellem Grund ausgebreiteten Keimhaut (Fig. 106 und 107) erscheint er als ein trüberer, weil zellenreicherer Streifen, auf dessen Oberfläche, besonders in der vorderen Hälfte, bald mehr, bald minder deutlich die Primitivrinne eingegraben ist. Das vordere Ende des Streifens ist besonders bei den Säugetieren zum Primitiv- oder HENSENSchen Knoten verdickt, in welchem die Primitivrinne sich häufig tiefer einsenkt und die Primitivgrube bildet. Auch das hintere Ende zeigt sich

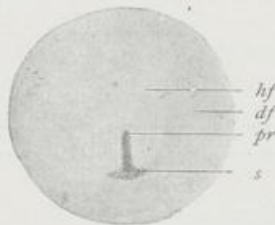


Fig. 106.

Fig. 106. Keimhaut vom Wasservogel *Haliplana* mit weiter entwickeltem Primitivstreifen (*pr*). Nach SCHAUINSLAND.
s Sichelförmige Verbreiterung oder Endwulst, *hf*, *df* heller und dunkler Fruchthof.

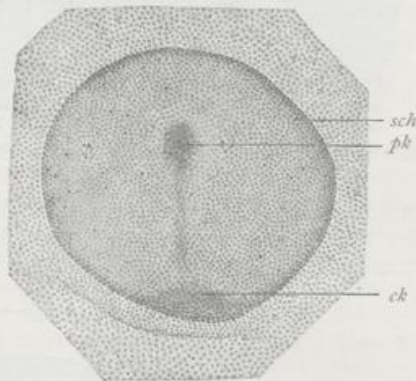


Fig. 107.

Fig. 107. Embryonalschild mit Primitivstreifen vom Hundeier. Nach BONNET.
pk Primitiv-(HENSENScher) Knoten, *ck* Caudalknoten oder Endwulst, *sch* Grenze vom Embryonalschild.

in vielen Fällen zu einer sichelförmigen Figur, dem End- oder Caudalwulst (*ck*), verbreitert.

Der Primitivstreifen ist, wie Querschnitte durch Keime von Vögeln (Fig. 108) und Säugetieren (Fig. 109) lehren, einzig und allein

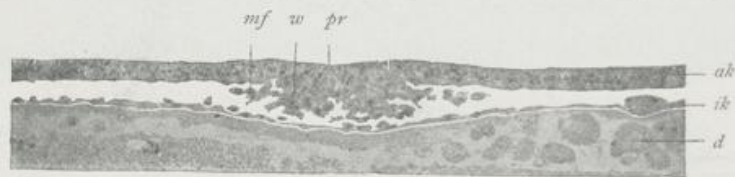


Fig. 108. Querschnitt durch den Primitivstreifen einer Hühnerkeimhaut nahe 10 Stunden Bebrütung. Nach HERTWIG.
ak, *ik* Äußeres und inneres Keimblatt, *pr* Primitivrinne, *w* Zellenwucherung, *mf* Mesodermflügel, *d* Dotter.

durch eine lebhafte Wucherung im äußeren Keimblatt, die längs der axialen Mittellinie stattfindet und sehr zahlreiche Kernteilungsfiguren zeigt, hervorgerufen worden. Die neugebildeten Elemente scheiden aus dem Niveau des äußeren Keimblattes an seiner unteren Fläche

aus und treten, wie sich aus der Form der Zellen schließen läßt, durch amöboide Bewegungen in den Spaltraum zwischen den beiden Grenzblättern hinein, eine Leiste bildend. An dem Wucherungsprozeß ist das innere Keimblatt (*ik*) nicht in der geringsten Weise beteiligt, da es nur eine einfache Lage außerordentlich abgeplatteter Zellen bildet und überall durch einen Spalt vom Primitivstreifen deutlich getrennt ist.



Fig. 109. Querschnitt durch den Primitivstreifen eines Kaninchens 6 Tage 18 Stunden nach der Begattung. Nach KÖLLIKER.
Bezeichnungen wie in Fig. 108.

Wie bei den Reptilien die Primitivplatte und das Mesoderm-säckchen, bildet der Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere und seine gleich noch zu beschreibende, nach vorn gerichtete und daher als Kopf-fortsatz bekannte Verlängerung den Ursprungsort des mittleren Keimblattes. Wie dort, dringen auch hier die durch Wucherung sich noch weiter vermehrenden Zellen in den Spalt zwischen den beiden Grenz-

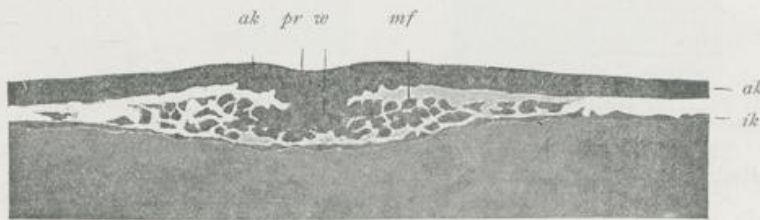


Fig. 110. Querschnitt durch den Primitivstreifen eines Hühnerkeimes, der weiter entwickelt ist als in Fig. 108, gleichfalls nach 10 Stunden Bebrütung. Nach HERTWIG.
Bezeichnungen wie in Fig. 108.

blättern hinein und liefern zwei flügelartige Anhänge zu beiden Seiten des Primitivstreifens (Fig. 110). Von ihrem zentralen Ursprung aus breiten sich die beiden Mesodermflügel, je ältere Stadien man untersucht, immer weiter in der Peripherie aus (Fig. 111); sie erreichen bald die Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthof und dringen von da in den Bereich des letzteren hinein, wo sie in einen dünnen Rand

Fig. 111. Querschnitt durch den Primitivknoten eines 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeimes. Nach RABL.



auslaufen. Das so entstandene mittlere Keimblatt wird später kompakter und zellenreicher, und da es, abgesehen vom Primitivstreifen, durch einen Spalt von den Grenzblättern in dieser Periode seiner Entwicklung scharf getrennt ist, kann es von ihnen auch kein Zellenmaterial zu seinem Wachstum beziehen.

Bald nach seiner Entstehung entwickelt sich am Primitivstreifen, wie schon erwähnt, der Kopffortsatz, ein Gebilde, von dem sich nachweisen läßt, daß es dem Mesodermsäckchen der Reptilien homolog ist. Bei Betrachtung der ausgebreiteten Keimhaut von der Oberfläche fällt auf etwas späteren Stadien sowohl bei Keimen von Vögeln

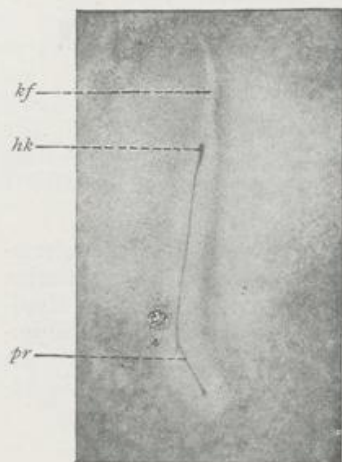


Fig. 112.

Fig. 112. Primitivstreifen mit kurzem Kopffortsatz einer 26 Stunden bebrüteten Hühnerkeimhaut. Nach HERTWIG.

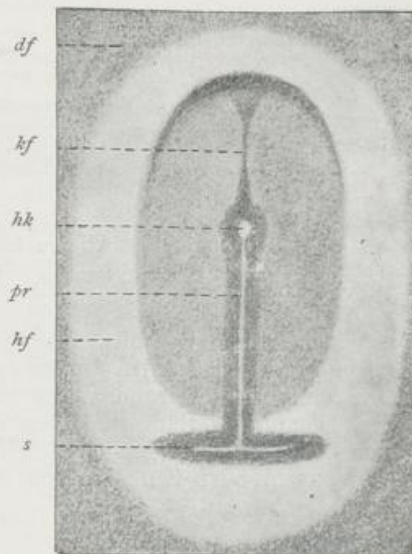


Fig. 113.

Fig. 113. Keimhaut vom Sperling mit weit entwickeltem Primitivstreifen und Kopffortsatz. Nach SCHAUINSLAND.

df, hf Dunkler und heller Fruchthof, *pr* Primitivrinne des Primitivstreifens, *kf* sein Kopffortsatz, *hk* HENSENScher Knoten mit Primitivgrube, *s* Sichel.

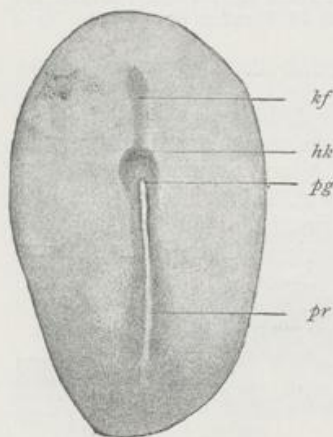


Fig. 114. Embryonalanlage vom Kaninchen. Nach E. VAN BENEDEN.

pr Primitivstreifen, *kf* Kopffortsatz, *hk* HENSENScher Knoten, *pg* Primitivgrube.

(Fig. 112 und 113) wie von Säugtieren (Fig. 114) ein dunklerer Streifen auf, der vom HENSENSchen Knoten aus eine Strecke weit nach vorn in das Embryonalschild hineinreicht. Auf Querschnitten untersucht, liefert er den in Fig. 115 von einem Kaninchenkeim abgebildeten Befund. Ein dickerer Zellstrang geht zu beiden Seiten in zwei dünnere Zellplatten über, welche die Fortsetzung der vom Primitivstreifen entspringenden Mesodermflügel nach vorn sind. Vom Querschnitt durch den Primitivstreifen selbst ist das Bild nur dadurch verschieden, daß der Kopffortsatz durch eine glatte Kontur vom äußeren Keimblatt scharf abgetrennt ist und daher vom HENSENSchen Knoten aus frei in den Spaltraum zwischen den Grenzblättern vorragt. Vom Mesodermsäckchen der Reptilien unterscheidet sich

der Querschnitt durch den Kopffortsatz des Kaninchens auf den ersten Blick sehr wesentlich dadurch, daß ihm jede Spur einer Höhlung fehlt. Dort liegt ein hohler, hier ein kompakter Zellstrang vor. Wie wenig aber derartige Unterschiede ins Gewicht fallen und wie leicht in der Entwicklung Höhlungen von Taschen und Ausstülpungen verloren gehen, das zeigt sich auch hier wieder. Denn die vergleichende Entwicklungsgeschichte hat uns mit mehreren Fällen bekannt gemacht, in denen auch bei Säugetieren der Kopffortsatz eine freilich sehr enge Höhle besitzt, die an der Grube des Primitivknotens nach außen mündet und gewöhnlich als Chordakanal beschrieben wird. Ein solcher ist z. B. beim Meerschweinchen und Schaf, noch deutlicher aber bei der Fledermaus vorhanden. Von einem Längsschnitt durch denselben hat uns VAN BENEDEN die nebenstehende Abbildung (Fig. 116) gegeben, welche mit dem Längsschnitt durch das Mesodermsäckchen der Natter (Fig. 103) übereinstimmt.



Fig. 115. Äuerschnitt durch den Kopffortsatz eines 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeimes, welchem auch die Fig. 111 angehört. Nach RABL.

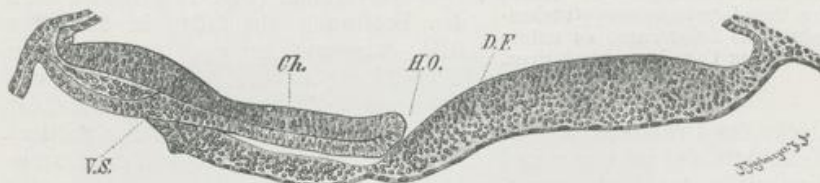


Fig. 116. Medianschnitt durch den Chordakanal eines Keimes von *Vespertilio murinus* vor seiner Eröffnung. Nach E. VAN BENEDEN.

V.S. Vordere Öffnung in einer Querspalte bestehend, D.F. Primitivstreifen, H.O. hintere Öffnung an der Primitivgrube, Ch. Chordaplatte.

Den besten Beweis aber für die Richtigkeit der Ansicht, daß einerseits die Primitivplatte und das Mesodermsäckchen der Reptilien, andererseits der Primitivstreifen und der Kopffortsatz der Vögel und Säugetiere homologe Gebilde sind, liefert das Studium ihrer weiteren Entwicklung, die in auffälligen Einzelheiten ganz frappante Übereinstimmungen aufweist.

c) Weitere Umwandlungen der Primitivorgane bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren.

Bei den Reptilien tritt bald nach der Anlage des Mesodermsäckchens ein Stadium ein, auf welchem seine Bodenplatte längs eines Streifens in der Medianebene mit dem dünnen, inneren Keimblatt verwächst. Hierauf entstehen an der Verwachungsstelle in größerer Anzahl spaltartige Durchbrechungen, die sich allmählich erweitern, bis eine einzige große Durchbruchöffnung unter Resorption der Zellbrücken zustande gekommen ist. Das Mesodermsäckchen hat sich demnach jetzt in den unter dem Darmdrüsenblatt gelegenen Raum, in die Urdarmhöhle, geöffnet. Fig. 117 stellt eine vom Dotter abpräparierte Keimhaut vom Gecko dar, an welcher man bei Betrachtung von der unteren Fläche die zahl-

reichen Durchbruchstellen am Boden des Mesodermsäckchens und die noch stehengebliebenen, zum Netz verbundenen Zellstränge erblickt, die aber später auch noch schwinden.

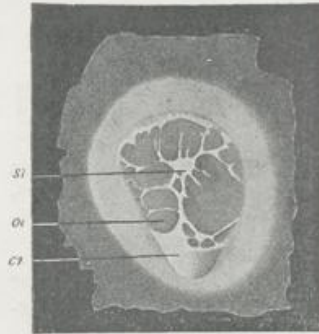


Fig. 117. Vom Dotter erhobene Keimhaut vom Gecko, in der Ansicht von unten. Nach WILL.

oe Durch Durchbruch entstandene Öffnungen im Boden des Mesodermsäckchens, *st* stehengebliebene Zellstränge, *cn* untere Wand des Canalis neurentericus.

Decke des Urdarms gelegenen Chordaanlage (*ch*) entspringt das mittlere Keimblatt und geht an seinem Ursprung links und rechts von der Durchbruchstelle des Säckchens durch die beiden Urdarmfalten (*udf*) in das Darmdrüsenblatt über. Das Verhältnis der Primitivanlagen zueinander ist genau dasselbe, wie wir es in den Fig. 56, 68, 87 kennen gelernt haben.

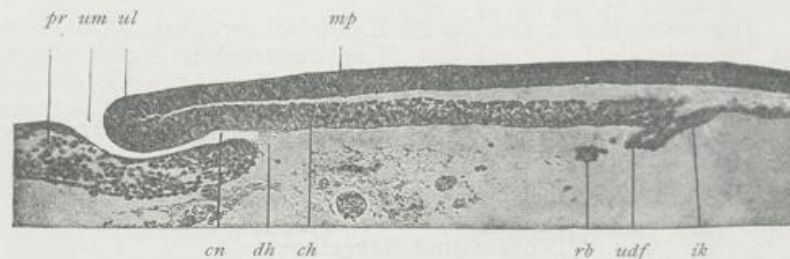


Fig. 118. Längsschnitt durch das Mesodermsäckchen der Natter, an deren Boden der Durchbruch erfolgt ist. Nach HERTWIG.

pr Primitivplatte, die nach vorn in den Boden des Mesodermsäckchens übergeht, *rb* strangförmige Reste des Bodens, *udf* Urdarmfalte, *ch* Chordaanlage, *ul* vordere Urmundlippe, *mp* Medullarplatte, *cn* Canalis neurentericus, *um* Urmund, *ik* inneres Keimblatt.

Was die entsprechenden Vorgänge bei den Vögeln und Säugetieren betrifft, so ist als erster Punkt der Übereinstimmung hervorzuheben, daß auch bei ihnen sich eine Verwachsung mit dem inneren Keimblatt ausbildet. Dieselbe erfolgt zuerst im Bereich des HENSENSchen Knotens

und dehnt sich nach vorn über den ganzen Kopffortsatz und nach hinten auf eine bald größere, bald kleinere Fläche des Primitivstreifens aus. So ergeben sich die Durchschnittsbilder, wie sie in den Fig. 120 und 121 vom Hühnchen, in Fig. 122 vom Kaninchen dargestellt sind. Fig. 120

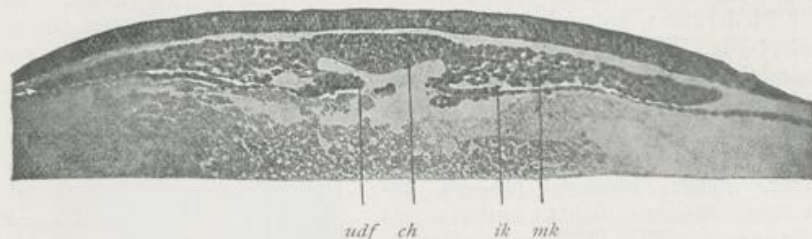


Fig. 119. Querschnitt durch das Mesodermisäckchen der Natter an der Stelle, wo der Durchbruch in den Urdarm erfolgt ist. Nach HERTWIG.
ik, mk Inneres und mittleres Keimblatt, *ch* Chordaanlage, *udf* Urdarmfalten.

und 122 zeigen die Verschmelzung am Knoten, in dessen Bereich, ebenso wie am vorderen Ende des Primitivstreifens, alle drei Keimblätter fest untereinander zusammenhängen. Fig. 121 dagegen lehrt, wie am

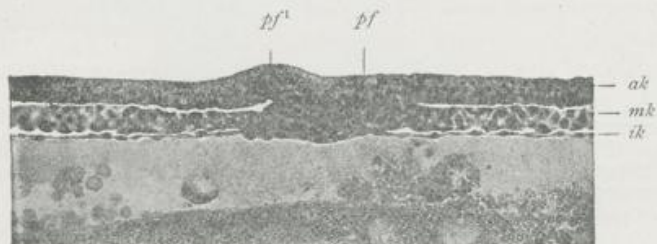


Fig. 120.

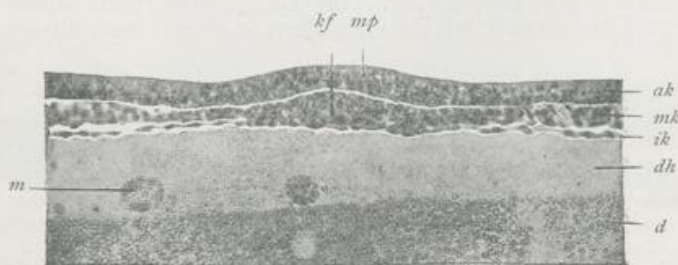


Fig. 121.

Fig. 120. Querschnitt durch den Hensenschen Knoten eines Hühnerkeimes nach 21 Stunden Bebrütung. Nach HERTWIG.

Fig. 121. Querschnitt durch den Kopffortsatz desselben Keimes wie in Fig. 120. *ak, ik, mk* Äußeres, inneres und mittleres Keimblatt, *pf', pf* linke und rechte die Primitivrinne begrenzende Primitivfalte, *kf* Kopffortsatz, *mp* Medullarplatte, *d* Dotter, *dh* Darmhöhle, *m* Megaspähren.

Kopffortsatz nur eine Verwachsung mit dem Darmdrüsenblatt besteht, dagegen das äußere Keimblatt jetzt durch einen Spalt abgetrennt ist, wie in der entsprechenden Gegend (Fig. 119) bei den Reptilien.

Eine zweite sehr wichtige Übereinstimmung mit den Vorgängen bei den Reptilien ist das so charakteristische Auftreten von einer oder mehreren Öffnungen an bestimmten Stellen der Keimblätter. Am größten ist die Übereinstimmung in den Fällen, wo sich ein Chordakanal im Kopffortsatz, wie beim Meerschweinchen, dem Schaf und der Fledermaus, entwickelt hat. Ein Pendant zu Fig. 117 vom Gecko liefert Fig. 123, die untere Ansicht eines glatt ausgebreiteten Embryonalschildes vom Meerschweinchen mit Primitivstreifen (*pr*) und Kopffortsatz. Dieser läßt eine Anzahl hintereinander gelegener, größerer und kleinerer, heller Flecken (o^1 — o^3) erkennen, welche nichts anderes als Öffnungen sind, die durch Durchbruch am Boden des Chordakanals entstanden sind.



Fig. 122.

Fig. 122. Querschnitt durch den Primitivknoten eines Kaninchenkeims mit fünf Ursegmenten. Nach RABL.

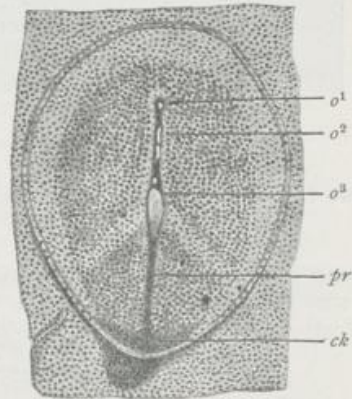


Fig. 123.

Fig. 123. Embryonalschild vom Meerschweinchen mit Primitivstreifen (*pr*) und Kopffortsatz, in welchem eine Reihe von Eröffnungen (o^1 , o^2 , o^3) des Chordakanals entstanden sind. Nach LIEBERKÜHN.
ck Caudalknoten.

Ebenso entspricht dem Medianschnitt durch das eröffnete Mesodermsäckchen der Natter (Fig. 118) der Medianschnitt durch einen eröffneten Chordakanal, wie ihn VAN BENEDEN von einem älteren Keim

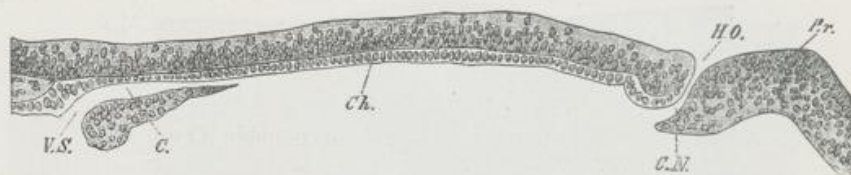


Fig. 124. Medianschnitt durch den in großer Ausdehnung eröffneten Chordakanal eines Keimes von *Vespertilio murinus*. Nach VAN BENEDEN.

C.N. Neurenterischer Kanal, *C.* vorderer persistierender Teil des Chordakanals, *Pr.* Primitivstreifen, *V.S.* vordere Öffnung, *H.O.* hintere Öffnung des ursprünglichen Chordakanals.]

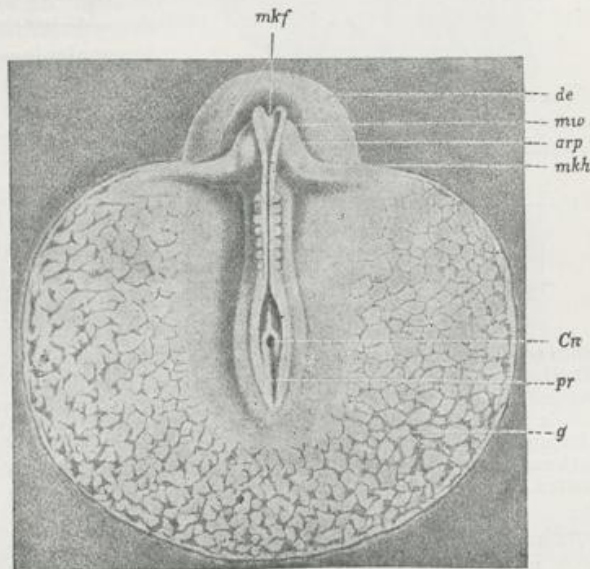
der Fledermaus abgebildet hat (Fig. 124). Der Durchbruch des Bodens, der auf einem jüngeren Stadium (Fig. 116) noch ganz erhalten ist, hat sich fast in der gesamten Länge vollzogen und nur noch zwei Brücken stehen gelassen, ein Stück des Bodens am vorderen Ende, wo er noch geraume Zeit bestehen bleibt, und ein hinteres Stück, welches wie beim Gecko einen Fortsatz des Primitivstreifens nach vorn bildet. Die Aus-

mündung des Chordakanals nach außen, die am HENSENSchen Knoten schon an jüngeren Keimen besteht, stellt nach erfolgtem Durchbruch (Fig. 124) eine Verbindung zwischen Urdarm und der Oberfläche der Medullarplatte, später der Medullarrinne, schließlich der Höhle am hinteren Ende des Nervenrohrs her; sie muß daher jetzt als *Canalis neurentericus* bezeichnet werden.

In den Fällen, in denen ein Chordakanal fehlt, kommt es wenigstens stets an einer Stelle, in einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium, zu einer Durchbruchöffnung, und zwar am HENSENSchen Knoten; von ihm wurde schon erwähnt, daß sich in ihm gewöhnlich die Primitivrinne zu einer Grube vertieft (Fig. 125). Indem ihr Boden einreißt, entsteht ein Kanal (*cn*), der ebenfalls als *Canalis neurentericus* bezeichnet werden muß, da er später, wenn die Primitivrinne (*pr*) von den Medullarfalten umwachsen wird, die charakteristische Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr herstellt (Fig. 125). Ein solcher ist

Fig. 125. Keimhaut von *Diomedea* mit sieben Paar Rückensegmenten, Gefäßhof, Medullarrinne und Medullarwülsten. Nach SCHAUMSLAND.

■ *Cn* *Canalis neurentericus* (Primitivgrube), *pr* Primitivrinne, *g* Gefäßanlagen, *de* ein vom mittlerem Keimblatt noch nicht überzogener Teil des Dottertodermis, *mw* Medullarwülste, *mhh* Mesodermhörner, *mkf* mesodermfreier Bezirk der Keimhaut, aus dem das Proamnion entsteht.



auch von einem sehr jungen menschlichen Embryo beobachtet worden (Graf SPEE). Die schuhsohlenartige Embryoanlage (Fig. 126) zeigt eine offene Medullarrinne und an ihrem hinteren Ende einen kurzen Primitivstreifen (*pr*) mit HENSENSchem Knoten, der von einem Kanal durchbohrt ist. Derselbe ist sogar auffallend weit, wie der nebenstehende Querschnitt (Fig. 127) lehrt.

Wenn wir zum Schluß noch in einigen Sätzen das Verhältnis der Keimblattbildung zwischen den Amnioten und den amnionlosen Wirbeltieren erörtern, so hat die vergleichende Entwicklungsgeschichte zu dem Ergebnis geführt, daß die Primitivplatte der Reptilien und die an ihrem vorderen Ende gelegene Öffnung, sowie der Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere dem Urmund der niederen Wirbeltiere entsprechen. Allerdings sind starke Modifikationen namentlich dadurch eingetreten, daß der Urmund bis auf unbedeutende Öffnungen durch Verwachsung geschlossen ist.

Infolgedessen ist die Primitivrinne von einem gewissen Zeitpunkt ihrer Ausbildung an die einzige Stelle in der Keimhaut der Amnioten, in deren Bereich alle drei Keimblätter, wenn auch nur in geringerer Ausdehnung, längs eines schmalen Streifens untereinander verschmolzen sind und sich als gesonderte

Lagen nicht unterscheiden lassen, während sie seitwärts davon durch einen Spalt deutlich getrennt sind.

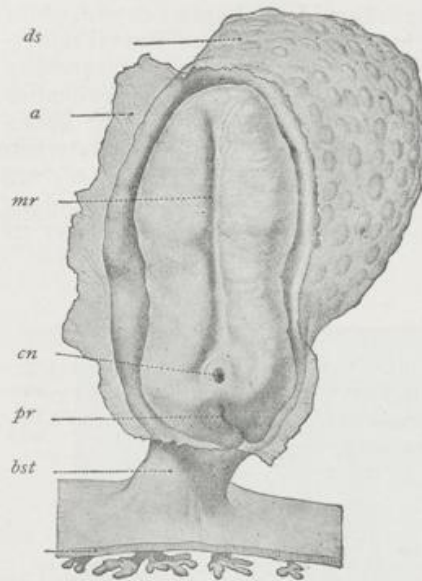


Fig. 126. Dorsalansicht einer menschlichen schuhsohlenartigen Embryonalanlage mit Dottersack. Das Amnion geöffnet. Länge 2 mm. Nach Graf SPEE.

a Amnion, bst Bauchstiel, cn äußere Mündung des Canalis neurentericus, ds Dottersack, mr Medullarrinne, pr Primitivstreifen.

Zur Veranschaulichung dieses wichtigen Verhältnisses sollen drei lehrreiche Querschnitte durch die Primitivrinne von Embryonen der Säugetiere und des Menschen dienen. An der tief einschneidenden Primitivrinne einer Embryonalanlage des Kaninchens (Fig. 128 *pr*) hängen alle drei Keimblätter eine Strecke weit untereinander 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 (*mk¹*) umbiegt, während das viscerale Mittelblatt (*mk²*) in das einschichtige Darmdrüsenblatt (*ik*) übergeht. Zwischen den Primitivfalten oder Urmundlippen (*ul*) ist sogar bei Embryonen von Kaninchen und Fledermäusen eine dem Dotterpfropf der Amphibien entsprechende Bildung (Fig. 129*d*) beobachtet worden.

Es ist nun gewiß von hohem, allgemeinem Interesse, daß auch die Untersuchung eines außerordentlich jungen menschlichen Keimes

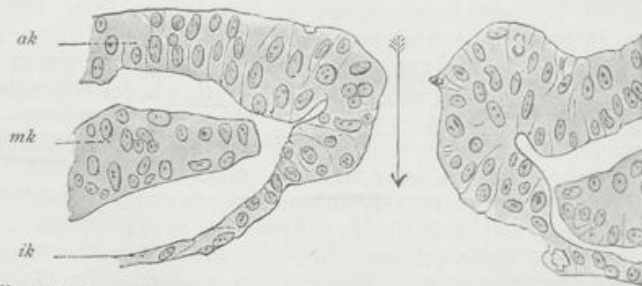


Fig. 127. Querschnitt durch den Canalis neurentericus des in Fig. 126 abgebildeten menschlichen Embryo. Nach Graf SPEE.

ak, *ik*, *mk* Äußeres, inneres und mittleres Keimblatt.

durch Graf SPEE ein Querschnittsbild (Fig. 130) geliefert hat, welches der vom Kaninchen mitgeteilten Abbildung zum Verwechseln ähnlich ist. Man sieht dort eine tief einschneidende Primitivrinne und an der

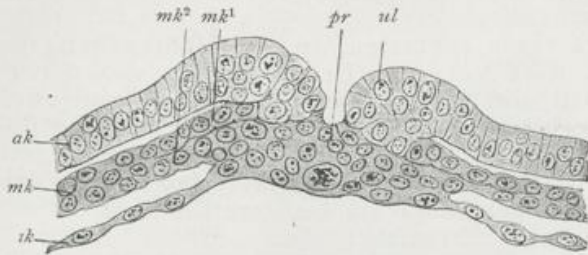


Fig. 128. Querschnitt durch die Primitivrinne (Urmund) eines Kaninchenkeims. Nach E. VAN BENEDEN.

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

leicht kenntlichen Urmundlippe (*ul*) den Umschlag des äußeren Keimblattes (*ak*) in das parietale Mittelblatt (*mk¹*). Von diesem ist das viszerale Mittelblatt eine Strecke weit gut gesondert; es geht unter der Primitiv-

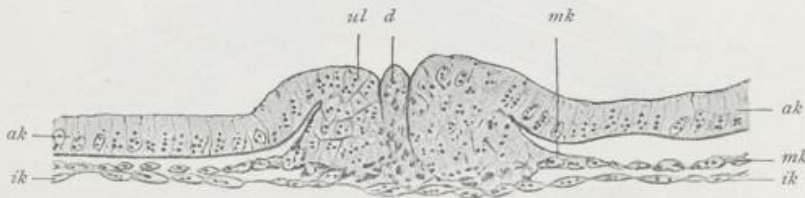


Fig. 129. Querschnitt durch die Primitivrinne des Kaninchens mit Dotterpfropf (*d*) zwischen den beiden Urmundlippen (*ul*). Nach CARIUS.

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

rinne in das innere Keimblatt über, wobei die Umschlagsränder beider Seiten untereinander zu der den Boden der Primitivrinne bildenden Zellenmasse verwachsen sind.!

Wenn wir in dem begonnenen Vergleich weiter fortfahren, so entsprechen Mesoderm-säckchen der Reptilien und Kopffortsatz der Vögel und Säugetiere dem Embryonalgebiet der amnionlosen Wirbeltiere, das, vor dem Urmund an der Decke des Urdarmes gelegen, die Chordaanlage usw. liefert.

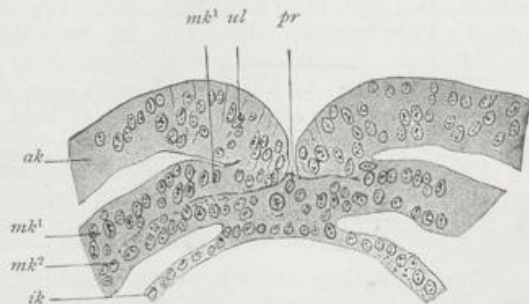


Fig. 130. Querschnitt durch die Primitivrinne eines menschlichen Keimes in der Gegend des Canalis neurentericus (*pr*). Nach Graf SPEE.

Bezeichnung wie in Fig. 128.

Schnitte durch die Gegend vor der Primitivrinne, auf verschiedenen Stadien der Entwicklung untersucht, liefern daher entsprechende Befunde, wie Schnitte vor dem Urmunde beim Amphioxus (Fig. 55—57), bei den Amphibien (Fig. 68—72), Selachiern (Fig. 84, 87, 88) usw.

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 Wirbeltieren die zweiblättrige in eine dreiblättrige Anlage über, indem auf das obere Keimblatt das mittlere und auf dieses das Darmdrüsenblatt folgt.

So gleicht z. B. Fig. 131 vom Kaninchen in ganz auffälliger Weise der Fig. 68 vom Triton. Sie zeigt uns die Chordaanlage (*ch*) als eine einfache Schicht von zylindrischen Zellen, links und rechts begrenzt vom mittleren und vom inneren Keimblatt. Das mittlere Keimblatt besteht aus einer parietalen (*mk¹*) und einer viszeralen (*mk²*) Lage platter Zellen, von denen die erste in die Chordaanlage übergeht, die zweite

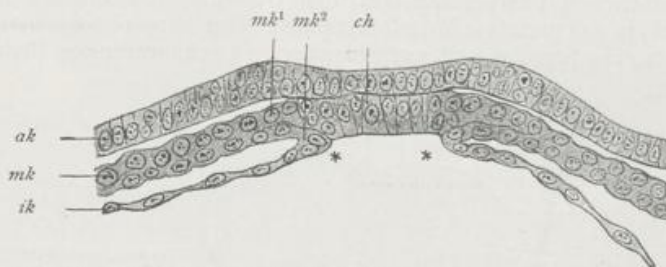


Fig. 131. Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Kaninchens. Nach E. VAN BENEDEN.

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

an dem mit einem Stern bezeichneten Rand der Urdarmfalte 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 abgesondert.

Wie bei den Amnionlosen können wir auch bei den Amnioten zwei Abschnitte am mittleren Keimblatt bald nach seiner ersten Anlage unterscheiden, einen peristomalen Abschnitt, der in der Umgebung von Primitivplatte und Primitivstreifen entsteht, und einen parachordalen Abschnitt, der sich zu beiden Seiten vom Mesodermsäckchen der Reptilien und von dem Kopffortsatz der Vögel und Säugetiere ausbreitet.

Aus Tatsachen endlich, deren Beschreibung, und aus Gründen, deren Erörterung uns hier zu weit führen würde, ergibt sich noch zwischen Amnionlosen und Amnioten die dritte wichtige Übereinstimmung, daß die vordere Körperregion bei jenen durch Verwachsung der Urmundränder, bei diesen durch die Umwandlung von Primitivplatte und Primitivstreifen in die Länge wächst. Dabei wird längere

Zeit durch das Eigenwachstum von Primitivplatte und Primitivstreifen der Verlust, der an seinem vorderen Ende in der Gegend des HENSEN-
schen Knotens durch Umwandlung eintritt, immer wieder ersetzt. Daher
findet man bei Embryonen auf den verschiedensten Stadien, auf
dem Stadium der Medullarplatte, der Medullarrinne und des schon
zum Teil geschlossenen
Nervenrohres (Fig. 132,
133, 134) hinter der ver-
schieden weit differenzier-
ten Anlage des Zentral-
nervensystems immer noch
einen ansehnlichen Primi-
tivstreifen (resp. Primitiv-
platte) vor. Erst von einem
bestimmten Stadium an
nimmt der Primitivstreifen
an Länge rapid ab, zur Zeit,
wo er in das Nervenrohr
durch Umwachsung einge-
geschlossen wird; schließlich
wird er beim Längenwachs-
tum des Rumpfes und
Schwanzes aufgebraucht bis
auf einen geringen End-
abschnitt, der zum After
wird. Bei diesen Vorgängen
wird peristomales in parachordales Mesoderm umgewandelt.

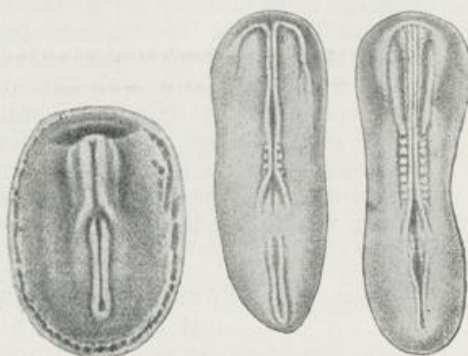


Fig. 132.

Fig. 133.

Fig. 134.

Fig. 132—134. Drei verschieden alte Hühnerembryonen zur Illustration des Verhältnisses zwischen Primitivrinne und der vor ihr gelegenen Körperregion, in welcher die Anlage des Zentralnervensystems an Länge immer mehr zunimmt. Nach KEIBEL und ABRAHAM.

Wie auf noch weiter vorgerückten Stadien der Entwicklung bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren 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 Vorgänge sich im wesentlichen in der schon früher dargestellten Weise (S. 81) vollziehen.

Repetitorium zu Kapitel V.

A. Die Keimblase.

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

2. Es gibt bei den Wirbeltieren vier verschiedene Arten von Keimblasen, je nach dem Gehalt an Dotter und nach seiner Verteilung.

a) Beim Amphioxus ist die Keimblasenhöhle sehr groß, und ihre Wand besteht aus einer einzigen Lage annähernd gleich großer, zylindrischer Zellen.

b) Bei Cyklostomen 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 übereinander 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 epithelartig zusammengefügteten Zellen, ihr Boden oder ihre ventrale Wand dagegen besteht teils aus locker zusammenhängenden Zellen, teils aus der nicht in Zellen zerfallenen Dottermasse, die sowohl zentral als in der Nähe des Keimhautrandes Dotterkerne einschließt (zentrales und peripheres Dottersyncytium).

d) Bei Säugetieren 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 übereinander geschichtet, einen nach innen vorspringenden Hügel bedingen.

B. Die erste Phase der Keimblattbildung, die Gastrula mit zwei Keimblättern.

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

2. Die beiden Lamellen des Doppelbeckers sind das äußere und das innere Keimblatt (Ektoderm, Entoderm, Ektoblast, Entoblast); der die beiden Blätter trennende Spaltraum ist die obliterierte Keimblasenhöhle; der durch die Einstülpung entstandene Hohlraum ist die Urdarmhöhle, seine Öffnung 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 zylindrischer Zellen aufgebaut.

b) Bei Cyklostomen 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 anfangs die Bildung zweier Blätter auf die Keimhaut beschränkt, da der ungeteilte Dotter sich wegen seines beträchtlichen Volumens nicht einstülpen läßt. Die Keimhaut wird zweiblättrig, indem bei den Fischen von einer Stelle ihres Randes aus eine Einfaltung und ein Einwachsen von Zellen erfolgt; bei Reptilien und Vögeln erfolgt die Bildung des inneren Blattes unabhängig vom Rand der Keimhaut und in einiger Entfernung von ihm, ohne nachweisbare Einstülpung, durch Unterwachsung der Keimblasendecke durch Dotterzellen. Der Dotter erhält erst sehr langsam und spät ringsum eine zellige Begrenzung, indem er vom Rande der Keimhaut umwachsen wird.

d) Bei den Säugetieren entwickelt sich das innere Keimblatt von der verdickten Stelle der Keimblase, dem Furchungskugelrest, aus. Am Anfang seiner Entwicklung hört das innere Keimblatt nach unten mit einem freien Rande auf, so daß der Urdarm ventralwärts eine Zeitlang nur vom äußeren Keimblatt abgeschlossen wird. Diese Eigentümlichkeit läßt sich auf die Verhältnisse bei

Reptilien und Vögeln zurückführen, wenn wir uns bei ihnen das Dottermaterial, ehe es vom inneren Keimblatt vollständig umwachsen ist, geschwunden denken.

4. Bei den Wirbeltieren 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. Die zweite Phase der Keimblattbildung, mittleres Keimblatt und Leibeshöhle.

1. Beim Amphioxus entwickeln sich die mittleren Keimblätter, welche die Leibeshöhle einschließen, als sackartige Ausstülpungen (Cöломtaschen) an der Decke des Urdarms zu beiden Seiten von der Chordaanlage. Dadurch wird das primäre innere Keimblatt beim Amphioxus gesondert in drei Bezirke:

a) in die epitheliale Auskleidung des bleibenden Darmrohrs (sekundäres inneres Keimblatt oder Darmdrüsenblatt);

b) in die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle oder das mittlere Keimblatt, an welchem ein parietales und ein viszerales Blatt zu unterscheiden sind;

c) in die Anlage der Chorda.

2. Bei den Cyklostomen, Amphibien, Elasmobranchiern wachsen solide Zellmassen als Anlage des mittleren Keimblattes zwischen äußeres und inneres Keimblatt hinein, und zwar:

a) in der Umgebung der offenen Urmundstrecke als peristomales Mesoderm;

b) von hier nach vorn an der Decke des Urdarms in geringer Entfernung von der Medianebene zu beiden Seiten der Chordaanlage als gastrales oder parachordales Mesoderm.

3. Die soliden Mesodermanlagen sind als geschlossene Epithelfalten zu beurteilen, die, wenn man sie sich geöffnet denkt, Cöломtaschen bilden, vergleichbar den Cöломtaschen des Amphioxus. Die mittleren Keimblätter sind daher als die Epithelwandungen der Leibeshöhle aufzufassen.

4. Das parachordale ist aus dem peristomalen Mesoderm hervorgegangen, wenn die Theorie richtig ist, daß von seiner ersten Anlage an der Urmund sich durch Verwachsung seiner Ränder von vorn nach hinten schließt und daß die Chordaanlage aus der inneren Epithelfläche der Verwachsungsnaht der Urmundlippen abstammt.

5. Von der peristomalen und parachordalen Ursprungslinie breiten sich die mittleren Keimblätter nach vorn und ventralwärts aus.

6. Bei den Reptilien entsteht das mittlere Keimblatt aus der Primitivplatte, die sich zu einer Grube vertieft und nach vorn zu als Mesodermsäckchen zwischen Embryonalschild und Darmdrüsenblatt hineinwächst; es läßt einen peristomalen und einen parachordalen Abschnitt unterscheiden, von denen der eine in der Umgebung der grubenförmig vertieften Primitivplatte, der andere aus den Seiten des Mesodermsäckchens hervorwächst.

7. Bei den Vögeln und Säugetieren bildet sich das mittlere Keimblatt: 1. aus dem Primitivstreifen, der durch Wucherung des äußeren

Keimblattes entsteht (HENSENScher Knoten, Primitivrinne, Caudalknoten), 2. aus dem Kopffortsatz, der durch Umwandlung aus dem vorderen Ende des Primitivstreifens hervorgeht. — (Peristomales und parachordales Mesoderm.)

8. Primitivstreifen und Kopffortsatz sind homolog der Primitivplatte und dem Mesodermsäckchen der Reptilien, wie denn hier und da im Kopffortsatz noch ein Hohlraum als Chordakanal vorgefunden wird.

9. Das Mesodermsäckchen der Reptilien und der Primitivstreifen der Vögel verwachsen mit ihrer unteren Fläche längs eines Streifens mit dem Darmdrüsenblatt, worauf sich an der Nahtstelle Durchbrechungen bilden (Eröffnung des Mesodermsäckchens und des Chordakanals).

10. Primitivplatte der Reptilien und Primitivstreifen der Vögel und Säugetiere mit ihrer Primitivgrube und Primitivrinne entsprechen dem Urmund der amnionlosen Wirbeltiere und sind als geschlossener Urmund zu deuten. Die in ihrem Bereich später eintretenden Durchbrechungen sind daher als Wiedereröffnung der geschlossenen Urmundspalte zu deuten (besonders auch der *Canalis neurentericus*).

11. Während bei ihrer ersten Anlage mittleres Keimblatt, Chordaanlage, Darmdrüsenblatt bei allen Wirbeltieren sowohl peristomal als parachordal kontinuierlich zusammenhängen, trennen sie sich später voneinander durch Abschnürung.

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

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

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

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

13. Der Urmund nimmt anfangs die ganze Rückenfläche der Embryonalanlage ein; er beginnt sich aber sehr früh schon von vorn nach hinten in einer Längsnaht zu schließen, während er sich gleichzeitig noch nach hinten durch Zuwachs vergrößert. Der Abstand des offen bleibenden Urmundrestes vom Kopffende wird daher allmählich, je älter der Embryo wird, um so größer.

14. 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. (Genauerer hierüber s. im II. Teil des Lehrbuchs.)

15. Vor dem Schwund wird der vordere Abschnitt des Urmundes (Primitivrinne) von den Medullarwülsten umwachsen und in den Endabschnitt des Nervenrohrs mit aufgenommen, wodurch eine direkte Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr hergestellt wird, der *Canalis neurentericus*. Durch Verschluß desselben erfolgt später die Trennung der beiden längere Zeit untereinander kommunizierenden Organe.

Sechstes Kapitel.

Die Entwicklung der Metamerie oder Segmentierung des Wirbeltierkörpers; die Entstehung von Bindestanz und Blut.

Nach der Bildung der mittleren Keimblätter spielen sich an der Embryonalanlage der Wirbeltiere zwei wichtige Prozesse ab. Der eine Prozeß führt zu einer Gliederung des mittleren Keimblattes in einzelne, hintereinander gelegene Segmente oder Metameren, die für die Morphologie des Wirbeltierkörpers besonders wichtig sind. Unter den Wirbellosen kommt eine ähnliche Segmentierung nur bei einzelnen Klassen vor, bei den Anneliden und Arthropoden. Der andere Prozeß, der sich etwa zur selben Zeit, wenigstens bei den höheren Wirbeltieren, vollzieht, führt zur Entstehung von Anlagen, aus denen sich die Stützsubstanzen und das Blut der Wirbeltiere ableiten lassen.

Wenn wir zunächst die Entstehung der Metamerie in das Auge fassen, so haben wir zwei verschiedene Arten derselben im Stamm der Wirbeltiere zu unterscheiden. Die eine Art wird nur beim *Amphioxus lanceolatus*, die andere bei allen übrigen Wirbeltieren beobachtet.

I. Die Metamerie des Wirbeltierkörpers.

a) Die Ursegmente des *Amphioxus*.

Beim *Amphioxus* wird am Anfang das ganze Mesoderm in Metameren zerlegt, denen HATSCHKEK den passenden Namen der Ursegmente gegeben hat. Infolgedessen besteht bei ihm eine Zeitlang keine zusammenhängende Leibeshöhle, sondern ein System von aufeinander folgenden, den Darm umgebenden Hohlräumen, die durch dünne, transversale Scheidewände voneinander getrennt sind (Fig. 135). In dieser Beziehung bietet der *Amphioxus* vorübergehend eine gewisse Übereinstimmung mit den Anneliden dar, deren Leibeshöhle aus zahlreichen, hintereinander gelegenen, durch Dissepimente getrennten Kammern besteht.

Die Ursegmentbildung fällt beim *Amphioxus* mehr als bei den übrigen Wirbeltieren mit der ersten Anlage der mittleren Keimblätter zeitlich zusammen und läßt deutlich erkennen, daß sie auf einem Faltungsprozeß beruht, der sich vielfach in der gleichen Weise wiederholt. Sowie nämlich links und rechts von der Chordaanlage sich die Cölomtaschen aus dem Urdarm anlegen (Fig. 56), beginnt auch schon in geringer Entfernung vom Kopfende ihre Wand eine zur Längsachse des Embryo quergestellte Falte zu bilden, die von oben und von der

*Scheidewände
(dissepimente)*

Seite her in die Leibeshöhle nach abwärts wächst; in derselben Weise (Fig. 59) entsteht alsbald jederseits in geringer Entfernung hinter der ersten eine zweite, hinter der zweiten eine dritte, vierte Querfalte und so fort in demselben Maße, 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, hintereinander gelegener Säckchen zerlegt.

Bei dem in Fig. 59 abgebildeten Embryo lassen sich jederseits fünf Ursegmente zählen, denen sich bei weiterem Wachstum von hinten

her immer neue anschließen. Denn der Ausstülpungsprozeß 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 auf 17 Paar

gestiegen ist. Die Ursegmente sind symmetrisch zu beiden Seiten von Nervenrohr

und Chorda angeordnet (Fig. 135); am Anfang zeigen sie noch eine Öffnung, durch

welche ihr Hohlraum (*ush*) mit dem Darmraum in Verbindung steht. Als bald aber

beginnen sich diese Öffnungen nacheinander zu schließen, indem ihre Ränder einander

entgegen- und zusammenwachsen, und zwar in derselben Reihenfolge, in der die Abgliederung der Teile von vorn nach hinten erfolgt

ist. Dabei dehnen sich die Ursegmente (Fig. 58) allmählich unter Vermehrung und Gestalts-

veränderung ihrer Zellen sowohl dorsal- als ventralwärts aus. Nach oben wachsen sie

mehr und mehr zur Seite des Nervenrohrs empor, das sich mittlerweile von seinem

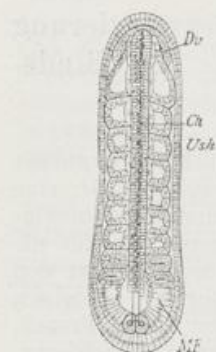


Fig. 135. Frontalschnitt eines Amphioxus-Embryo mit neun Paar Ursegmenten beiderseits der Chorda (*Ch*). Nach HATSCHKEK.

Dv Entodermsäckchen, *MF* ungegliederte Mesodermfalte, *Ush* Ursegmenthöhle.

Mutterboden, dem äußeren Keimblatt, ganz abgelöst hat. Nach abwärts schieben sie sich zwischen sekundären 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. 58 zu sehen ist, die dorsalen Abschnitte der Ursegmente sich von den ventralen abschnüren. Die ersteren liefern unter dem Verlust ihrer Höhlung die quergestreifte Muskulatur des Körpers, aus den Hohlräumen der letzteren aber leitet sich die eigentliche ungegliederte Leibeshöhle her, indem die trennenden Scheidewände sich verdünnen, einreißen und schwinden.

+ dissepimente

b) Die Entwicklung der Rückensegmente (Somiten, Mesodermsegmente) bei Amphibien, Fischen und Amnioten.

Im Gegensatz zum Amphioxus wird bei allen übrigen Wirbeltieren die Segmentierung nur auf einen dorsalen, an Nervenrohr und Chorda angrenzenden Teil des Mesoderms beschränkt. Der größere, ventrale Abschnitt bleibt ungegliedert. Es entwickelt sich daher bei ihnen die Leibeshöhle gleich von Anfang an als ein einheitlicher, zusammen-

hängender Hohlraum. Wir wollen diese beiden Abschnitte des mittleren Keimblattes ihrer Lage nach als Rückenplatten und als Seitenplatten voneinander unterscheiden. Da die Segmente, in welche die Rückenplatten allmählich zerlegt werden, nur den oberen, an Nervenrohr und Chorda angrenzenden Abschnitten der Ursegmente des Amphioxus entsprechen, so wollen wir sie zur Unterscheidung von ihnen, und indem wir das Unterscheidungsmerkmal im Namen zum Ausdruck bringen, Rückensegmente benennen.

Einige Bemerkungen, betreffend die Terminologie usw., mögen an dieser Stelle Platz finden: Die älteren Embryologen erblickten in den aus den Rückenplatten sich bildenden, kubischen Körperchen irrigerweise die Anlagen der Wirbel. „Wirbelrudimente“ nannte sie C. E. v. BAER. Später erkannte man, daß die kubischen Körperchen auch das Bildungsmaterial für alle quergestreiften Muskeln des Körpers liefern und in ihrer Lage überhaupt gar nicht mit den Wirbeln übereinstimmen. (Vergl. hierüber das XX. Kapitel über das Achsenskelett.) Daher gab man ihnen jetzt den Namen „Urwirbel“ (Protovertebrae) und beschrieb diese „sogenannten Urwirbel“, wie z. B. in KÖLLIKERS Entwicklungsgeschichte, als die Anlagen der Wirbelsäule, der quergestreiften Muskeln und der Nervenwurzeln. — Der aus einer irrigen Deutung entstandene Name „Urwirbel“ wird zwar auch heute noch viel gebraucht, erscheint mir aber wenig empfehlenswert, da er leicht die falsche Vorstellung wachruft, als ob die am Wirbeltierkörper zuerst auftretende Segmentierung überhaupt mit der Gliederung des Achsenskeletts in Wirbel in einer näheren, direkten Beziehung stände. Das ist aber nicht der Fall. Eine Gliederung des Achsenskeletts bildet sich bei den Wirbeltieren erst mit der Entwicklung knorpeliger und knöcherner Wirbelstücke aus. Die niederen Wirbeltiere, wie Amphioxus und die Cyklostomen, sowie junge Larven und Embryonen aller höheren Wirbeltiere besitzen noch keine abgegliederten Wirbel. Als Chorda ist das Achsenskelett der Wirbeltiere ursprünglich ungegliedert zu einer Zeit, wo der Körper bereits auf das deutlichste eine metamere Gliederung aufweist. Somit ist nicht das Achsenskelett, sondern die Muskulatur das erste Organ-system der Wirbeltiere, welches in aneinander folgende Segmente zerlegt wird, wie uns Amphioxus, die Cyklostomen und die Larvenstadien aller niederen Wirbeltiere beweisen. Da aber aus den Segmenten des Mesoderms sich außer den Muskeln auch noch andere Organe entwickeln, wie die Kanälchen der Vor- und Urniere, ferner Gallertgewebe, das später zum Teil auch zum Aufbau der gegliederten Wirbelsäule dient, scheint mir ein Name am Platz, welcher über die zukünftige Bestimmung des in den würfelförmigen Körperchen enthaltenen Zellenmaterials nichts präjudiziert, sondern nur die fundamentale Tatsache zum Ausdruck bringt, daß der Körper der Wirbeltiere ein gegliederter wird.

Von derartigen Erwägungen geleitet, habe ich in früheren Auflagen des Lehrbuchs das Wort „Urwirbel“ durch den allgemeinen Ausdruck „Ursegment“ zu ersetzen gesucht. Dagegen läßt sich aber geltend machen, daß man dann mit dem gleichen Namen Gebilde bezeichnet, die sich nur teilweise entsprechen, wie die Segmente des Amphioxus und der übrigen Wirbeltiere. Um auch diesem Unterschied in der Nomenklatur Rechnung zu tragen, werde ich jetzt das Wort „Ursegment“ nur in dem Fall gebrauchen, wo das ganze Mesoderm, wie beim Amphioxus, vollständig in Metameren zerlegt wird, dagegen werde ich

mich des Ausdrucks „Rückensegmente“ oder „Mesodermsegmente“ bedienen, wenn, wie bei allen übrigen Wirbeltieren, die Zerlegung nur auf den dorsalen Abschnitt des Mesoderms links und rechts von Nervenrohr und Chorda beschränkt bleibt. In dem gleichen Sinne wird in der englischen Literatur das Wort „Somit“ gebraucht.

In den einzelnen Wirbeltierklassen vollzieht sich die Entwicklung der Rückensegmente in folgender Weise:

1.) Bei den Amphibien (Tritonen, Fig. 74 und 75) verdickt sich das mittlere Keimblatt, dessen Zellen zu langen Zylindern auswachsen, zu beiden Seiten von der Chorda (*ch*) und von der Anlage des Zentralnervensystems (*mp*), welche sich zu dieser Zeit zu einer Rinne zusammengekrümmt hat; hierbei tritt in den verdickten Teilen oder den Rückenplatten durch Auseinanderweichen der viszeralen und der parietalen Lamelle ein Hohlraum (*sh*) hervor, um welchen die Zylinderzellen als Epithel angeordnet sind. Von den Rückenplatten unterscheiden sich die Seitenplatten dadurch, daß in ihrem Bereich die Zellen niedriger sind. Die Segmentierung der Rückenplatten beginnt, wie bei allen Wirbeltieren, am Kopfende und schreitet langsam nach hinten fort; sie vollzieht sich in der Weise, daß die an Nervenrohr und Chorda

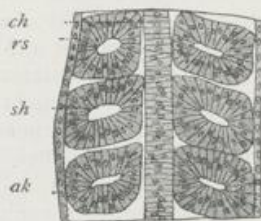


Fig. 136. Frontalschnitt durch den Rücken eines Tritonembryo mit ausgebildeten Rückensegmenten. Nach HERTWIG.

Man sieht zu beiden Seiten der Chorda (*ch*) die Rückensegmente (*rs*) mit ihren Segmenthöhlen (*sh*).

Segmentbildung am deutlichsten. Indem die parietalen und viszeralen Lamellen des mittleren Keimblattes auseinanderweichen, bildet sich jederseits eine deutliche Leibeshöhle aus (Fig. 139). Ihr dorsaler, an das Nervenrohr angrenzender Abschnitt (*mp*) erhält verdickte Wandungen und entspricht der oben unterschiedenen Rückenplatte, die sich gleichzeitig mit dem Deutlichwerden der Leibeshöhle in die Segmente zu gliedern beginnt. Im vorderen Abschnitt des Embryo wird eine Reihe von queren Teilungslinien bemerkbar, deren Zahl nach rückwärts kontinuierlich zunimmt. Längere Zeit hängen die Höhlungen der durch die Quertiefen voneinander getrennten Rückensegmente noch mit der gemeinsamen Leibeshöhle ventralwärts durch enge Öffnungen zusammen. Man kann daher die vorliegenden Befunde auch so darstellen, daß die Leibeshöhle nach dem Rücken des Embryo zu mit einer Reihe hintereinander gelegener, sackartiger Ausstülpungen besetzt ist. Später

angrenzende Epithellamelle sich in kleine Querfalten erhebt, die, durch gleich große Abstände voneinander getrennt, in die Höhlung der Rückenplatte hineinwachsen und die Entstehung kleiner, hintereinander gelegener Säckchen veranlassen (Fig. 136). Bald darauf schnürt sich noch jedes Säckchen von den Seitenplatten ab (Fig. 74 und 75). Man trifft daher jetzt sowohl an Querschnitt als Frontalschnitten links und rechts von Chorda und Nervenrohr kubische, von Zylinderzellen ausgekleidete Bläschen, welche von ihrer Umgebung überall durch einen Spaltraum abgegrenzt sind und in ihrem Innern eine kleine Segmenthöhle, ein¹ Derivat der Leibeshöhle, einschließen.

Unter den Wirbeltieren, die sich aus meroblastischen Eiern entwickeln, zeigen die Selachier den ursprünglichen Modus der

„Akkretionsring“

schnüren sich die Rückensegmente (Fig. 140 *mp*) von der Leibeshöhle ab. Hierbei legen sich ihre verdickten Wandungen aneinander und bringen die Segmenthöhle zum Schwund.

Während bei den Selachiern noch deutlich hervortritt, daß die Bildung der Rückensegmente auf Faltung und Abschnürung beruht, ist dieser Prozeß bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren bis zur Unkenntlichkeit verwischt; es läßt sich dies einfach darauf zurückführen, daß die beiden Lamellen des mittleren Keimblattes längere Zeit fest aufeinander gepreßt bleiben und erst spät auseinanderzuweichen beginnen, und daß sie aus mehreren Lagen kleiner Zellen zusammengesetzt sind. Der Faltungs- und Abschnürungsprozeß erscheint hier als Spaltung einer soliden Zellenplatte in kleine, kubische Stücke.

Der an Chorda und Nervenrohr angrenzende Teil des mittleren Keimblattes bildet an dem Durchschnitt durch einen Hühnerembryo

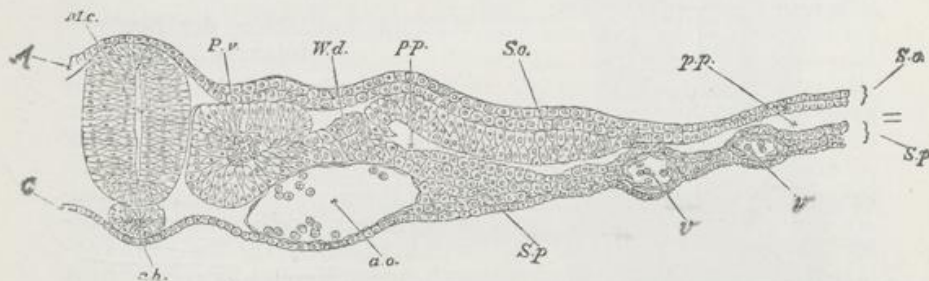


Fig. 137. Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryo von 45 Stunden. Nach BALFOUR.

Der Schnitt zeigt das mittlere Keimblatt teilweise gesondert in das Rückensegment (*Pv*) und die Seitenplatte, welche die Leibeshöhle (*pp*) zwischen sich faßt.

Mc Medullarrohr, *Pv* Rückensegment, *So* Rumpfplatte, *Sp* Darmplatte, *pp* Leibeshöhle, *ch* Chorda, *A* äußeres Keimblatt, *C* inneres Keimblatt, *ao* Aorta, *v* Blutgefäß, *Wd* Wolffscher Gang.

(Fig. 137) eine aus vielen kleinen Zellen bestehende, kompakte Masse (*Pv*), die, solange sie nicht in einzelne Stücke gegliedert ist, als Rückenplatte 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, voneinander getrennt sind. Bei Betrachtung der Keimhaut von der Fläche erscheint die Gegend der Rückenplatten, wie im hinteren Abschnitte des 9 Tage alten Kaninchenembryo (Fig. 138) zu sehen ist, dunkler als die Gegend der Seitenplatten, so daß man beide voneinander als Stammzone (*stz*) und als Parietalzone (*pz*) unterschieden hat.

Die Entwicklung der Rückensegmente 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. 125, 133, 134, 138), Querspalten, durch welche die Rückenplatten in die kleinen und soliden, kubischen Rückensegmente (*uw* oder *rs*) abgeteilt werden. Später entwickelt sich in jedem Segment, wahrscheinlich unter Ausscheidung von Flüssigkeit, wie bei den

*Reptilien, Vögel
Kängurue*

*Watten-
ung*

Amphibien und Selachiern, ein kleiner Hohlraum, um welchen sich die Zellen in radiärer Richtung herum gruppieren (Fig. 147 *ms*). Auch hier steht er anfänglich wie bei den Selachiern mit der Leibeshöhle seitwärts in Zusammenhang, bis sich das Rückensegment vollständig abgeschnürt hat.

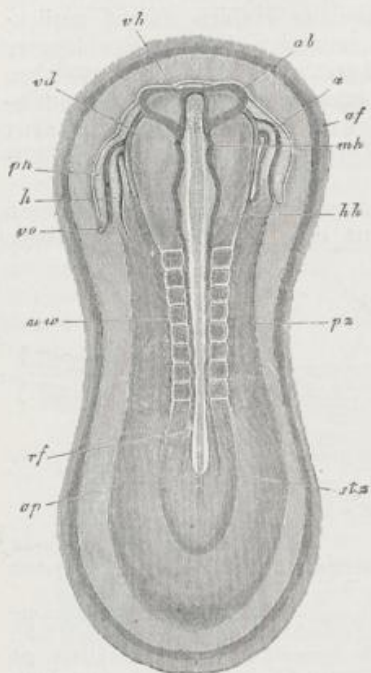


Fig. 138. Kaninchenembryo des 9. Tages, vom Rücken aus gesehen. Nach KÖLLIKER. 21fach vergrößert. Man unterscheidet die Stammzone (*stz*) und die Parietalzone (*pz*). In der ersteren haben sich acht Paar Rückensegmente zur Seite der Chorda und des Nervenrohrs angelegt.

ap Heller Fruchthof, *rf* Rückenfurche, *vh* Vorderhirn, *ab* Augenblasen, *mh* Mittelhirn, *hh* Hinterhirn, *pw* Rückensegment, *stz* Stammzone, *pz* Parietalzone, *h* Herz, *ph* Pericardialteil der Leibeshöhle, *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmforte, *af* Amnionfalte, *vo* Vena omphalomesenterica.

Von dem bisher betrachteten Gliederungsprozeß wird bei den Wirbeltieren außer der Rumpfreion noch ein Teil der Kopfregion der Embryonalanlage betroffen. Man muß daher einerseits von Kopf- und andererseits von Rumpfssegmenten sprechen. Zahl und Beschaffenheit der ersteren ist noch Gegenstand von Kontroversen.

2. Die Entstehung der Binde-substanzen.

Wie schon in der Einleitung zum V. Kapitel hervorgehoben wurde, entwickelt sich frühzeitig zwischen den vier Keimblättern, die nach ihren histologischen Eigenschaften als Epithelgewebe zu bezeichnen sind, ein Zwischenge-webe oder Mesenchym. Es trägt einen vom Epithel sehr abweichenden histologischen Charakter und differenziert sich später in die zahlreichen und verschiedenen Arten der Stützsubstanzen, in faseriges Bindegewebe (in Sehnen, Bänder, Faszien, faserige Häute), in Knorpel, Knochen, Lymphgewebe usw. Unter den Wirbeltieren sind wohl die geeignetsten Objekte, um seine erste Entstehung zu beobachten, die Selachierembryonen. Bei ihnen wird Mesenchym sowohl sehr frühzeitig als auch sehr reichlich gebildet. 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 Rückensegmente in

Betracht. Zur Zeit, wo diese bei den Selachiern noch mit den Seitenplatten nach abwärts zusammenhängen und in ihnen die Leibeshöhle sichtbar wird, tritt eine Zellenwucherung an ihrem der Chorda zugekehrten Abschnitt auf, der gewöhnlich als Sklerotom bezeichnet wird, im Gegensatz zum anderen Teil, dem Myotom. Von hier aus scheiden dann Zellen in großer Anzahl (Fig. 139 *sk*) einzeln aus dem epithelialen Verbands aus, entfernen sich durch aktive Bewegungen von ihrem Ur-

sprungsorte, wie die Mesenchymzellen bei wirbellosen Tieren, und breiten sich in dem Zwischenraum aus, der auf der einen Seite von der inneren Wand (*mp*) des Rückensegments, auf der anderen Seite von Chorda (*ch*) und Nervenrohr (*nr*) begrenzt wird. — Bei ihrem Auftreten werden die amöboiden Zellen nur durch geringe Mengen von Zwischensubstanz getrennt; sie nehmen an Zahl rasch zu und drängen dadurch Chorda, Nervenrohr und Rückensegmente bald weiter auseinander (Fig. 140). Während sie anfangs eine segmentale Anordnung erkennen lassen, verbinden sie sich bald bei ihrer Ausbreitung zu einer zusammenhängenden Schicht. Diese verwandelt sich allmählich in ein typisches Gallertgewebe, indem eine homogene, wasserreiche Grundsubstanz zwischen den Zellen, die durch Aussenden von Protoplasmafortsätzen sternförmig werden, immer reichlicher ausgeschieden wird (Fig. 147 *ms*).

Das Mesenchym, das zu beiden Seiten von der Chorda aus dem mittleren Keimblatt hervorstößt, gibt die Grundlage für das gesamte Achsenskelett ab; es liefert das skelettbildende (skeletogene) Gewebe: die linker- und rechterseits entstandenen Massen wachsen sich entgegen und verschmelzen. Wie die Fig. 140 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 Wirbelbögen mit ihrem Bandapparat differenzieren.

Ähnliche Verhältnisse wie bei den Selachiern lassen sich auch bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren beobachten. Die Rücken-segmente, welche ursprünglich solid sind, bekommen bald eine kleine Höhle (Fig. 147), um welche herum die Zellen zu einem geschlossenen Epithel angeordnet sind. Dann beginnt ein nach unten und medial gelegener Teil der Segmentwand 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 geratenen, dorsal und lateral gelegenen Teil des Rückensegmentes (Fig. 147 *ms*), das späterhin seine Höhlung wieder einbüßt, geht vorzugsweise die Anlage der gesamten quergestreiften Muskulatur des Körpers hervor. Dieser Teil wird daher jetzt als Muskelplatte (*ms*) unterschieden.

Eine Entstehung von Mesenchym findet außer an den Rücken- segmenten noch an drei anderen Stellen des mittleren Keimblattes statt, am Darmfaserblatt, am Hautfaserblatt und endlich noch an derjenigen Wand der Rückensegmente, 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 teils aus kubischen, teils aus zylindrischen Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 139 *mk*²) 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, das sich später teils in Bindegewebe, teils in die glatten Muskelzellen der Tunica muscularis umwandelt (Fig. 140 *mes*²). Ähnliches wiederholt sich am Hautfaserblatt. Auswandernde Zellen erzeugen zwischen Epithel der Leibeshöhle und der Epidermis eine Zwischenschicht von Mesenchymzellen (Fig. 139 *mk*¹, Fig. 140 *mes*¹).

iv Ein wichtiger Ort für die Erzeugung von Bindegewebe ist endlich noch die Cutisplatte, d. h. die an die Epidermis angrenzende Epithelschicht des ursprünglichen Rückensegments (Fig. 139 *cp*). Der Prozeß 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 voneinander trennen und dadurch ihren epithelialen Charakter verlieren“. Von diesem Teil des Mesenchyms ist wahrscheinlich die Lederhaut abzuleiten.

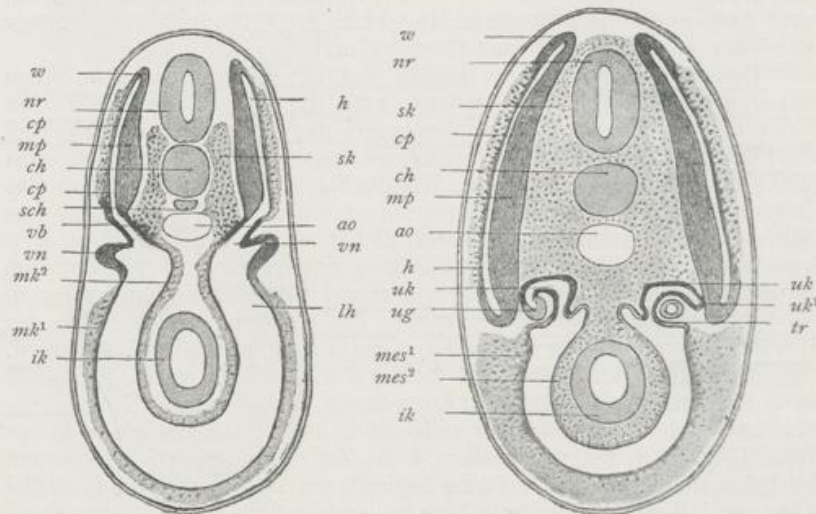


Fig. 139.

Fig. 140.

Fig. 139 und 140. Schemata von Querschnitten durch jüngere und ältere Se-lachierembryonen zur Veranschaulichung der Entwicklung der hauptsächlichsten Produkte des mittleren Keimblattes. Mit einigen Abänderungen nach WILHE.

Fig. 139. Querschnitt durch die Gegend der Vorniere von einem Embryo, bei welchem die Muskelsegmente (*mp*) im Begriff stehen, sich abzuschneiden.

Fig. 140. 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 Rückensegments, *w* Wachstumszone, an welcher die Muskelplatte in die Cutisplatte (*cp*) umbiegt, *cp* Cutisplatte, *vb* Verbindungsstück des Rückensegments mit der Leibeshöhle, aus welchem sich u. a. die Urnierenkanälchen (140 *uk*) entwickeln, *sk* skeletogenes Gewebe, das durch Wucherung aus der medianen Wand des Verbindungsstückes *vb* entsteht, *vn* Vorniere, *mk*¹ parietales, *mk*² viszerales Mittelblatt, aus deren Wandungen sich Mesenchym entwickelt, *lh* Leibeshöhle, *ik* Darmdrüsenblatt, *h* Höhle des Rückensegments, *uk* Urnierenkanälchen, aus dem Verbindungsstück *vb* des Schema 139 entstanden, *uk*¹ Stelle, wo sich das Urnierenkanälchen vom Rückensegment abgelöst hat, *ug* Urnierengang, mit dem sich links das Urnierenkanälchen verbunden hat, *tr* Verbindung des Urnierenkanälchens mit der Leibeshöhle (Nierentrichter), *mes*¹, *mes*² Mesenchym, das aus dem parietalen und dem viszeralen Mittelblatt entstanden ist.

3. Die Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes.

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

mit den zuverlässigsten Methoden den Gegenstand aufzuklären versucht haben, stehen nicht an, die Unsicherheit in der Deutung der sich ihnen darbietenden Befunde hervorzuheben. Selbst das niederste Wirbeltier, das sich durch die größere Einfachheit seines Baues und durch leichtere Verständlichkeit aller Entwicklungsprozesse auszeichnet, der *Amphioxus lanceolatus*, hat uns bei dieser Frage im Stiche gelassen. Auf die einander widersprechenden, strittigen Beobachtungen einzugehen, liegt außerhalb der Aufgabe der „Elemente der Entwicklungslehre“.

Wer sich für den schwierigen Gegenstand besonders interessiert, findet eine ausführliche Darstellung in HERTWIGS Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre, in welcher das betreffende Kapitel auf Grund eines sehr eingehenden kritischen Literaturstudiums und eigener vortrefflicher Untersuchungen von den Herren MOLLIER und RÜCKEPT bearbeitet worden ist.

Wir beschränken uns hier nur auf einige kurze Angaben 1. über die allerfrüheste Anlage des Herzens, 2. über die Entstehung des Blutes und der außerembryonalen Gefäße in der Area vasculosa der meroblastischen Eier, 3. über die Entwicklung der Gefäße im embryonalen Körper selbst.

a) Die früheste Anlage des Herzens.

Die Entwicklung des Herzens vollzieht sich im hinteren Abschnitt der Kopfregion in einer ziemlich frühen Periode, und zwar bei den Amnioten viel früher als bei den Anamniern. Denn während die erste Anlage bei Vogel- und Säugetierembryonen von 2–3 Rückensegmenten auftritt, wird sie bei Amphibien- und Cyklostomenembryonen erst auf dem Stadium von 10–12, resp. 25–30 Segmenten nachweisbar.

Bei Cyklostomen und Amphibien erfolgt die Herzbildung in einem kleinen Raum, der vorn vom Epithel der Mundbucht, hinten vom Epithel der Leberbucht, links und rechts von den ventralen Wänden der beiden Cölomsäcke begrenzt wird (Fig. 141). Parietales und viszerales Mittelblatt weichen hier am frühzeitigsten auseinander und begrenzen einen Hohlraum, welcher später zur Herzbeutelbrusthöhle (*pch*) wird. Die Scheidewand, welche beide trennt und den Raum enthält, in welchem die Herzentwicklung vor sich geht, wird als Herzgekröse oder Mesocardium bezeichnet. In ihm treten vereinzelt gefäßbildende (vasoformative) Zellen auf, die sich den ventralen Kanten des Mesoderms als zwei Streifen anschmiegen. Diese sind in der ersten Zeit ihres Erscheinens voneinander getrennt, später rücken sie zusammen und verschmelzen zu einem unpaaren Zellstrang. Die Abstammung der Herzgefäßzellen von einem der primären Keimblätter läßt sich schwer feststellen. Manche Forscher (so von den neuesten Bearbeitern MOLLIER) leiten sie vom Mesoderm, dem sie dicht anliegen, andere vom Entoderm des Kopfdarms ab, andere wieder sind nicht abgeneigt, auch einen gemischten Ursprung aus beiden Quellen anzunehmen.

Bei den Amnioten erfolgt die erste Herzanlage zu einer Zeit, wo in der hinteren Kopfregion noch ein geschlossener Kopfdarm fehlt und das Darmdrüsenblatt noch in der Fläche ausgebreitet ist. Hiermit hängt es zusammen, daß der linke und der rechte Streifen der Herzgefäßzellen weit voneinander getrennt angelegt werden. Auch hier macht sich, wie bei den Anamniern, ein Spaltraum in den Seiten-

*Amnioten
Anamniern*

platten des Mesoderms, zuerst in dem Teil der Embryonalanlage bemerkbar, aus dem sich die hintere Kopfreion bildet; es entstehen so, durch einen weiten Abstand getrennt, eine linke und eine rechte Pleuropericardialhöhle, d. h. Herzbeutelbrusthöhle, von welchen die in der rechten Körperseite gelegene von einem Katzenembryo mit offener Medullarrinne in Fig. 142 dargestellt ist.

An einer kleinen Stelle hat das viszerale Mittelblatt einen Vorsprung in die Herzbeutelbrusthöhle gebildet, indem es sich vom Darm-

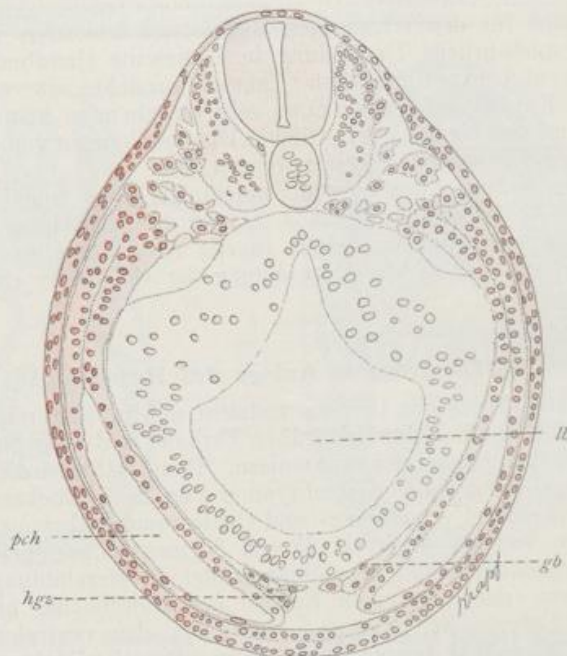


Fig. 141. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit 16 Rückensegmenten.
Nach MOLLIER.
lb Leberbucht, *pch* Herzbeutelbrusthöhle, *hgz* Gefäßzellen der Herzanlage.

drüsenblatt abgehoben hat. Dadurch ist zwischen beiden ein kleiner Raum gebildet, in welchen wieder Herzgefäßzellen einwandern und sich zu einem Längsstreifen, der ersten Herzanlage (*h*), verbinden. Wie die beiden Anlagen, welche bei den Amnioten räumlich so weit auseinanderliegen, zum unpaaren Herzen vereinigt werden, erklärt sich aus der Zusammenfaltung der Darmplatte zum Kopfdarm, welche im nächsten Kapitel auseinandergesetzt werden wird. Wegen der weiteren Entwicklung des Herzens aber wird auf das XII. Kapitel verwiesen.

b) Die Entstehung des Blutes und der außerembryonalen Gefäße in der Area vasculosa.

Eine große Rolle in der Frage nach dem Ursprung des Blutes spielt der dunkle Fruchthof der meroblastischen Eier. Beim Hühnerembryo ist er Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Hier treten in ihm schon am Ende des ersten Tages der Bebrütung

die Anlagen von Blutgefäßen unmittelbar auf dem Darmdrüsenblatt auf und vereinigen sich nach und nach in einem den hellen Fruchthof zunächst umgebenden Bezirk zu einem besonderen Gefäßhof, der Area vasculosa.

Die ersten Blutanlagen lassen sich schon sehr früh in Keimhäuten des Hühnerembryos mit einem langen Primitivstreifen nachweisen (Fig. 143). Sie erscheinen als kleine, gezackte und undeutlich begrenzte Zellhaufen in einem kleinen Abschnitt des unpaaren Mesoderms, welcher sich vom kaudalen Ende des Primitivstreifens nach hinten entwickelt (RÜCKERT). Von hier breitet sich allmählich die Blutbildung auf dem dunklen Fruchthof in einem Bogen nach vorn aus (Fig. 144). Endlich schließt sich der Bogen vor dem inzwischen entstandenen Kopfende des Embryo zu einem

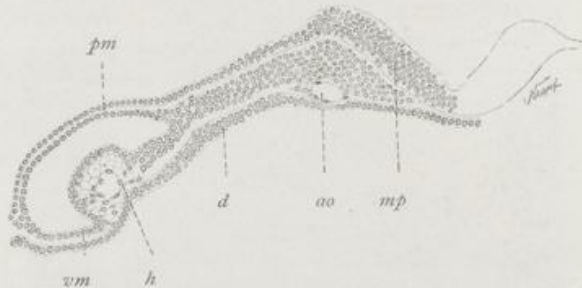


Fig. 142. Querschnitt durch einen Katzenembryo von 3 mm Länge, nach einem Präparat des Herrn Prof. MARTIN in Zürich aus MOLLIER.

mp Medullarplatte, ao Aorta, d Darm, h Herzanlage, vm, pm viszerales und parietales Blatt des Mesoderms.

Ring, aus dem sich entsprechend der schärferen Differenzierung der Gefäße die oben erwähnte Area vasculosa immer deutlicher gestaltet. Ein an Fig. 144 sich anschließendes Stadium ist noch in Fig. 125 abgebildet.

Über die Abstammung der Zellen, welche Blut und Gefäße bilden, von einem der angrenzenden Keimblätter finden sich ebenso verschiedene Angaben in der Literatur, wie hinsichtlich der Entwicklung des Herzens. So bemerkt RÜCKERT:

„Wenn man eine jugendliche Area vasculosa des Huhnes an einer Schnittserie durchmustert, so sieht man meist die Gefäßanlagen so innig mit dem Mesoderm verbunden, daß man an ihrer Zugehörigkeit zu diesem Blatt nicht zweifelt. Kaum glaubt man sich aber von ihrer mesodermalen Herkunft überzeugt zu haben, so trifft man auf ein Bild, welches ihre Abstammung vom Entoderm ebenso klar zu demonstrieren scheint.“ Die einen Bilder findet man mehr im hinteren, die anderen im vorderen Bereich des Bluthofs.

Die unregelmäßigen Zellhaufen ordnen sich nach und nach zu Strängen an und verbinden sich untereinander zu einem unregelmäßigen Netzwerk (Fig. 145). Jetzt erhalten sie auch eine schärfere Begrenzung dadurch, daß sich an ihrer Oberfläche eine Lage von Zellen stark abplattet und sich zu einem Endothelhäutchen, der Tunica intima der Gefäße (Fig. 145 *g*¹, Fig. 146 *gw*), differenziert und daß sich diese namentlich lateralwärts und nach unten von dem Rest der nach innen gelegenen Zellen (Fig. 145 *i*) mehr und mehr abhebt. In dem so zutage

tretenden Gefäßlumen sammelt sich eine helle Flüssigkeit, das Blutplasma (*g*), an.

Die zuerst gebildeten Gefäße sind also einfache Endothelröhren, in welchem Zustand sie auch längere Zeit verharren.

Die in den Lücken des Gefäßnetzes gelegenen Zellen werden später zu embryonalem Bindegewebe und stellen die Substanzinseln

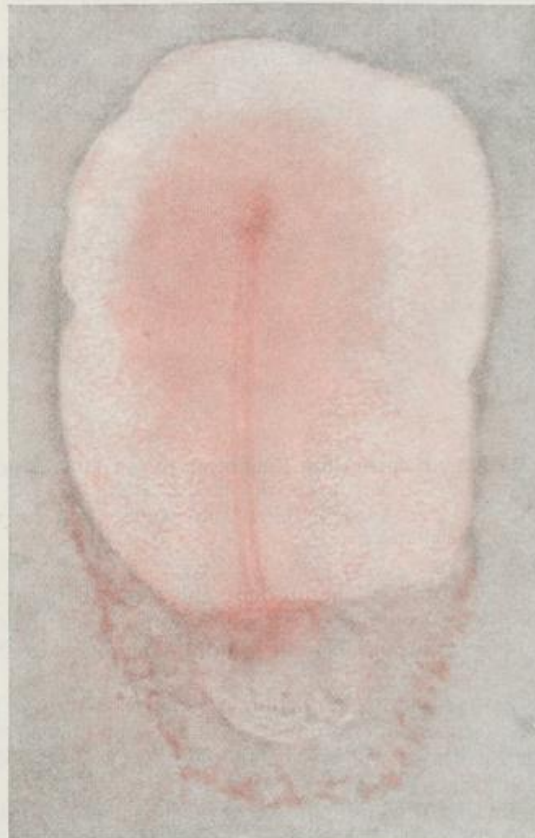


Fig. 143. Keimhaut des Hühnchens mit einer Primitivstreifenlänge von 2,3 mm. Nach RÜCKERT.

der Autoren (Fig. 145*m*) dar. Es rücken nämlich die kugeligen Zellen unter Ausscheidung einer homogenen Zwischensubstanz weiter auseinander, sie werden sternförmig (Fig. 147*sp*) und strecken Fortsätze aus, mit denen sie sich zu einem in der Gallerte überall verbreiteten Netzwerk verbinden; andere legen sich an den Endothelröhren der Gefäße an.

Die im Innern der Endothelröhren eingeschlossenen Zellen haften noch eine Zeitlang ihrer dorsalen Wand an und springen von ihr als Hügel in die Flüssigkeitsräume hinein (Fig. 145*i*). Die eben wegsam werdenden Gefäße sind infolgedessen sehr unregelmäßig beschaffen,

indem enge und weitere, oft mit Aussackungen versehene Stellen abwechseln (Fig. 145), 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 Bildungsherde der geformten Be-



Fig. 144. Keimhaut des Hühnchens mit langem Kopffortsatz, noch ohne Rücken-
segmente. Vor dem Primitivstreifen die Chordaanlage und die Medullarfalten. Nach
RÜCKERT.

standteile des Blutes. Es werden die kugeligen, 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 blutrot gefärbten Flecken bedeckt, welche teils rundlich, teils länglich, teils verästelt sind und als die Blutpunkte oder Blutinseln der Keimhaut bekannt sind (Fig. 125g,

Fig. 145*i*). Von diesen Bildungsherden lösen sich nun die oberflächlichen Zellen ab und geraten als isolierte, rote Blutkörperchen in die Blutflüssigkeit hinein. Hier vermehren sie sich, ebenso wie in den Blutinseln, durch Teilung, wobei ihr Kern sich in die bekannten Spindelfiguren umwandelt. Teilungen von Blutzellen sind beim Hühnerembryo bis zum 6. Tage der Bebrütung in großer Anzahl zu beobachten, während sie späterhin seltener werden und dann ganz verschwinden. Auch bei den Säugetieren und beim Menschen (FOL) sind die ersten embryonalen Blutkörperchen, wie bei den anderen Wirbeltieren, mit einem echten Zellkern versehen und besitzen das Vermögen der Teilung. — In demselben Maße, 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 rotes, an geformten Bestandteilen reiches Blut (Fig. 146 *bl*).



Fig. 145. Ein Stück des Gefäßhofes eines Hühnerembryo, bei welchem 12 Rückensegmente entwickelt sind. Nach Disse.

Man sieht das Netz der dunkler schattierten Blutbahnen (*g*), in denen die Blutinseln (*i*) liegen. Die hellen Lücken (*m*) im Gefäßnetz, dessen Wand von Endothelzellen (*g*¹) gebildet wird, sind die aus Gallertgewebe bestehenden Substanzinseln.

wachse das Gefäßmaterial vom Dotter her in den Embryonalkörper ein. Es unterliegt (nach der Darstellung von RÜCKERT) indessen keinem Zweifel, daß das Gefäßmaterial auch in der Area pellucida sich in loco vom Mesoderm abspaltet, ebenso wie dies oben für die

ersten embryonalen Blutkörperchen, wie bei den anderen Wirbeltieren, mit einem echten Zellkern versehen und besitzen das Vermögen der Teilung. — In demselben Maße, 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 rotes, an geformten Bestandteilen reiches Blut (Fig. 146 *bl*).

An die Gefäßbildung in der Area opaca schließt sich zeitlich diejenige in der Area pellucida, und zwar in der Weise an, daß von ihrer ersten Ursprungsstätte am Keimwall sich die soliden Gefäßanlagen allmählich in centripetaler Richtung ausbreiten. Und hieran schließt sich zuletzt wieder die Gefäßbildung im Embryo selbst. „In derselben Richtung, in welcher die Gefäßzellenzüge aufgetreten sind, wandeln sie sich im allgemeinen auch in Endothelröhrechen um, nämlich von außen nach innen. Wenn man diese in embryonaler Richtung vor sich gehende Entwicklung der Gefäßanlagen verfolgt, versteht man sehr wohl, wie His zur Ansicht gelangen konnte, es

Verbreitung der
Blutzellen!

Area opaca dargetan wurde. So findet anstatt des Einwachsens der
Gefäßanlagen eine von der Peripherie des Keimwalles gegen den

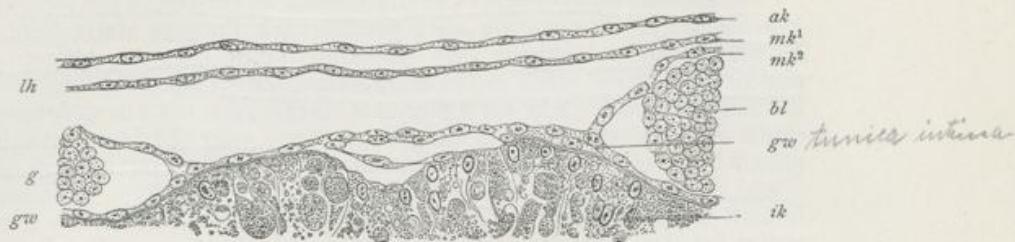


Fig. 146. Querschnitt durch ein Stück des Gefäßhofes. Nach DISSE.
ak Äußeres, ik inneres Keimblatt, mk¹ parietale, mk² viszerale Lamelle des
mittleren Keimblattes, lh außerembryonale Leibeshöhle, gw Gefäßwand, aus Endothel-
zellen gebildet, bl Blutzellen, g Gefäße.

Embryo zu fortschreitende Differenzierung derselben auf dem Meso-
derm statt.“

In ähnlicher Weise wie bei den Reptilien und Vögeln entwickeln
sich auch bei den Säugetieren Blut und Gefäße in der Wand des Dotter-

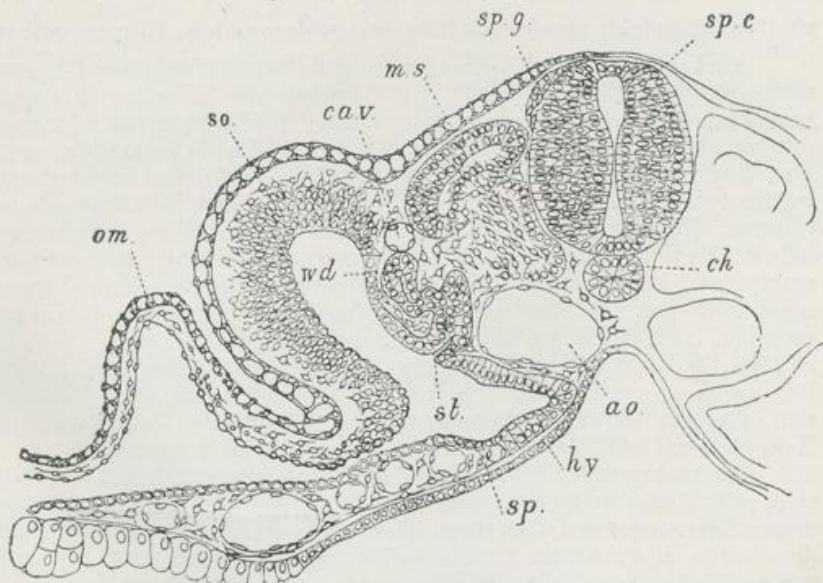


Fig. 147. Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit ungefähr
24 Rückensegmenten. Nach BALFOUR.

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

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

sacks, dem allerdings hier der Dotter fehlt. Auch bei ihnen entsteht
in einem Bezirk des mittleren Keimblattes, welcher an den hellen Frucht-

hof angrenzt, ein besonderer Gefäßhof, in dem sich ähnliche Veränderungen, wie die eben beschriebenen, verfolgen lassen.

Nach vollendeter Gefäß- und Blutbildung ist der Bezirk des dunklen Fruchthofes, in welchem die eben geschilderten Prozesse stattgefunden haben, bei allen Amnioten (mit Ausnahme eines Teils der Säugetiere und des Menschen) nach außen scharf abgegrenzt (Fig. 125). Es hört nämlich das dichte Netz der Blutgefäße nach außen mit einem breiten, einen Kreis beschreibenden Randsinus (*Vena* oder *Sinus terminalis*) plötzlich auf. Nach außen von dem *Sinus terminalis* bildet sich in der Wand des Dottersacks kein Blut mehr und kein Blutgefäß. Wohl aber breiten sich hier die beiden primären Keimblätter lateralwärts noch weiter bei den meroblastischen Eiern über den Dotter aus, bis sie ihn ganz umwachsen haben. Wir müssen daher jetzt am dunklen Fruchthof (Fig. 152, 153) 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 außerembryonalen Teiles der Keimblätter umschlossen.

c) Die Entwicklung der Gefäße im embryonalen Körper selbst.

Auch hier ist die Unsicherheit unseres augenblicklichen Wissens, sowie die Verschiedenartigkeit der Angaben der einzelnen Forscher hervorzuheben. Man kann im allgemeinen drei verschiedene Lehren unterscheiden: 1. die schon oben erwähnte Einwachsungslehre von HIS, 2. die Lehre, daß alle Embryonalgefäße vom Herzsäckchen auswachsen (RABL), und 3. die Lehre von der lokalen Gefäßentstehung (MAYER, RÜCKERT). Die letztere scheint mir das Meiste für sich zu haben. Zu ihren Gunsten sprechen besonders die Befunde an Selachierembryonen, welche wohl die geeignetsten Objekte für solche Untersuchungen sind. Bei diesen entstehen die Gefäße ebenso wie das Herzsäckchen im Bereich des Mesenchyms aus Reihen von Zellen, die teils lockerer, teils dichter zusammenliegen. 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 embryonalen 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 aneinandergereihten 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 fertiggestellten Gefäßen aus eine kleine Aussackung hinein; sie verlängert sich allmählich und weitet sich dabei zu einem Rohr aus, 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 hervordachsen und so fort, breiten sich die Gefäßanlagen überall in den Lücken zwischen den Keimblättern und den aus ihnen durch Abschnürung hervorgegangenen Organen aus.

Eine ausführlichere Darstellung über die schwierige Frage nach der Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes nebst zahlreicheren Abbildungen nach den neueren, sehr gründlichen Untersuchungen von RÜCKERT und MOLLIER findet der Leser in der IX. Auflage von HERTWIGS Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte S. 292—309.

Repetitorium zu Kapitel VI.

1. Die Segmentierung der mittleren Keimblätter.

1. Bei den Wirbeltieren sondern sich die mittleren Keimblätter durch Faltungs- und Abschnürungsprozesse in mehrere Anlagen.

2. Der Sonderungsprozeß im mittleren Keimblatt zeigt zwei Modifikationen.

a) Beim Amphioxus gliedern sich die mittleren Keimblätter gleich bei ihrem ersten Auftreten vollständig in hintereinander gelegene Ursegmente. *Melanurum*

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

Die dorsalen Abschnitte liefern die quergestreifte Muskulatur des Körpers.

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

b) Bei allen übrigen Wirbeltieren sondern sich die mittleren Keimblätter zuerst in einen dorsalen und in einen ventralen Abschnitt, in Rückenplatten und in Seitenplatten.

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

Die Rückenplatten werden allein segmentiert und zerfallen in die hintereinander gelegenen Rückensegmente.

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

a) Kopfsegmente, deren Zahl in den einzelnen Wirbeltierklassen eine strittige ist,

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

2. Entwicklung von Binde- substanz und Blut.

1. Außer den vier Keimblättern, welche epitheliale Lamellen darstellen, entwickeln sich bei den Wirbeltieren 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 Wander-

zellen 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; jene entwickeln sich durch Faltungen der Keimblasenwand, diese durch Auswanderung isolierter Zellen aus bestimmten Bezirken der Keimblätter.

4. Mesenchymkeime entstehen aus der Wand der Rückensegmente (Sklerotom), aus der Cutisplatte, aus einzelnen Stellen der viszeralen 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 dunklen Fruchthofes der meroblastischen Eier.

6. Die Herkunft der Zellen, aus denen im dunklen Fruchthof Gefäße und Blut entstehen, ist zurzeit eine strittige.

7. Bei der Gefäßbildung im dunklen 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 (Blutinseln).
- c) Die Substanzinseln werden zu embryonaler Binde substanz.
- d) Der Ort, an welchem zuerst im dunklen Fruchthof Blutgefäße und Binde substanz 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 aufgehenden Dotterhof.

8. Die roten Blutkörperchen aller Wirbeltiere besitzen in den frühesten Stadien der Entwicklung das Vermögen, sich durch Teilung zu vermehren. Die roten Blutkörperchen der Säugetiere haben zu dieser Zeit einen Kern.

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

I. Äußeres Keimblatt.

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

II. Primäres inneres Keimblatt.

1. Darmdrüsenblatt oder sekundäres inneres Keimblatt. Epithel des Darmkanals und seiner Drüsen, Epithel der Harnblase.

2. Chordaanlage.

3. Die mittleren Keimblätter.

- a) Rückensegmente. Quergestreifte, willkürliche Muskulatur des Körpers. Teile des Mesenchyms. (Myotom und Sklerotom.)
- b) Seitenplatten. Epithel der Pleuroperitonealhöhle, die Geschlechtszellen und epithelialen Bestandteile der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführwege. Epithel der Niere und der Harnleiter. Teile des Mesenchyms.
- c) Mesenchymkeime. Gruppe der Binde substanz, Gefäße und Blut, lymphoide Organe, glatte, nicht willkürliche Muskulatur.

Siebentes Kapitel.

Bildung der äußeren Körperform und des Dottersacks der Wirbeltiere, sowie der Eihüllen der Reptilien und Vögel.

Nachdem wir in den vorausgegangenen Kapiteln die Keimblätter der Wirbeltiere und ihre ersten wichtigen Sonderungen in Nervenrohr, Chorda, Rückensegmente, 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 Wirbeltieren herrscht in dieser Beziehung eine ganz außerordentliche Verschiedenheit. Wenn der Embryo eines Amphioxus die ersten Entwicklungsprozesse durchgemacht hat, so streckt er sich in die Länge und zeigt schon im großen und ganzen die wurm- oder fischartige Gestalt des erwachsenen Tieres. Je mehr wir aber in der Wirbeltierreihe emporsteigen, um so unähnlicher werden die Embryonen dem ausgebildeten Tiere, wenn sie sich auf dem entsprechenden Ausbildungsstadium des Amphioxus-Embryo befinden; sie nehmen jetzt sehr sonderbare und fremdartige Gestalten an; sie werden von eigentümlichen Hüllen umschlossen und mit verschiedenen, später wieder schwindenden Anhängen versehen.

In erster Linie läßt sich diese Verschiedenheit auf die mehr oder minder große Ansammlung von Nahrungsdotter zurückführen, der schon auf alle früher beschriebenen Entwicklungsprozesse einen so großen Einfluß ausgeübt hat. 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 organisierte Embryo von außen Nahrung aufzunehmen braucht. In morphologischer Hinsicht dagegen spielt der Dotter die Rolle eines Ballastes, welcher in die direkte und freie Entwicklung aller Organe, die 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 Furchungsprozeß und die Bildung der Keimblätter verlangsamt, abgeändert und in gewisser Beziehung geradezu gestört werden. Des-

gleichem werden wir auch wieder im folgenden zu zeigen haben, wie die normale Gestaltung des Darmkanals und des Leibes infolge der Anwesenheit des Dotters nur nach und nach auf Umwegen erreicht werden kann.

In zweiter Linie wird bei den Wirbeltieren die große Verschiedenheit ihrer Embryonen durch das Medium, in welchem sich die Eier entwickeln, hervorgerufen. Eier, die in das Wasser entleert werden, wie es bei den wasserbewohnenden Wirbeltieren meist geschieht, entwickeln sich in einer einfacheren und direkteren 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 letztgenannten Fällen wird der sich bildende Organismus erst auf bedeutenden Umwegen zu seinem Ziele geführt. Denn neben den bleibenden Organen entwickeln sich gleichzeitig auch solche, die für das nachembryonale Leben keine Bedeutung haben, aber während des Eilebens teils dem zarten und weichen, leicht zu beschädigenden Körper als Hüllen zum Schutz, teils zur Atmung und teils 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, das hier wieder zu bewältigen ist, will ich in zwei Teile gruppiert vorführen.

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

Im zweiten und zugleich umfangreicheren Teil 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 direkter Entwicklung und den übrigen Wirbeltieren gleichsam in der Mitte und vermitteln zwischen ihnen einen Übergang. Der Dotter nimmt bei den Amphibien an dem Furchungsprozeß mit teil; nach seinem Abschluß findet er sich der Hauptmasse nach in den großen Dotterzellen angehäuft, welche den Boden der Keimblase bilden (Fig. 35); bei der Gastrulation wird er in die Urdarmhöhle mitaufgenommen, welche er fast ganz ausfüllt (Fig. 63 und 64); nach Abschnürung der Leibessäcke liegen die großen Dotterzellen in ähnlicher Weise in der ventralen Wand des eigentlichen Darmes (Fig. 148 *ylk*). Hier werden sie teils aufgelöst und zum Wachstum der übrigen Körperteile verwandt, teils nehmen sie direkt an der Bildung des Epithels der ventralen Darmwand teil.

Infolge der Anwesenheit des großen Haufens der Dotterzellen gewinnt der Amphibienembryo 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. 148 und 76). Der zwischen ihnen gelegene mittlere Teil oder der Rumpf wird an seiner dorsalen Seite, in welcher Nervenrohr, Chorda und Rückensegmente entwickelt sind, etwas eingekrümmt, so daß Kopf- und Schwanzhöcker durch eine konkave Linie verbunden werden. Die ventrale Hälfte des Rumpfes ist dagegen in hohem Maße aufgetrieben und bruchsackartig nach unten und seitlich hervorgewölbt, da sie mit den 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

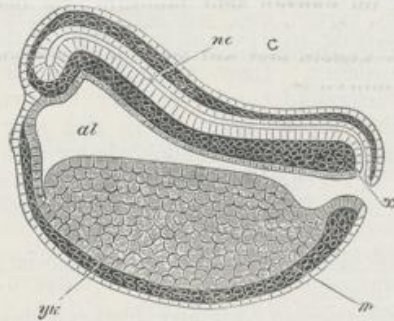


Fig. 148.

Fig. 148. Schematischer Längsschnitt durch einen Embryo des Frosches. Nach GÖTTE und BALFOUR.

nc Nervenrohr, x Kommunikation desselben mit Urmund und Darmkanal, al, yh Dotterzellen, m mittleres Keimblatt. Der Einfachheit wegen ist das äußere Keimblatt nur als einreihige Zellschicht dargestellt.

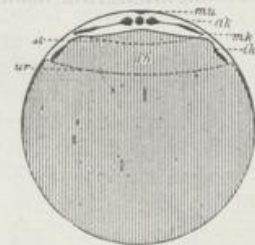


Fig. 149.

Fig. 149. Schematischer Durchschnitt durch ein Hühnerei am Anfang des zweiten Brütages.

Die drei Keimblätter, das äußere ak, das mittlere mk, das innere ik, sind glatt über dem Nahrungsdotter ausgebreitet. Das mittlere Blatt endet an der punktierten Linie st mit dem Sinus terminalis, welcher den Gefäßhof abgrenzt. ur Umwachsungsrand. mu Medullarplatte.

des Dottermaterials kleiner und schwindet schließlich ganz, wobei seine Wandungen in die ventrale Bauch- und Darmwand aufgenommen werden.

Die Störungen im normalen Verlauf der Entwicklung werden in demselben Maße 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 Furchungsprozeß nur in einem geringen Maße beteiligt, insofern Kerne in die dem Keim anliegende Dotterschicht hineingeraten und, von Protoplasma umgeben, sich durch Teilung weiter vermehren. Die Gastrulaform ist bis zur Unkenntlichkeit abgeändert; nur ein kleiner Teil ihrer Rückenfläche besteht aus Zellen, die zu den zwei primären Keimblättern angeordnet sind (Fig. 81, 83); die Bauchseite dagegen, an

welcher sich bei den Amphibien die Dotterzellen vorfinden, ist ungefurchte Dottermasse. So erhalten wir den eigentümlichen Befund, daß sich bei den genannten Wirbeltieren 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. 83 und 149). 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. Am Rücken bilden sich zunächst allein alle wichtigen Organanlagen, das Nervensystem, die Chorda, die Rückensegmente (Fig. 137), während an der Bauchseite nur wenige und geringfügige Veränderungen zu bemerken sind. Sie bestehen hier hauptsächlich darin, daß die Keimblätter sich ventralwärts ausbreiten, über die Dottermasse herüberwachsen (Fig. 152 bis 155) und um sie einen geschlossenen, aus mehreren Schichten bestehenden Sack herstellen. Die Umwachsung des ungeteilten 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 hat (Fig. 155).

Man hat bei den meroblastischen Eiern den Teil der Keimblätter, an welchem die ersten Organanlagen (Nervenrohr, Chorda, Rückensegmente usw.) auftreten, als embryonalen Bezirk von dem übrigen oder dem außerembryonalen Bezirk unterschieden. Die Unterscheidung ist eine zweckmäßige und notwendige; die Namen „embryonal und außerembryonal“ aber hätten passendere sein können, da ja selbstverständlicherweise 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 Wirbeltierkörper 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 Prozeß der Einfaltung in den ersten Tagen der Bebrütung in allen Einzelheiten leicht verfolgen.

Am frühesten beginnt sich — beim Hühnchen am Anfang des 2. Brüttag — 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. 150 kf). An der Oberfläche der Keimhaut ruft die Kopffalte, wie sie in den Lehrbüchern bezeichnet wird, eine die Embryonalanlage von vorn her abgrenzende, halbmondförmige Furche (Fig. 134) — die Grenz-

rinne von His — hervor. Der abgegrenzte Bezirk heißt der Kopfhöcker. In derselben Weise faltet sich die Rumpfplatte (Fig. 147so) bald darauf links und rechts von der Anlage des Rückenmarkes in geringer Entfernung von der Medianebene zu den Seitenfalten ein, die an der Oberfläche sich ebenfalls wieder in den seitlichen Grenzrinnen markieren (Fig. 125). Am spätesten endlich beginnt das hintere Ende des Embryo sich als Schwanzhöcker (Fig. 156) abzusetzen dadurch, daß die Seitenfalten am hinteren Ende des Primitivstreifens umbiegen und sich in der halbmondförmigen, mit der Konkavität nach vorn gerichteten Schwanzfalte vereinigen, welcher an der Oberfläche die hintere Grenzrinne entspricht. Infolge dieser Einfaltungen der Rumpfplatte ist ein kleiner Teil 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.

Zur Vermeidung von Mißverständnissen sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß, wie vordere, seitliche und hintere Grenzrinnen

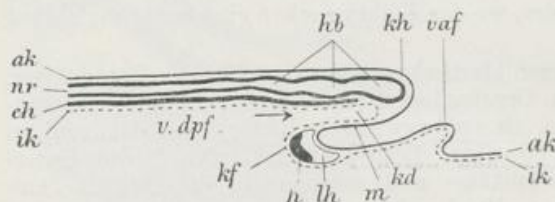


Fig. 150. Schematischer Medianschnitt durch einen Vogelembryo zur Erläuterung der Kopf- und Amnionbildung.

ak, ik Äußeres und inneres Keimblatt, ch Chorda, h Herzanlage, hb Hirnblasen, kd Kopfdarmhöhle, kf Kopffalte, kh Kopfhöcker, lh Leibeshöhle, m Mundfrucht, nr Nervenrohr, v.d.p.f. vordere Darmpforte, v.af vordere Amnionfalte.

einzigsten Falte sind, welche die Embryonalanlage ringsum einschließt. Indem die Falten sich vergrößern, legen sich 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. 153) durch eine ringförmige Linie (ln) bezeichnet ist. Es kommt so ein kleiner wurmartiger Körper zustande, welcher dem außerembryonalen Bezirk der Keimhaut von oben aufliegt und mit ihm durch einen hohlen Stiel (ln) verbunden ist. Der Stiel bezeichnet die Stelle, an welcher die von allen Seiten aufeinander zu wachsenden Faltenränder zusammengetroffen sind, aber eine vollständige Abschnürung des embryonalen Bezirks vom außerembryonalen unterblieben ist.

Wer sich den Vorgang, der für das Verständnis der tierischen Formbildung überaus wichtig ist, noch klarer und verständlicher machen will, tue dies mit Hilfe eines leicht herzustellenden Modelles. 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 ge-

zusammen einen einzigen Ringgraben bilden, so auch Kopf-, Schwanz- und Seitenfalten, wenn sie sich deutlicher ausprägen, alle ineinander übergehen und so nur Teile einer einzigen Falte sind, welche die Embryonalanlage ringsum einschließt. Indem die Falten sich vergrößern, legen sich ihre zuerst nach abwärts gerichteten

bildete 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 Rest des Tuches zusammenhängt.

Ein ähnlicher Vorgang, wie der äußerlich sichtbare, eben beschriebene Faltungsprozeß, durch welchen die seitliche und die ventrale Rumpfwand 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 Rumpffalte, eine vordere, eine hintere und zwei seitliche Darmfalten. Zuerst faltet sich zur Zeit, wo der Kopf sich sondert (Fig. 150), auch die diesem Abschnitt entsprechende Darmplatte zu einer Röhre, der sogenannten Kopfdarmhöhle (*kd*), zusammen. Derselbe Vorgang wiederholt sich am 3. Tage der Bebrütung am hinteren Ende der Embryonalanlage, an welchem der Schwanzteil (Fig. 156) sichtbar wird und durch Einfaltung der Darmplatte die Becken- und Schwanzdarmhöhle angelegt wird. Beide Darmteile 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 Darmkanals eine Öffnung (Fig. 150 *v.dpf* und Fig. 156), durch welche man von der Dotterseite her in die nach außen abgeschlossenen Höhlen hineinsehen kann. Die eine Öffnung wird als die vordere, die andere als die hintere Darm-pforte oder der hintere Darm-eingang bezeichnet.

Zwischen beiden Pforten bleibt noch längere Zeit der mittlere Abschnitt des Darmkanals als blattförmige Anlage bestehen. Indem sich diese dann etwas nach abwärts einbiegt (Fig. 147 und 152), entsteht unter der Chorda dorsalis eine Darmrinne (Fig. 152 *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, die in Fig. 153—155 durch die ringförmige Linie *dn* bezeichnet ist, wird der Faltungs- und Abschnürungsprozeß nicht zu Ende geführt; es bleibt hier das Darmrohr wieder mit dem außerembryonalen Teil 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. 151 den Embryo eines Selachiers, der durch Einfaltung der Keimblätter aus dem in Fig. 81 dargestellten, scheibenförmigen Stadium in der für das Hühnchen beschriebenen Weise entstanden ist, während der größere Teil 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 Übergänge 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 vier Keimblätter nacheinander um die ungeteilte Dottermasse der meroblastischen Eier aus.

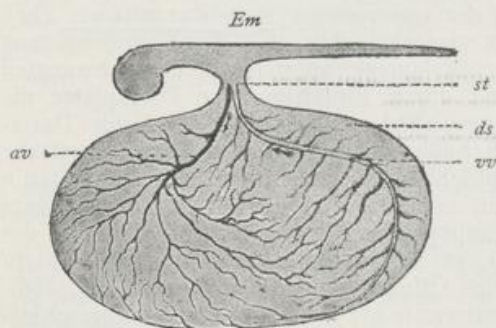


Fig. 151. Älterer Embryo eines Haifisches (*Pristiurus*). Nach BALFOUR.

Em Embryo, *ds* Dottersack, *st* Stiel des Dottersacks, *av* Arteria vitellina, *vv* Vena vitellina.

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 Spaltraum aus, für welchen der Name „außerembryonale Leibeshöhle“ oder Keimblasencölon (Höhle des Blastoderms,

KÖLLIKER) am besten passen würde; er trennt die Umhüllung des Dotters in zwei 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. 151 *st*) unterhalten wird. Eine genauere Untersuchung zeigt in diesem Fall den Stiel wieder aus zwei engen, ineinandergesteckten Röhren zusammengesetzt, von denen die äußere den Hautdottersack mit der Bauchwand und die innere den Darmdottersack mit dem Darmrohr verbindet. Die erste nennt man den Hautstiel, die

zweite 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 Hühnerembryo zur Grundlage dienen.

Amnion und seröse Hülle sind ihrem Ursprung nach auf den außer-embryonalen Bezirk der Keimblätter, und zwar auf den Teil 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. 150) die halbkreisförmige Kopffalte wahrnimmt, durch deren Wachstum der Kopf des Embryo sich sondert, tritt bereits in geringer Entfernung vor ihr die vordere Amnionfalte (*vaf*) auf; sie bildet sich in einem Bezirk, in welchem das mittlere Keimblatt am Anfang der Entwicklung fehlt. Daher sind nur das äußere und das innere Grenzblatt, die hier direkt zusammenstoßen, an der Bildung der vorderen Amnionfalte oder des Proamnion beteiligt (Fig. 150). Während nun die Kopffalte (*kf*) mit ihrem Umschlagsrand nach dem Dotter vordringt, erhebt sich, durch die Grenzrinne von ihr getrennt, die vordere Amnionfalte (*vaf*) 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, kapuzenartig über den Kopf herüber und bedeckt schon am Ende des 2. Brüttagess seinen vordersten Teil wie ein dünner, durchsichtiger Schleier; daher wird sie auch die Kopfscheide genannt (Fig. 153*vaf*). *Wird durch Keimblätter*

Auf einem etwas späteren Stadium entwickeln sich am Schwanzende und zu beiden Seiten des Embryo die hintere und die seitlichen Amnionfalten, und zwar an Stellen, wo überall das mittlere 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. 156 *am* und Fig. 153 *haf*).

Die seitlichen Amnionfalten erheben sich nach außen von den seitlichen Grensrinnen (Fig. 147 *om* und Fig. 152 *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. 147 *sp*), die auf dem Dotter ausgebreitet liegen bleibt. Hierdurch nimmt der außerembryonale Teil der Leibeshöhle (Fig. 152 *lh²*) oder das Keimblasencölom in der Umgebung des Embryo an Ausdehnung zu. Wenn die seitlichen Amnionfalten bis zur Rückenfläche des Embryo emporgewachsen sind (Fig. 152 *af*), beginnen sie sich mit ihren Rändern medianwärts umzuschlagen 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, ineinander übergehen und nur

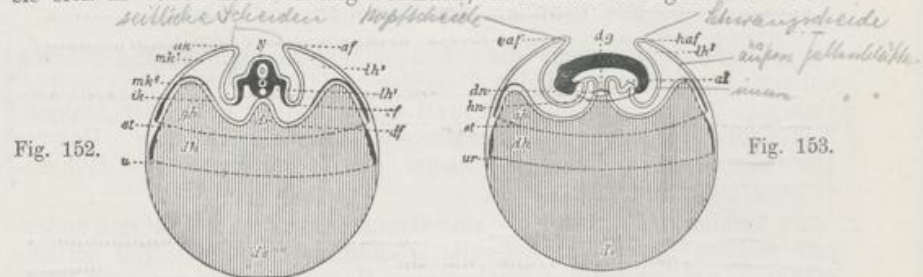


Fig. 152.

Fig. 153.

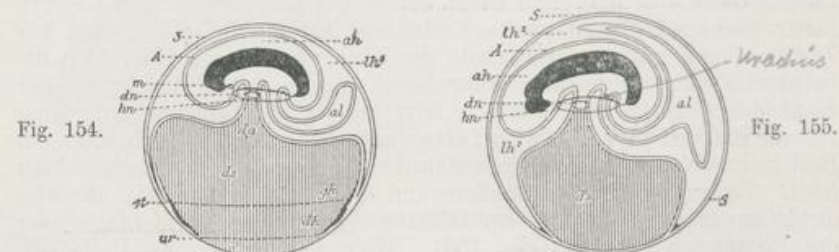


Fig. 154.

Fig. 155.

Fig. 152–155. Schematische Quer- und Längsdurchschnitte durch das Hühnerei auf verschiedenen Stadien der Bebrütung.

Der Embryo ist im Verhältnis zum Nahrungsdotter der Deutlichkeit wegen viel zu groß dargestellt.

Fig. 152 und 153. Quer- und Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei mit weit entwickelten Amnionfalten am 3. Tage der Bebrütung.

Fig. 154. Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei mit geschlossenem Amnionsack (*ah*), seröser Hülle (*S*), Allantois (*al*) und Dottersack (*ds*) am Anfang des 5. Brütages.

Fig. 155. Längsdurchschnitt durch ein Hühnerei am 7. Brütage.

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

ak Äußeres Keimblatt, *af* Amnionfalte, *vaf*, *haf*, *af* vordere, hintere, seitliche Amnionfalte, *A* Amnion, *ah* Amnionhöhle, *al* Allantois *dr* Darmrinne, *dg* Dottergang, *df* Darmfalten, *dn* Darmnabel, *dh* Dotterhof (Area vitellina) zwischen den punktierten Linien *st* und *ur*; *ds* Dottersack, *gh* Gefäßhof, *hn* Hautnabel, *ih* inneres Keimblatt, *lh* Leibeshöhle, *lh¹* embryonaler, *lh²* außerembryonaler Teil derselben (Keimblasencölom), *mk* mittleres Keimblatt, *mk¹* seine parietale, *mk²* seine viszerale Lamelle, *N* Nervenrohr, *S* seröse Hülle, *st* Sinus terminalis, äußere Begrenzung des Gefäßhofes *gh* (Area vasculosa), *ur* Umwachsungsrand, Grenze der den Nahrungsdotter umwachsenden Keimblätter.

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. 152 bis 154af, vaf, haf), treffen sich mit ihren Rändern in der Medianebene und verwachsen untereinander 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 Öffnung.

amnion
 des Dottersackes
 an f. p. p. p.
 H. v. d. W.
 Amnion
 Amnion
 Amnion
 Amnion

Die Verwachsung der Amnionfalten erfolgt genau in derselben Weise, wie es auf S. 62 (Fig. 47—50) im allgemeinen beschrieben worden ist. Jede Falte (Fig. 152 und 153) besteht aus zwei Blättern, einem inneren und einem äußeren, die am Umschlagsrand ineinander übergehen und durch einen Spalt getrennt werden, welcher ein Teil 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. 154). Über dem Rücken des Embryo sind infolgedessen jetzt zwei Hüllen, eine innere und eine äußere, das Amnion (A) und die seröse Hülle (S), entstanden. Das Amnion ist ein Produkt der inneren Faltenblätter (Fig. 154ah). 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. 154 und 155S).

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 Fig. 153—155 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. 151st), an welchem ja auch der Hautdottersack mit seiner stiel förmigen Verlängerung in die Bauchwand übergeht. Wie bei den Fischen umschließt er (Fig. 153hn) eine Öffnung, welche den im Embryo gelegenen Teil der Leibeshöhle (lh^1) mit dem außerembryonalen, zwischen den Eihüllen befindlichen Teil (lh^2) verbindet. Ferner tritt durch die Öffnung 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 eiweißhaltigen, salzigen Flüssigkeit, des Liquor amnii, vergrößert sich der Amnionsack mit jedem Tage der Bebrütung. Gleichzeitig wird seine Wandung kontraktile. In seinem Hautfaserblatt bilden sich einzelne Zellen zu kontraktilem Fasern aus, die beim Hühnchen vom 5. Tage der Bebrütung an rhythmische Bewegungen veranlassen. Man kann die Kontraktionen, etwa 10 in der Minute, bei unverletzter Eischale beobachten, wenn man die Eier gegen eine helle Lichtquelle hält und sich dabei des von PREYER konstruierten Ooskops bedient.

O. Hertwig, Die Elemente der Entwicklungslehre. 5. Aufl.

x Einfluss des Sonnenlichtes

Die seröse Hülle (S) ist eine vollkommen durchsichtige, leicht zerreibare Membran, welche der Dotterhaut oder Membrana vitellina fest anliegt. Sie besteht aus zwei dnnen Zellblttern, welche ihren Ursprung von dem ueren Keimblatt und dem parietalen Mittelblatt herleiten. Als eine gesonderte Bildung ist die serse Hlle anfnglich (Fig. 154) nur im Bereich des Amnion und des Embryo vorhanden, soweit als sich die Leibeshhle im mittleren Keimblatt gebildet hat. Sie vergrert sich dann in demselben Mae, als der Dotter umwachsen wird und der Gefhof sich nach abwrts ausdehnt (Fig. 155). Parietales und viszerales Mittelblatt weichen mehr und mehr auseinander, bis schlielich (beim Hhnerembryo gegen Ende der Bebrtung) eine Trennung im ganzen Umfang der Dotterkugel erfolgt ist.

Im Zusammenhang damit verndert sich auch die Wand des Dottersacks. Whrend sie am Anfang der Umwachsung eine Strecke weit von allen Keimblttern gebildet wird, setzt sie sich nach Ablsung der sersen Hlle nur noch aus dem Darmdrsenblatt und dem viszeralen Mittelblatt zusammen.

Whrend die Entwicklung des Amnion noch vor sich geht, entsteht bei den Reptilien und Vgeln ein nicht minder wichtiges embryonales Organ, die Allantois oder der Harnsack. Er hat

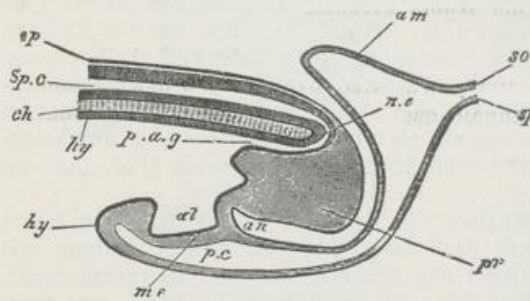


Fig. 156. Schematischer Lngsschnitt durch das Hinterende eines Hhnerembryo zur Zeit der Bildung der Allantois. Nach BALFOUR.

Der Schnitt zeigt, da das Nervenrohr *sp.c* an seinem Ende mit dem Enddarm *p.a.g* durch einen Canalis neurentericus *n.e* zusammenhngt. Der letztere geht durch den Rest des Primitivstreifens *pr*, welcher nach der Ventralseite umgeschlagen ist. *ep* ueres Keimblatt, *ch* Chorda, *hy* Darmdrsenblatt, *al* Allantois, *me* mittleres Keimblatt, *an* der Stelle, wo der After entstehen wird, *am* Amnion, *so* Hauptplatte, *sp* Darmplatte.

dem letzten Teil des Enddarms, der spter als Kloake bezeichnet wird, seinen Ursprung und ist hier in seiner ersten Anlage beim Hhnerembryo 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. 153 und Fig. 156 *al*.)

Die Ausstlpung ist nach innen vom Darmdrsenblatt ausgekleidet und nach auen von einer Wucherung des Darmfaserblattes berzogen. Sie vergrert sich rasch zu einer Blase, die in die Leibeshhle hineinwchst (Fig. 153 *al*). Hierbei erweitert sich das blinde Ende, whrend der Anfangsteil, der in den Enddarm bergeht, sich verengt und zu

zwei verschiedene Funktionen gleichzeitig zu erfllen. Einmal dient er, wie schon sein Name sagt, zur Aufnahme der Ausscheidungsprodukte, welche whrend des Embryonallebens von Niere und Urniere geliefert werden, und zweitens ist er noch vermge seines Blutgefreich-tums und der oberflchlichen Lage, welche er erhlt, das wichtigste embryonale Atmungsorgan. Der Harnsack nimmt aus

Allantois

II

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 Teil zwischen Darmstiel und Hautstiel hineindrängt (Fig. 154a). 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. 155).

Hinsichtlich der weiteren Schicksale der Eihüllen beim Hühnerembryo mögen sich hier noch einige kurze Bemerkungen anschließen.

In dem Zeitraume vom 5. bis zum 11. Tage, also etwa bis zur Mitte der Bebrütung, treten an dem Dottersack, dem Amnion, der Allantois usw. 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. 155), am 10. Tage drei Viertel seiner Oberfläche, 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. 155a) hineingewachsen. Dieser hat sich bis zum 10. Tage so sehr vergrößert, daß er nur einen kleinen Teil vom Dottersack und Amnion unbedeckt läßt. Seine sackartige Beschaffenheit hat er jetzt mehr verloren. Denn zwischen seinem äußeren Blatt, welches fast überall der inneren Fläche der serösen Hülle dicht anliegt, und seinem inneren Blatt, 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 Artikel über das Blutgefäßsystem noch einmal beschäftigen werden. Am dichtesten ist das Blutgefäßnetz in seinem äußeren Blatt, welches sich an der Oberfläche des Eies ausbreitet; es dient hier zur Unterhaltung des embryonalen Atmungsprozesses. Denn von dem oberflächlich zirkulierenden Blute wird Kohlensäure abgegeben und Sauerstoff aufgenommen, teils direkt durch die Eischale, teils aus der am stumpfen Pole des Eies befindlichen Luftkammer (Fig. 9a.ch), welcher ein großer Teil 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 den Eiweißklumpen in einen Sack ein, dessen epitheliale Oberfläche von der serösen Hülle abstammt, die von dem wuchernden Harnsack mitausgestülpt worden ist. An der Innenfläche des Eiweißsackes (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, das am Anfang seiner Entstehung dem Embryo dicht anliegt, hat sich vergrößert und ist zu einem mit Amnionwasser stark gefüllten Sacke geworden (Fig. 155A). 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.

Infolge aller dieser Wachstumsvorgänge 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 Bestandteile teils durch Verdunstung nach außen, teils 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 infolge 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 Darmteils 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 untereinander zu einem Sack verschmelzen, der den Embryo und das Amnion vollständig einschließt. Mit der serösen Hülle verklebt er so fest, daß seine Lostrennung nicht mehr gelingt.

Das Harnwasser nimmt gegen Ende der Bebrütung gleichfalls ab und ist zuletzt, wie das Amnionwasser, ganz geschwunden. Infolge 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 größeren gewordenen Luftkammer enthaltene Luft direkt einzuatmen. Eine Folge davon ist, daß im Harnsack der Blutkreislauf sich verlangsamt und endlich ganz aufhört. Die zuführenden Nabelgefäße obliterieren. 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 dürrtige Überreste abgestreift.

Repetitorium zu Kapitel VII.

1. Bei Wirbeltieren, deren Eier wenig Dotter enthalten, nimmt der Embryo nach Ausbildung der Keimblätter eine gestreckte, fischähnliche Gestalt an.

2. In dotterreichen Eiern bildet sich nur ein kleiner Bezirk der Keimblätter, die Embryonalanlage, in den Wirbeltierkörper um; 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 (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, eine entsprechende Ansatzstelle des Darmdottersackes in der Mitte des Darmrohrs ist der Darmnabel. *Suchen mittelbar mit Hülle*

7. Bei Fischen wird der Dottersack nach Resorption des Dottermaterials unter Schrumpfungerscheinungen zum Verschuß 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. Infolge des Faltungsprozesses 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 Öffnung, durch welche der embryonale und der außerembryonale Teil 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 (Kloake) stülpt sich der Harnsack hervor, wächst als eine gestielte Blase 1. in die Leibeshöhle und 2. durch den Hautnabel in ihren außerembryonalen Teil, breitet sich hier zwischen Amnion und seröser Hülle ringsum aus und fungiert vermöge seines Blutgefäßreichtums als Atmungsorgan.

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 Verschuß des Darmnabels verwandt.

15. Amnion, seröse Hülle und der aus dem embryonalen Körper herausgewucherte Teil des Harnsacks werden am Hautnabel, der sich schließt, als nutzlose Gebilde abgestoßen.

Achtes Kapitel.

Die Eihüllen der Säugetiere und des Menschen.

1. Die Säugetiere.

In ihren frühesten Entwicklungsstadien zeigen die Eihäute der Säugetiere mit denjenigen der Reptilien und Vögel eine außerordentliche Übereinstimmung (Fig. 157). Sie bestehen auch bei ihnen aus einem Dottersack mit reichem Gefäßnetz (*UV*), aus einem Amnion (*am*),

einer serösen Hülle (*sz*) und einer Allantois (*ALC*). Die seröse Hülle wird bald nach ihrer Anlage bei den Säugetieren als Chorion bezeichnet; gewöhnlich geschieht dies von dem Zeitpunkt an, wo sich mit ihr die Bindegewebsschicht der Allantois verbindet und ihr Blutgefäße zuführt und wo Zöttchen auf ihrer Oberfläche auftreten. Die doppelte Namengebung für die äußerste Eihaut der Säugetiere bringt indessen manche Unzuträglichkeiten mit sich. Denn in den verschiedenen Klassen der Säugetiere vollzieht sich die Verbindung der serösen Hülle mit dem Bindegewebe der

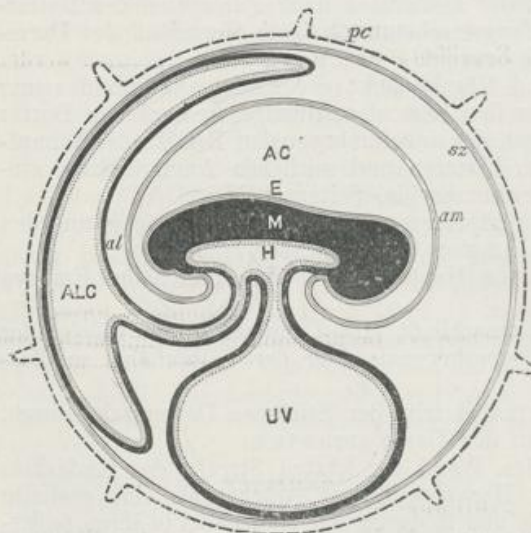


Fig. 157. Schema der Eihäute eines Säugetieres.
Nach TURNER.

pc Zona pellucida mit Zotten (Prochorion), *sz* seröse Hülle oder Chorion, *E* äußeres Keimblatt des Embryo, *am* Amnion, *AC* Amnionhöhle, *M* mittleres Keimblatt des Embryo, *H* inneres Keimblatt desselben, *UV* Dottersack (Vesicula umbilicalis), *ALC* Allantoishöhle, *al* Allantois.

Allantois, ihre Vaskularisation, die Bildung von Zotten zu sehr verschiedenen Zeiten und in verschiedener Weise.

Daher kommt man oft in Verlegenheit, ob man diesen oder jenen Namen im gegebenen Fall gebrauchen soll; die Benennung wird dadurch

leicht eine willkürliche. Da nun das griechische Wort $\tau\acute{o}$ $\chi\acute{o}\rho\iota\omicron\nu$ Haut bedeutet, steht nichts im Wege, es von Anfang an auf die äußerste Zellenhülle des Säugetiereies, noch ehe sie eine blutgefäßführende Bindegewebsschicht von der Allantois erhalten hat, anzuwenden. Es ist dies auch schon mehrfach von anderer Seite geschehen, von OSKAR SCHULTZE in seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und von BONNET, der das äußere Faltenblatt des Amnion der Säugetiere „amniogenes Chorion“ nennt. Da mir eine Vereinfachung der Terminologie namentlich im Interesse des Anfängers immerhin wünschenswert erscheint, werde ich im folgenden die äußere Eihaut der Säugetiere schon von Anfang an Chorion heißen. Doch ist hierbei im Auge zu behalten, daß es bei seiner Entstehung der serösen Hülle der Reptilien und Vögel entspricht. *der äußeren Hülle*

Die Übereinstimmung der Entwicklung der Säugetiere mit derjenigen der Reptilien und Vögel spricht sich auch sonst noch in manchen eigentümlichen Verhältnissen aus; 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 abtrennt, mit dem er nur durch einen Darm- und einen Hautstiel in Verbindung bleibt; wie dort können wir ferner eine Area pellucida, vasculosa und vitellina und einen Dottersackkreislauf unterscheiden. *der äußeren Hülle*

Die Übereinstimmung ist eine auffällige; sie regt zu weiterem Nachdenken an, wenn wir in Betracht ziehen, daß die namhaft gemachten Entwicklungsprozesse in erster Linie durch die Ansammlung von Dottermaterial in den Eiern der Reptilien und der Vögel hervorgerufen werden, und daß die Eier der meisten Säugetiere 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 Säugetierkeim trotzdem Metamorphosen, die in anderen Fällen nur Folge der Dotteransammlung sind? Warum 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 Säugetiere hingewiesen wurde und welche sich etwa so formulieren und begründen läßt:

Entfernte Vorfahren der Säugetiere müssen große, dotterreiche Eier besessen haben und ovipar gewesen sein. Infolgedessen müssen sich dann in dieser Vorzeit die embryonalen Hüllen in gleicher Weise wie bei Reptilien und Vögeln entwickelt haben. Später trat dann in der Stammesentwicklung der Säugetiere ein Zeitpunkt ein, von welchem ab ihre Eier nicht mehr nach außen abgelegt, sondern in der Gebärmutter entwickelt wurden. Die Folge hiervon war, daß die Eier allmählich ihren Dottergehalt eingebüßt haben. Denn mit der Entwicklung in der Gebärmutter 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

Funktion in den Dienst der Ernährung durch die Gebärmutter traten und dementsprechende Abänderungen erfuhren.

Zugunsten dieser Hypothese können drei Tatsachen angeführt werden. Erstens sind bei den niedersten Säugetierklassen, wie bei den Monotremen und Beuteltieren, die Eier noch größer als bei den Placentaliern; sie zeichnen sich durch einen stärkeren Gehalt an Dotter aus und bilden in dieser Beziehung zu denjenigen der Reptilien und Vögel einen Übergang. Zweitens ist beobachtet worden, daß die Monotremen (Echidna und Ornithorhynchus), die niedrigste Abteilung der Säugetiere, wie die Reptilien und die Vögel eierlegend sind. Drittens verharren die Eihäute bei den Beuteltieren, welche nächst den Monotremen als die am tiefsten stehenden Säugetiere 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, ferner eine kleine Allantois und ein glattes Chorion (seröse Hülle). Dieses 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 abgesondert werden, durch das Blutgefäßnetz des Dottersacks aufgenommen. So beginnt zwar eine Art intra-uteriner Ernährung sich bei den Beuteltieren 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 zugrunde legen, weil seine Entwicklungsgeschichte am besten untersucht ist, und werden dann, um uns das Verständnis für den Bau der menschlichen Placenta zu erleichtern, in einer kurzen Skizze zeigen, wie sich in der Klasse der Säugetiere 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), das später zerstört wird, ausgedehnt worden. Die Keimblase nimmt an Ausdehnung rasch zu und wächst vom 5.—7. Tage etwa von 1,5 mm auf 5 mm Größe heran. Infolge 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 Konsistenz 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. 114), dann birnförmig und gewinnt am 8. Tage eine sohlenartige Gestalt, wobei sie bis zu einer Länge von 3,5 mm heranwächst (Fig. 158).

Wie schon in den vorausgegangenen Kapiteln beschrieben wurde, breitet sich in dieser Zeit das mittlere Keimblatt in der Embryonal-

anlage aus, bildet sich die Medullarfurche (Fig. 158*rf*), die Chorda, eine Anzahl von Rückensegmenten, 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 Teil der Keimblase ab, aus welcher sich gleichzeitig verschiedene Eihäute zu entwickeln beginnen. Alle diese Vorgänge sind bei den Säugetieren 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. 159, 1—5).

Schema 1 zeigt uns eine Keimblase, die beim Kaninchen etwa dem 7.—8. Tage entsprechen würde. Nach außen ist sie noch von der sehr verdünnten Dotterhaut (*d*) eingeschlossen, die jetzt auch Prochorion genannt wird, da es dem von den Amnionfalten gebildeten Chorion vorausgeht. Das innere Keimblatt (*i*), das an einer nur wenig jüngeren Keimblase, wie sie in Fig. 100 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*¹) ist in voller Entwicklung begriffen und nimmt etwa den vierten Teil der Blasenwand ein. Ein kleiner Abschnitt dieser dreiblättrigen Region enthält die Embryonalanlage, die sich etwa auf dem Entwicklungsstadium befinden würde, welches wir bei der Ansicht von der Fläche in der Fig. 114 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 Teil der Keimblase ausgebreitet und schließt jetzt eine deutlich sichtbare Leibeshöhle ein, indem parietales und viszerales Mittelblatt sowohl im embryonalen als auch im außerembryonalen Bezirk auseinandergewichen sind. Es reicht bis zu der mit *st* bezeichneten Stelle, an welcher sich der Sinus terminalis als äußere Grenze des nun deutlich ausgeprägten Gefäßhofes 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 Hühnerembryo 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

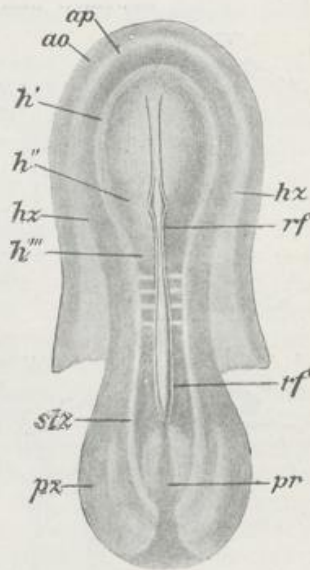


Fig. 158. Embryonalanlage vom Kaninchen von 9 Tagen mit einem Teil des hellen Fruchthofes. Nach KÖLLIKER.
ap, *ao* Heller, dunkler Fruchthof, *h'*, *h''*, *h'''* Medullarplatte in der Gegend der ersten, zweiten, dritten Hirnblassenscheitel, *stz* Stammzone, *px* Parietalzone, *rf* Rückenfurche, *pr* Primitivstreifen.

äußere Keimblatt mit dem fest anliegenden parietalen Mittelblatt in der Umgebung des Embryo in die Höhe gehoben und sich in Falten (*ks* und *ss*) gelegt hat. Über 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

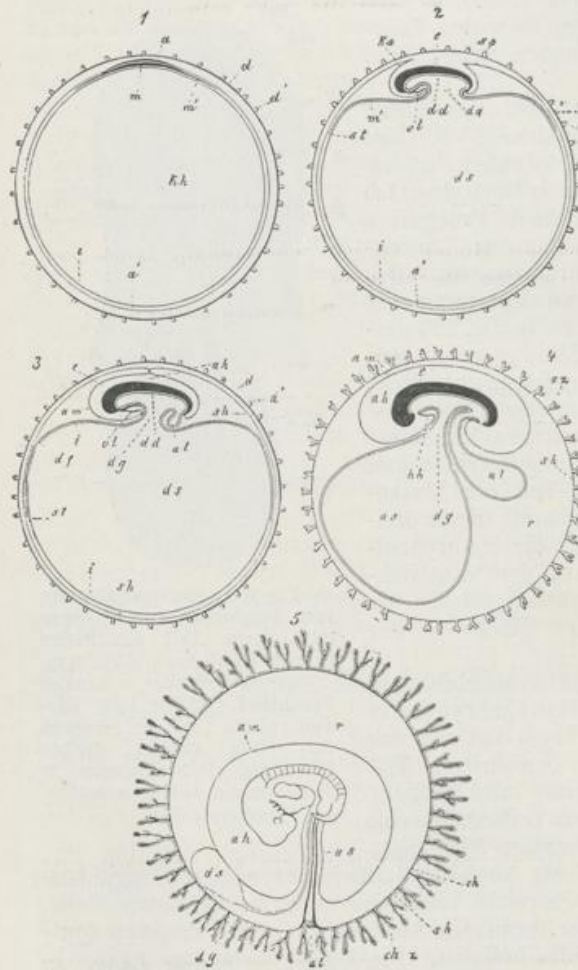


Fig. 159. Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen eines Säugetieres. Nach KÖLLIKER.

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 das Chorion gebildet werden und die Allantois sich anlegt.
4. Ei mit Chorion, das 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 Gefäßschicht der Allantois rings an das Chorion angelegt hat und in ihre Zotten hineingewachsen ist. Der Hohlraum der Allantois ist verkümmert, der Dottersack ist sehr klein geworden, die Amnionhöhle in Zunahme begriffen.

d Dotterhaut (Zona pellucida), *d'* Gerinnsel auf derselben, *sh* Chorion (seröse Hülle), *ch* Chorion mit Zotten, *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, *hh* Höhle der Keimblase, die später zur Höhle des Dottersacks *ds* wird, *dg* Stiel des Dottersacks (Dottergang), *al* Allantois, *e* Embryo, *v* Raum zwischen Chorion und Amnion, außerembryonaler Teil der Leibeshöhle, mit eiweißreicher Flüssigkeit erfüllt, *vl* ventrale Leibeshöhle, *hh* Pericardialhöhle.

Amnionsack zusammenhängt, später aber sich von diesem ganz ablöst, liefert das Chorion, welches der serösen Hülle des Hühnerembryos entspricht. Das Chorion tritt als selbständige Bildung zuerst in der Umgebung des Embryo auf, während es 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. 147) aus der vorderen Wand des Hinterdarms hervorzüchtet 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 in ihm eingeschlossenen Organe gesprengt worden und als besondere Hülle nicht mehr nachweisbar. Was wir nach außen erblicken, ist das Chorion, das sich in auffallender Weise verändert hat. Es hat sich erstens vom Amnion vollständig abgelöst; doch ist hierbei zu bemerken, daß sich bei einigen Säugetieren und namentlich auch beim Menschen ein Verbindungsstiel zwischen beiden Hüllen an der Amnionnaht lange Zeit erhält. Zweitens ist das Chorion 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 Teils der Keimblase nun vollständig wie beim Hühnerembryo in einen äußeren Sack, das Chorion, und in den durch die Leibeshöhle von ihr getrennten Dottersack gespalten. Der Dottersack (*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; sie wuchert zwischen Darmstiel und Bauchnabel hindurch in die Leibeshöhle der Keimblase (Keimblasencölom) und bis zum Chorion heran, verbindet sich mit ihm und führt ihm Blutgefäße zu.

Besser als das Schema (Fig. 159, 4) gewährt uns die Abbildung eines Hundeembryo von 25 Tagen (Fig. 160) einen Einblick in den Zusammenhang der beiden blutgefäßführenden Säcke, der Allantois und des Dottersacks, mit dem Darmkanal. Der Embryo ist aus dem Chorion und dem Amnion herausgenommen. Die vordere Bauchwand ist zum Teil entfernt und dadurch der Hautnabel zerstört worden, der um diese Zeit schon ziemlich eng geworden ist. Der jetzt in ganzer Länge zu erblickende Darmkanal hat sich schon überall zu einem Rohr (*d*) geschlossen; etwa in seiner Mitte geht er vermittels eines kurzen Dottergangs in den Dottersack (*ds*) über, der bei der Präparation aufgeschnitten worden ist. Ganz am Ende des Darmkanals setzt sich die Allantois (*al*) mit einer stielartigen Verengerung an.

Bis zu diesem Stadium liegt die Übereinstimmung in der Entwicklung der Eihüllen bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien klar zutage. Von jetzt ab aber wird der Entwicklungsgang bei den Säugetieren

tieren immer mehr ein abweichender, indem ein Teil der Eihäute in nähere Beziehungen zu der Schleimhaut der 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 Modifikationen unterscheiden, nach denen man die Säugetiere in drei Gruppen einteilen 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. Das Chorion ist wie die seröse Eihülle der Reptilien und Vögel glatt; dadurch, daß es sich bei den Beuteltieren der blutgefäßreichen Uterusschleimhaut fest anlegt, nimmt es aus ihr vermittels großer, blasenartig gewordener Epithelzellen (SELENKA) Ernährungsstoffe auf und gibt sie an den Embryo ab.

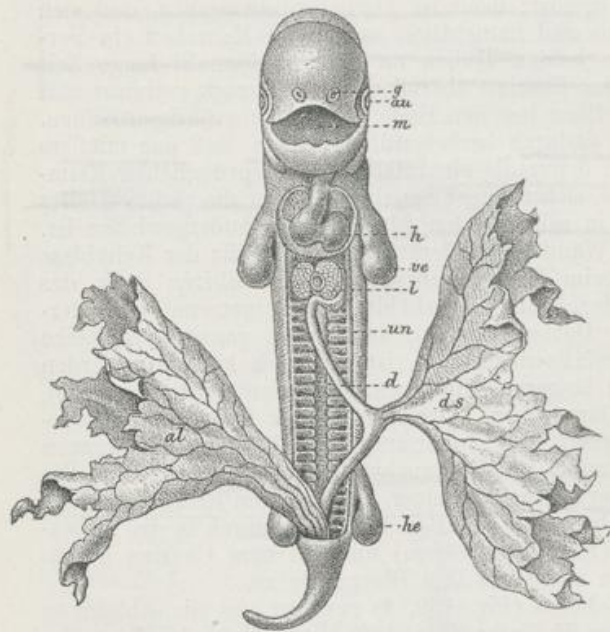


Fig. 160. Embryo eines Hundes von 25 Tagen. 6 mal vergrößert, gestreckt und von vorn gesehen. Nach cBIRSCHOFF.

d Darmrohr, *ds* Dottersack, *al* Allantois, Harnsack, *un* Uterus, *l* die beiden Leberlappen mit dem Lumen der Vena omphalomesenteria dazwischen, *ve*, *he* vordere, hintere Extremität, *h* Herz, *m* Mund, *au* Auge, *g* Geruchsgrübchen.

In der zweiten Gruppe wird eine Vervollkommnung in der intra-uterinen Ernährung dadurch herbeigeführt, daß das Chorion mit Blutgefäßen versorgt wird, indem die Allantois mit ihrer Bindegewebsschicht, welche die Ausbreitung der Nabelgefäße enthält, an seiner Innenfläche rings herum wuchert. Auch beginnt es jetzt seine Oberfläche zu vergrößern und bald mehr, bald weniger in Zotten (Fig. 159, 4 und 5) auszuwachsen, in welche blutgefäßführende Fortsätze der Bindegewebsschicht eindringen. Hierbei verbinden sich die Schleimhaut der Gebärmutter und das Chorion inniger und fester untereinander; 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 Perissodaktylen, Hippopotamidae, Tylopoden, Traguliden, Sirenen und Cetaceen. Beim Schwein, das uns als Beispiel dienen soll, ist die Eiblaste in Anpassung an die Form der Gebärmutter, wie schon auf S. 98 erwähnt wurde, in einen spindelförmigen Schlauch umgewandelt. Dementsprechend sind auch die inneren embryonalen Anhänge, wie Dotter-



Fig. 161. Fruchtsack vom Schaf. Nach O. SCHULTZE.

Der Embryo ist 1. in den dicht anliegenden Amnionsack, 2. in den Chorionsack eingeschlossen, in dessen Wand viele Blutgefäße verlaufen und sich zu den zahlreichen im Chorion entstandenen, fötalen Kotyledonen begeben.

sack 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 Stellen; sie sind noch insofern bemerkenswert, als auf ihnen allein die schlauchförmigen Uterindrüsen zur Ausmündung gelangen. Bei der Geburt lösen sich die ineinander gepaßten

Berührungsflächen voneinander ab, ohne daß in der Schleimhaut der Gebärmutter Substanzverluste entstehen.

III

In der dritten Gruppe hat sich zum Zweck der intra-uterinen Ernährung ein besonderes Organ, die Placenta oder der Mutterkuchen, aus einem oder mehreren Abschnitten des Chorion entwickelt. Während auf einem Teil der Chorionoberfläche die Zotten verkümmern und nur spärliche Blutgefäße vorhanden sind, wuchern an anderen Teilen 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 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 Teil des Chorion als die

Placenta foetalis und den Teil der Uterusschleimhaut, welcher mit ihr verbunden und ihr angepaßt ist, als Placenta uterina. Beide zusammen bilden ein Organ zur Ernährung des Embryo. Im einzelnen zeigt die Placentabildung nicht unerhebliche Modifikationen.

Einen besonderen Typus stellen die Wiederkäuer (Fig. 161) dar, deren Eibläse wie beim Schwein in zwei Zipfel ausgezogen ist. An ihrem Chorion haben sich sehr viele kleine, fötale Placenten, die

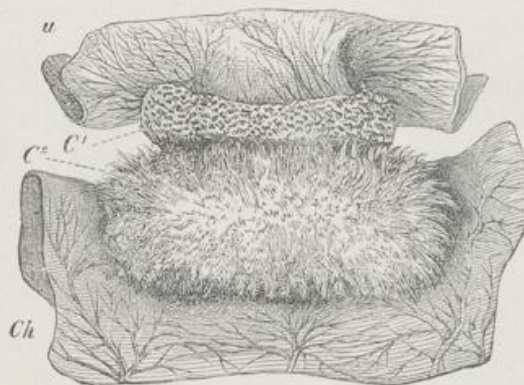


Fig. 162. Einzeler, aus der Uteruswand herausgeschnittener Kotyledo einer Kuh, die fötalen (C²) und mütterlichen Teile (C¹) halb voneinander abgelöst. Nach COLIN, aus BALFOUR.

u Gebärmutter, C¹ mütterlicher Teil des Kotyledo oder Karunkel (Placenta uterina), Ch Chorion des Embryo, C² fötaler Teil des Kotyledo (Chorion frondosum oder Placenta foetalis).

man hier Kotyledonen nennt, entwickelt. Ihre Zahl ist bei den einzelnen Arten eine sehr schwankende, 60—100 bei dem Schaf und der Kuh, nur 5—6 bei dem Reh. Sie sind mit entsprechenden Verdickungen der Gebärmutter Schleimhaut (Fig. 162), den Placentae uterinae oder Karunkeln C¹, verbunden, doch nur in lockerer Weise, so daß schon ein leichter Zug genügt, um eine Trennung herbeizuführen und die Chorionzotten (C²) aus den zu ihrer Aufnahme dienenden Gruben, wie die Finger aus dem Handschuh, herauszuziehen. Einen solchen Befund zeigt uns Fig. 162, ein aus der Gebärmutterwand (u) herausgeschnittenes Stück mit einer Karunkel (C¹) und dem ihr anhaftenden fötalen Teil des Kotyledo (C²) und einem Stück Chorion (Ch). Kindliche und mütterliche Teile sind durch den Zug teilweise voneinander getrennt. An der Placenta uterina (C¹) gewahrt man zahlreiche kleine Grübchen, an der Placenta foetalis (C²) die dicht zusammengedrängten, baumartig ver-

Placenta
uterina
foetalis

zweigigen Chorionzotten, die aus den Grübchen herausgelöst sind. Kindliche und mütterliche Gewebe grenzen in dem Mutterkuchen unmittelbar aneinander. Sowohl die Zotten wie die Grübchen der Schleimhaut sind von Epithel überzogen. Die Epithelzellen der Uterusschleimhaut entwickeln in ihrem Innern Fett- und Eiweißkörnchen; sie zerfallen zum Teil und tragen dadurch zur Entstehung einer milchigen Flüssigkeit bei, der sogenannten Uterinmilch, die sich aus der Placenta uterina auspressen läßt und zur Ernährung des Fötus dient (Embryotropie nach BONNET). Zu beachten ist auch, daß bei den Wiederkäuern die Uterindrüsen nur in der Schleimhaut zwischen den Kotyledonen zur Ausmündung gelangen.

Bei allen übrigen Säugetieren, 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 möglich ist. Bei der Geburt wird daher eine mehr oder minder beträchtliche, oberflächliche Schicht von der Schleimhaut der Gebärmutter mitabgestoßen. Den abgestoßenen Teil bezeichnet man als die hinfallige Haut oder die Decidua. Man faßt nun nach dem Vorschlag von HUXLEY alle Säugetiere, bei denen sich infolge der besonderen Entwicklung des Mutterkuchens eine solche Haut bildet, als Mammalia deciduata oder kurzweg als Deciduata zusammen und stellt ihnen die übrigen Säugetiere, mit deren Placentabildung wir uns soeben beschäftigt haben, als die Indeciduata gegenüber.

Nach dem Vorschlag von STRAHL empfiehlt es sich, auch die verschiedenen Placentaformen, je nachdem nur ein lockerer, leicht lösbarer oder ein festerer Zusammenhang zwischen den kindlichen und mütterlichen Bestandteilen besteht, in Halb- und Vollplacenten einzuteilen (Semiplacenta und Placenta vera). Bei der Semiplacenta werden „inter oder post partum mütterliche Gefäße nicht eröffnet oder ausgeschaltet“; bei der Placenta vera dagegen treten infolge der innigeren Durchwachsung und der dadurch herbeigeführten Veränderungen der embryonalen und der mütterlichen Gewebe Gefäßzerstörungen und Blutungen während der Geburt ein; es erfährt die Schleimhaut der Gebärmutter teilweise Zerstörungen.

Bei den Säugetieren mit einer Decidua und einer Vollplacenta haben wir an dieser wieder zwei Untertypen zu unterscheiden, einen ringförmigen und einen scheibenförmigen Typus oder eine Placenta zonaria und eine Placenta discoidea.

Die Placenta zonaria findet sich bei den Raubtieren. Die Eibläse besitzt hier gewöhnlich eine tonnenförmige Gestalt (Fig. 163). Mit Ausnahme der beiden Pole, die eine glatte Oberfläche behalten, ist das Chorion in einer gürtelförmigen Zone mit zahlreichen Fortsätzen entweder in der Form von Zotten oder Leisten bedeckt. Dadurch, daß sich diese in die verdickte Schleimhaut der Gebärmutter in verschiedenen Richtungen hineinsenken, entsteht auf Durchschnitten das Bild einer unregelmäßigen Durchflechtung.

An der Grenze zwischen Placenta uterina und foetalis findet sich ein unregelmäßiges kernreiches Syncytium (Symplasma BONNETS) (Fig. 165sy.Ch.Ep.). Die Frage nach seiner Entstehung hat in der Literatur zu vielen Kontroversen Veranlassung gegeben und kann wohl auch jetzt noch nicht als vollständig geklärt bezeichnet werden. Die

Uterinmilch

Deciduata

Indeciduata

Semi-Placenta

Placenta vera

1. Zonaria

2. discoidea

mütterlichen Blutgefäße, die an die Fortsatzbildungen des Chorion angrenzen, haben sich zu Hohlräumen drei- bis viermal so weit als die fötalen Kapillaren ausgedehnt (Fig. 165mG.). Die Ausweitung der mütterlichen Blutbahn ist für die Placentabildung bei den Deciduaten im Gegensatz zu derjenigen der Indeciduaten bedeutungsvoll.

Plac. discoides

Die zweite Form, die scheibenförmige Placenta, ist den Nagetieren, den Insectivoren, den Fledermäusen, den Affen und dem Menschen eigentümlich. Hier ist der zur Placentabildung verwandte Teil der Chorionoberfläche klein; zum Ausgleich hierfür aber sind die Zottenbäume am kräftigsten entwickelt; die Verbindung zwischen Placenta uterina und Placenta foetalis ist die innigste; die mütterlichen Bluträume sind, beim Affen und beim Menschen wenigstens, so kolossal wie sonst nirgends ausgeweitet; die Chorionzotten sind in sie direkt hineingewachsen und werden unmittelbar von mütterlichen Blut umspült, da auch die Endothelhaut der ausgeweiteten Gefäße zugrunde



Fig. 163. Chorionsack einer Füchsin mit Placenta zonaria von außen. Nat. Größe. Nach STRAHL.

gegangen ist. Mütterliche und kindliche Blutbahn sind dadurch zueinander in die günstigsten Bedingungen getreten, unter denen sich ein Austausch von Stoffen zwischen ihnen vollziehen kann.

Wie uns der kurze Überblick über die verschiedenen Placentarformen der Säugetiere gelehrt hat, ist die zuletzt beschriebene Art der Placenta Schritt für Schritt erreicht worden; eine Reihe von Übergangsformen führen zu ihr hin. Auf der Anfangsstufe (Fig. 164) liegen drei Gewebsschichten zwischen dem mütterlichen Blutstrom und dem Chorionepithel: 1. das Epithel der Uterusschleimhaut, 2. eine dünne Bindegewebsschicht, und 3. das Gefäßendothel. Auf einer nächsthöheren Stufe ist das Epithel durch Zerstörung geschwunden, so daß das mütterliche Bindegewebe dem Chorionepithel direkt anliegt. Dann schwindet auch das Bindegewebe; infolgedessen berühren sich jetzt unmittelbar das mütterliche Gefäßendothel und das Chorionepithel (Fig. 165). Indem dann noch auf der letzten Stufe der Entwicklungsreihe das Gefäßendothel zugrunde geht, wird das Chorionepithel direkt von mütterlichem Blut umspült. GROSSER hat diese Verhältnisse zur Einteilung der Placenten benutzt und nach dem mütterlichem Gewebe, welches dem Chorionepithel anliegt, vier Arten unterschieden: 1. eine Placenta epithelio-chorialis, 2. eine Placenta syndesmochorialis, 3. eine Placenta endotheliochorialis und 4. eine Placenta haemochorialis.

*4 Placenten-
Arten*

Zum besseren Verständnis dieser morphologischen Verhältnisse werden einige Sätze über die Physiologie der intra-uterinen Ernährung

beitragen. Nach BONNET und GROSSER empfiehlt es sich, zwei Arten derselben zu unterscheiden: 1. eine Ernährung durch Embryotrophe, und 2. eine Ernährung durch Hämotrophe.

Als Embryotrophe wird von BONNET „eine entweder nur seröse und leukozytenhaltige oder durch Beimischung von Fett milchartige (Uterinmilch) oder sogar aus zerfallenen Schleimhautelementen und beigemischttem Blut bestehende Ernährungsflüssigkeit“ bezeichnet. Sie bildet sich durch Absonderung der Uterindrüsen und der Uterusschleimhaut, hier und da auch durch mehr oder minder ausgedehnten Zerfall der letzteren. Die Embryotrophe wird vom Chorionepithel aufgenommen und dem Embryo zugeführt. — Die Hämotrophe dagegen besteht aus löslichen Stoffen, die dem mütterlichen Blut entstammen, während es die Uterus-

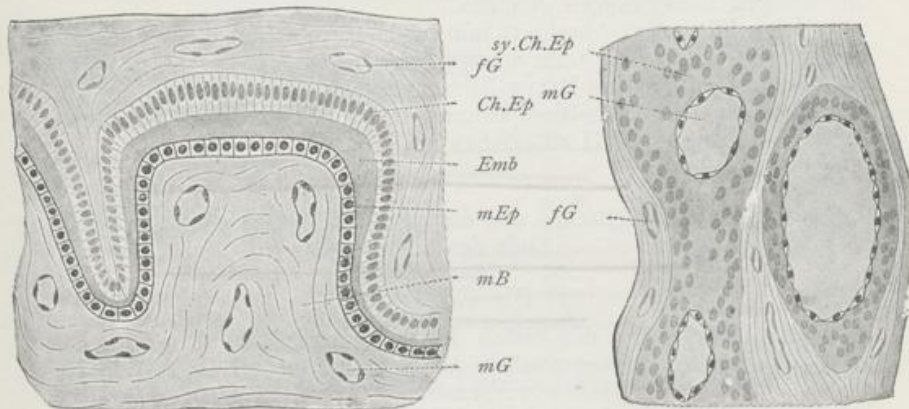


Fig. 164.

Fig. 164. Schema einer epitheliochorialen Placenta des Schweines (Embryo von 27 mm Länge). Nach GROSSER.

fG Fötale Gefäß, mG mütterliches Gefäß, mB mütterliches Bindegewebe, mEp mütterliches Epithel, Emb Embryotrophe, Ch.Ep Chorionepithel.

Fig. 165.

Fig. 165. Schema einer endotheliochorialen Placenta der Katze (Embryo von 5 cm Länge). Nach GROSSER.

fG Fötale Gefäße, mG mütterliche Gefäße, sy.Ch.Ep Syncytium des Chorionepithels.

schleimhaut durchströmt; durch Diffussion gelangt sie zu den embryonalen Hüllen, wo sie vom kindlichen Blutstrom aufgenommen und dem Embryo zugeführt wird.

Bei den niederen Säugetieren, wie bei den Monotremen und Beutlern, aber auch bei allen anderen Ordnungen, die eine Semiplacenta nach STRAHL oder eine epitheliochoriale Placenta nach GROSSER besitzen, tritt die intra-uterine Ernährung durch Embryotrophe in den Vordergrund; dagegen ist die Hämotrophe von geringerer Bedeutung, da mütterlicher und kindlicher Blutstrom durch dickere, die Diffusion erschwerende Gewebsschichten (Fig. 164): durch Endothelhäutchen (fG, mG), durch Bindegewebe (mB) und durch mehrfache Epithelschichten (mEp und Ch.Ep) voneinander getrennt sind.

Bei allen Säugetieren, die eine Placenta vera und eine Decidua bilden, geschieht die Ernährung sowohl durch Embryotrophe wie durch Hämotrophe. Die eine findet in den Anfangsstadien statt, in denen

die innigeren Verbindungen zwischen kindlichen und mütterlichen Häuten erst in der Ausbildung begriffen sind und die Zerstörungsprozesse in der Uterusschleimhaut beginnen. Auf späteren Stadien dagegen gewinnt die Hämotrophe eine immer größere Bedeutung, je mehr durch Zerstörung mütterlichen Gewebes kindlicher und mütterlicher Blutstrom näher aneinander gerückt sind und dadurch eine Placenta endotheliochorialis oder gar eine Placenta haemochorialis gebildet worden ist. Sehr früh tritt dieses Stadium bei den höchstentwickelten Placentarformen der Affen und der Menschen ein, bei denen die Embryotrophe überhaupt an Bedeutung viel verloren hat.

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. Die Verschiedenheiten derselben sind von MILNE-EDWARDS, OWEN, HUXLEY und STRAHL zur Einteilung der Wirbeltiere benutzt worden, wie aus § 6 des Repertorium zu Kapitel VIII zu ersehen ist.

2. Die Eihüllen des Menschen und die menschlichen Embryonen bis zum Ende des 2. Monats.

a) Die Eihüllen.

Die Erforschung der ersten Entwicklungsstadien des Menschen während der vier Anfangswochen der Schwangerschaft ist mit außerordentlichen Schwierigkeiten verbunden. Nur selten gelangt der Embryologe in den Besitz junger menschlicher Eier, sei es, daß sie bei einer Sektion oder Operation in der Gebärmutter gefunden werden, oder daß sie als Fehlgeburten in die Hände eines Arztes geraten. In letzterem Falle sind die Eier oftmals schon längere Zeit abgestorben gewesen und infolgedessen in Zerfall begriffen. Endlich verlangt die gute Konservierung und genaue Untersuchung der kleinen und zarten Objekte einen nicht geringen Grad von Geschicklichkeit. So erklärt es sich, daß wir über den Befruchtungs- und Furchungsprozeß, 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 Säugetiere ergeben. So nehmen wir an, daß die Befruchtung normalerweise in dem erweiterten Anfangsteil der Eileiter stattfindet, daß hier Samenfäden, die sich vielleicht tage- und wochenlang in den weiblichen Geschlechtsorganen lebend erhalten, das aus dem Eierstock austretende Ei erwarten, daß dieses 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 die Säugetiere bekannten Regeln bildet.

Einige Anhaltspunkte gewinnen wir erst vom Ende der 1. Woche an. In der Literatur finden sich in einer von Jahr zu Jahr sich mehrenden Anzahl Keimblasen beschrieben, die entweder von Fehlgeburten herrühren oder bei Operationen oder bei Sektionen gefunden wurden. Sie haben 5—6 mm Durchmesser; ihr Alter wird auf 12—20 Tage ge-

schätzt. Gewöhnlich werden die seltenen Keimblasen nach dem Forscher, von dem sie aufgefunden und untersucht worden sind, benannt: z. B. das PETERSsche, das FRASSISCHE, das REICHERTSche, das COSTESche Ei usw. In Anbetracht der großen Rolle, welche sie in den Studien über menschliche Entwicklungsgeschichte spielen, gebe ich eine kurze Zusammenstellung der wichtigsten, in der Literatur häufig genannten Eier nach einer von BRYCE und TEACHER zusammengestellten Tabelle:

Autor	Maße in Millimeter			Tage seit der letzten Periode		ausgebliebene Periode	Mutmaßliches Alter in Tagen
	Ei		Embryo	vom Beginn gerechnet	vom Ende gerechnet		
	äußere	innere					
1. TEACHER-BRYCE . .	1,95 : 1,10	0,77 : 0,52	0,15	38	34	10	13—14
2. PETERS . . .	2,4 : 1,8	1,6 : 0,9	0,19	30		2	14—15
3. JUNG . . .		2,5 : 1,0		32			14½—15½
4. MERTTENS . .	4 : 3	3 : 2		21	16		14½—15½
5. BENEKE . . .		4,2 : 1,2		25	20		16—17
6. VON SPEE . .	6,0 : 4,5	4,0	0,37	40		12	17—18
7. LEOPOLD . .	6,0 : 6,5	4,0 : 3,7		15	10		17—18
8. REICHERT . .		5,5 : 3,3		42		14	17—18
9. ROSSI DORIA .	9,0 : 8,0	6,0 : 5,0		28	24		18—19
10. ÉTERNOD . .	10 : 8,2	6,0 : 3,6	1,3	34		6	18—19
11. FRASSI . . .	13 : 5	9,4 : 3,2	1,17	42		14	18—19
12. V. SPEE (Gl.)		10 : 6,5	1,54	40		12	19—20

Wie uns nun die genauen neuesten Untersuchungen von PETERS, JUNG, TEACHER-BRYCE u. a. gelehrt haben, liegt am Ende der 1. Woche die menschliche Keimblase nicht mehr frei in der Höhle der Gebärmutter, sondern ist in eine besondere, durch Wucherung der Schleimhaut entstandene Kapsel (Fig. 166) eingeschlossen. Über ihre Entstehung haben sich jetzt die Ansichten wesentlich geändert. Früher nahm man auf Grund der von REICHERT gegebenen Darstellung allgemein an, daß das Ei bei seinem Eintritt in die Gebärmutter sich in eine Vertiefung der gewulsteten Schleimhaut einbettet, daß die Ränder der Grube hierauf um die Keimblase rings herumwachsen und untereinander zu einer geschlossenen Fruchtkapsel verschmelzen. Als den Ort der Verschmelzung deutete man eine der Anheftung gegenüberliegende Stelle, die als Narbe bezeichnet worden ist und keine Gefäße besitzt, während solche ebenso wie die Uterindrüsen im übrigen Teil der herumgewucherten Schleimhaut vorkommen.

Dagegen ist man jetzt hinsichtlich der Art und Weise, wie sich das menschliche, schon vielzellig gewordene Ei in der Uterushöhle festsetzt, zu derselben Auffassung gelangt, wie sie sich Graf SPEE über die Implantation des Eies vom Meerschweinchen gebildet hat. Nach Graf SPEE geschieht die Einbettung in der Weise, „daß das Epithel zwischen Ei und Bindegewebe des Uterus vergeht, und daß das Ei in das subepitheliale Bindegewebe hineingelangt“, also in eine Bindegewebshöhle zu liegen kommt. Man bezeichnet diesen Vorgang als die interstitielle Implantation. Eine solche soll sich auch beim Menschen vollziehen, wenn aus dem Eileiter das schon vielgeteilte Ei in die Uterushöhle eintritt. Es soll an der Stelle, wo es sich der Schleimhaut

anlegt, ihr Epithel zerstören und dadurch in das weiche Bindegewebe selbst allmählich hineindringen. Indem es auch auf dasselbe auflösend einwirkt, soll es sich einen immer größer werdenden Hohlraum zu seiner Aufnahme ausbilden. Dabei soll sich der an der Einbettungsstelle befindliche Rand der Schleimhaut, der nach der Gebärmutterhöhle zu noch von seinem Epithel überzogen ist, verdicken und über das Ei herüberschieben.

Wie sich von selbst versteht, ist es beim Menschen nicht möglich gewesen, den eben beschriebenen Vorgang der interstitiellen Implantation an einer zusammenhängenden Serie von Entwicklungsstadien

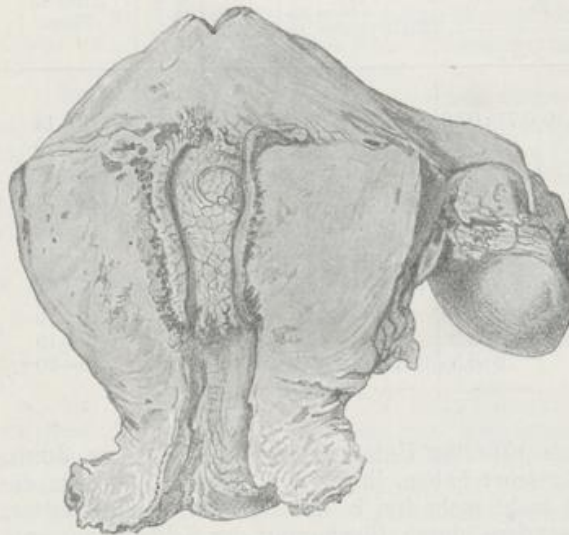


Fig. 166. Uterus gravidus des Menschen, auf 8 Tage Graviditätszeit geschätzt. Von vorn eröffnet. Nach LEOPOLD.

Die Stelle, an welcher die Fruchtblase sitzt, ist als kleines, rundes Feld kenntlich.

wirklich mit Sicherheit nachzuweisen. Man glaubt nur die Befunde, die durch sorgfältige Untersuchung der Durchschnitte der jüngsten Eier erhalten wurden, in dieser Weise am besten deuten zu können. Die Befunde selbst aber sind folgende (Fig. 167): An der Implantationsstelle findet sich in der verdickten Schleimhaut (der Decidua) dicht unter ihrer Oberfläche ein Hohlraum, die verhältnismäßig große „Eikammer“. In dem verdünnten Teil ihrer Wand, der sie von der Uterushöhle trennt, läßt sich in der Schnittserie eine kleine Öffnung (*P.c*) nachweisen, an welche die Schleimhautoberfläche trichterförmig eingezogen ist. Sie wird durch ein Fibringerinnsel (Schlußeoagulum BONNETS) verschlossen und als die Stelle gedeutet, an welcher das Ei in die Schleimhaut durch Zerstörung des angrenzenden Gewebes gleichsam eingewandert ist und sich ein Nest bereitet hat. Die Eikammer wird nur zum kleineren Teil von der Keimblase eingenommen, der übrige Teil ist durch ein eigenartliches, zwischen ihr und der Wand gelegenes Gewebe ausgefüllt, das man mit einem von HUBRECHT eingeführten Namen als **Trophoblastschale** bezeichnet hat. Die Wand der Keimblase (Fig. 167 und 168) besteht aus einem vielschichtigen Epithel (*cyt*), das sich in deutlich abgrenzbare Zellen zerlegen läßt (**Cytotrophoblast**); in seiner Höhle liegen dicht nebeneinander zwei kleinere Epithelbläschen, von dem das größere als Amnionsack, das kleinere als Dottersack gedeutet wird. Eine Embryonalanlage ist bei den jüngsten Eiern noch wenig ausgebildet, bei etwas älteren zeigt sie eine Beschaffenheit, welche schon auf S. 110 beschrieben und in Fig. 126 abgebildet worden ist.

Was die „Trophoblastschale“ betrifft (Fig. 167 u. 168), so setzt sie sich teils aus dickeren, teils aus feineren Protoplasmasträngen (*pl*) zusammen, die unter einander zu einem lockeren Maschenwerk verbunden sind. Zellgrenzen sind in ihnen nicht nachweisbar, dagegen sind in kleineren und größeren Abständen ovale Zellkerne eingebettet. Die Trophoblastschale muß daher als ein Syncytium bezeichnet werden. Ihre Entstehung wird jetzt allgemein vom Ektoderm der Keimblase hergeleitet, das infolge seiner Beziehungen zur Gebärmutter-schleimhaut bei den Menschen und bei den Säugetieren andere Veränderungen als bei den übrigen Klassen der Amnioten, den Reptilien und Vögeln, er-

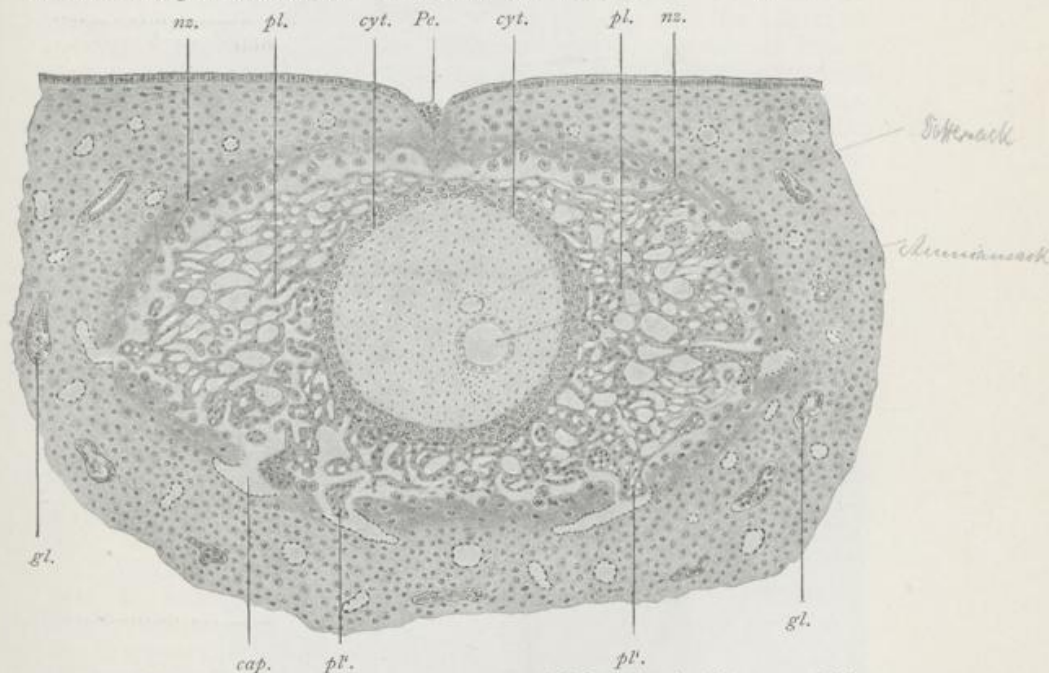


Fig. 167. Schema des Eistammes, eines menschlichen Eies im Alter von 13 bis 14 Tagen. Nach TEACHER und BRYCE. Vergr. 50:1.

P.e. Stelle, von der aus sich das Ei eingenistet hat mit Fibrinpfropf; *cyt.* in Zellen zerlegbare Schicht des Chorionektoderms (Cytotrophoblast); *pl.* oberflächliche Schicht des Chorionektoderms, die in eine Syncytium umgewandelt ist und durch Wucherung die Trophoblastschale des Eies gebildet hat. (Plasmoditrophoblast.) Chorionsyncytium. *nz.* In Zerstörung begriffene Zone der Decidua. *gl.* Drüse; *cap.* Kapillare. *pl'* Vakualisierte Massen des Syncytium, welche in Kapillaren eindringen. In der Kronblasenhöhle liegen zwei Epithelbläschen, von denen das größere als Amnion-, das kleinere als Dottersäckchen gedeutet werden.

fährt. Daher hat ja auch HUBRECHT, wie schon früher erwähnt, den an die Uteruswand angrenzenden Teil der Keimblase im Hinblick auf die Rolle, die er bei der Ernährung der Säugetierembryonen spielt, als Trophoblast bezeichnet und vom übrigen Teil unterschieden, von dem formativen Ektoderm, welches am Aufbau des embryonalen Körpers beteiligt ist, und von dem Bezirk, von welchem das Amnion abstammt. Bei der Einbettung in die Uterusschleimhaut — so nimmt man an — gerät die oberflächliche Schicht der Keimblase, wo sie zu den mütterlichen Geweben in Beziehung tritt, in lebhaftige Wucherung

und sondert sich in eine tiefere und eine oberflächliche Lage. In der einen bleiben die Zellgrenzen erhalten (Cytotrophoblast), in der anderen verschmelzen die Zellen untereinander zu einem Syncytium und wachsen als Sprossen (Primärzotten) in die umgebende Schleimhaut hinein, zerstören sie und erzeugen so die oben erwähnte Trophoblastschale, eine Bildung, welche für die jüngsten menschlichen Eier außerordentlich charakteristisch ist. An ihrer Oberfläche geht auch weiterhin noch die



Fig. 168. Ein Abschnitt aus der Wand der in Fig. 167 abgebildeten menschlichen Keimblase nach BRYCE-TEACHER. Einmündung einer Kapillare in die Hohlräume der Trophoblastschale, in die späteren intervillösen Räume. Vergr. 250.
cyt. In Zellen zerlegbare Schicht des Chorionektoderms (Cytotrophoblast),
dec. Decidua, *end.* Endothel einer mütterlichen Kapillare, *n.z.* Zerfallszone der Decidua, *pl.* Stränge des Syncytium (Primärzotten).

Zerstörung des mütterlichen Gewebes vor sich, so daß hier eine besondere nekrotische Deciduazone unterschieden (Fig. 168 *n.z.*) werden kann. In ihr sind die Blutgefäße, deren Wand auf eine einfache Endothelschicht reduziert ist, stark erweitert. Man nimmt an, daß einzelne von ihnen bei der Auflösung des Schleimhautgewebes in der Deciduazone eröffnet werden und daß das ausströmende Blut in die Lücken zwischen

den syncytialen Protoplasmabalken der Trophoblastschale eindringt. Denn diese sind immer an den Durchschnittspräparaten der verschiedenen Eier bald mehr, bald minder strotzend mit Blutkügelchen erfüllt. „Sie sind daher die Vorstufen des späteren intervillösen Raumes (des Zwischenzottenraumes, der somit also ein von fötalen Elementen begrenzter, aber von mütterlichem zirkulierendem Blut erfüllter Gefäßraum zu bezeichnen ist“ (Gross). Mit seinem Auftreten ist die Ernährung des Eies aus dem mütterlichen Blut angebahnt. Sie wird bald dadurch weiter vervollkommen, daß sich im embryonalen Körper bei seiner späteren Entwicklung Blutgefäße bilden, daß diese mit dem Bindegewebe der Allantois auch in das Bereich des Chorion gelangen und es in eine blutgefäßführende Hülle umwandeln. Dadurch aber wird der Charakter der Trophoblastschale von Grund aus verändert. Denn von der Bindegewebsschicht des Chorion dringen jetzt Bindegewebssprossen mit Gefäßschlingen in die Trophoblaststränge hinein. Aus den Primärzotten, wie wir oben das syncytiale Maschenwerk genannt haben, werden so die Sekundärzotten oder die eigentlichen Chorionzotten, die jetzt ein rasches Wachstum eingehen, zahlreiche sich immer weiter verzweigende Seitenäste treiben und mit ihnen in die weiter ausgedehnten intervillösen Räume eindringen.

Fehlgeburten, die auf diesem etwas älteren Stadium ausgestoßen werden, zeichnen sich durch ein Chorion aus, das auf seiner ganzen Oberfläche von einem dichten Wald vielverzweigter Zöttchen bedeckt ist, wie uns Fig. 169 lehrt, eine menschliche Fruchtblase, die im zweiten Monat der Schwangerschaft durch Abort ausgestoßen wurde.

Während unsere Kenntnisse über die Implantation des menschlichen Eies, über die Beschaffenheit des Embryos und seiner Hüllen nur an wenigen, genauer untersuchten Fällen gewonnen worden sind, liegt über die Entwicklungsvorgänge am Ende des ersten und Anfang des zweiten Monats schon ein viel reicheres Beobachtungsmaterial vor.

Unser Wissen besitzt daher über diese Periode einen höheren Grad von Sicherheit, zumal auch die Untersuchung mit der besseren Ausbildung des Embryo und seiner Hüllen eine entsprechend leichtere wird.

Eine lehrreiche Abbildung des französischen Embryologen COSTE (Fig. 170) gibt uns eine gute Vorstellung von dem Aussehen der am Anfang des zweiten Monats stark vergrößerten Eikammer oder Fruchtkapsel. Sie zeigt den von vorn her weit geöffneten Uterus einer Mehrgebärenden, welche etwa am 40. Tage ihrer Schwangerschaft Selbstmord begangen hatte. 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



Fig. 169. Fruchtblase vom Menschen im 2. Monat. Chorion von außen. Nat. Größe. Nach STRAHL.

ist reichlich von weiten Blutgefäßen durchzogen, welche sich auf die Fruchtkapsel fortsetzen und nur an ihrer vorderen Wand einen kleinen Bezirk freilassen, welcher der früher erwähnten Narbe entspricht. In



Fig. 170. Schwangerer Uterus einer Mehrgebärenden, welche sich am 40. Tage der Schwangerschaft getötet hat. Nach COSTE. Durch Eröffnung der vorderen Wand ist die Fruchtkapsel freigelegt. Das zur Entwicklung gelangte Ei entstammt einem GRAAFschen Bläschen des linken Eierstocks. Infolge der Entwicklung eines wahren gelben Körpers (Corpus luteum verum) ist der linke im Vergleich zum rechten Eierstock stark vergrößert.

der Kapsel liegt der 40 Tage alte Embryo mit seinen Hüllen lose eingeschlossen, wie Fig. 171 lehrt, welche nach demselben Präparat gezeichnet

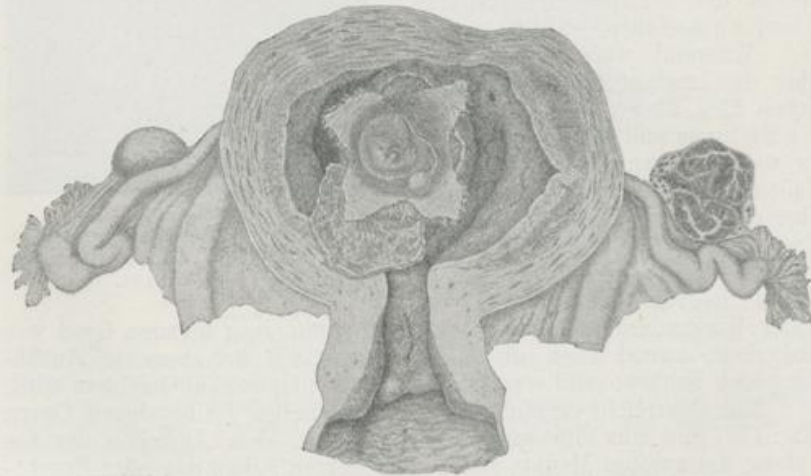


Fig. 171. Das in Fig. 167 abgebildete Präparat nach Eröffnung der Fruchtkapsel. Nach COSTE. Man sieht jetzt den eingeschlossenen Embryo mit seinen Hüllen, von welchen das Chorion durch einen Kreuzschnitt geöffnet und in vier Zipfeln zur Seite geschlagen ist. Der linke Eierstock mit seinem gelben Körper ist durch einen Längsschnitt halbiert und in seine beiden Hälften auseinandergeklappt worden. Man sieht den Hohlraum des GRAAFschen Bläschens durch Wucherungen seiner Wand wieder ausgefüllt.

ist, nachdem durch einen zirkulären Schnitt die vordere Wand geöffnet und der so gebildete Lappen nach dem Cervicalkanal zurückgeschlagen war.

Beim Menschen wird die innere Fläche der ganzen Gebärmutter-schleimhaut in eine hinfallige Haut oder in eine Membrana decidua umgewandelt und bei der Geburt zugleich mit dem Kind und seinen Hüllen nach außen entleert. Hierdurch unterscheidet sich die

Entwicklung der Menschen von derjenigen der Säugetiere, bei denen in einigen schon früher aufgeführten Familien nur der Teil der Schleimhaut, der zur Placentabildung beiträgt, abgestoßen wird. Infolgedessen läßt sich beim Menschen eine Einteilung der Decidua in drei Bezirke vornehmen, in eine Decidua capsularis, eine D. basalis und eine D. vera (Fig. 172). Als D. capsularis (oder reflexa) (dr) bezeichnet man den Teil der Schleimhaut, welcher die Eiblase nach der Gebärmutter-

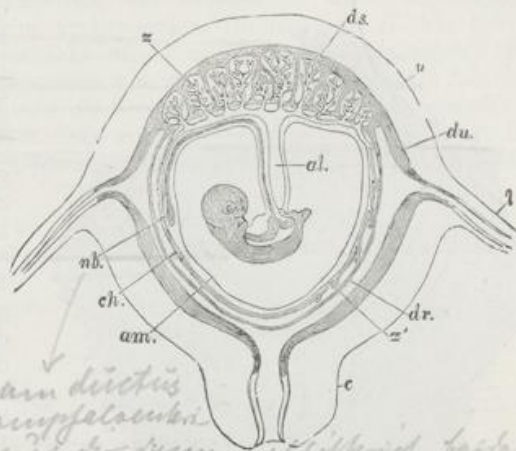


Fig. 172. Schematischer Schnitt durch die schwangere menschliche Gebärmutter mit darin liegendem Embryo. Nach LONGET (aus BALFOUR).

al Allantoisstiel, nb Nabelbläschen, am Amnion, ch Chorion, ds Decidua basalis oder serotina, du Decidua vera, dr Decidua capsularis oder reflexa, l Eileiter, c Cervix uteri, u Uterus, z Zotten der Placenta foetalis, z' Zotten des Chorion laeve.

höhle zu bedeckt und von ihr trennt. In ihr lernen wir eine Bildung kennen, die in dieser vollständigen Weise nur dem Menschen und den Affen zukommt, während Anfänge einer solchen sich auch in anderen Abteilungen, wie z. B. bei den Carnivoren, finden. D. basalis (oder serotina) (ds) ist der Bezirk der Eikammer, welcher der Muskelschicht der Uteruswand zugekehrt und später an der Bildung des Mutterkuchens beteiligt ist. Der übrige Teil der Schleimhaut ist die D. vera oder parietalis (BONNET) (du). Da die Fruchtkapsel anfangs die Höhle der Gebärmutter nicht vollständig ausfüllt, bleibt zwischen der D. capsularis und D. vera ein mit Schleim erfüllter Raum übrig. Später verkleben und verwachsen beide untereinander.

Von dem Zustand der Eihüllen am Ende des 1. Monats geben die gleichfalls dem Atlas von COSTE entnommenen beiden Abbildungen (Fig. 173 und Fig. 174) eine gute Auskunft. Sie betreffen einen menschlichen Embryo, der noch jünger ist als das den Fig. 170 und 171 zugrunde liegende Präparat. In Fig. 173 ist der Embryo mit seinen Eihüllen aus der Fruchtkapsel nach Spaltung der Decidua capsularis ganz herausgenommen. Die äußerste, an die D. capsularis angrenzende, aber mit ihr zu dieser Zeit nur lose verbundene fötale Eihaut, das Chorion, ist durch einen Kreuzschnitt geöffnet und seine vier Lappen sind nach allen Seiten weit auseinandergeschlagen. Seine Außenfläche ist überall mit

kleinen, dicht nebeneinander stehenden Zöttchen bedeckt, welche schon mehrfach Seitenästchen gebildet haben.

Das Chorion umschließt zu dieser Zeit noch einen relativ ansehnlichen Hohlraum, das Keimblasencölom (s. S. 142, 155), welches vom Embryo mit seinem Amnion und Dottersack nur zum Teil ausgefüllt wird. Besonders zu beachten aber ist an unserem Präparat ein kurzer dicker Strang, der bei menschlichen Embryonen ihr hinteres Ende mit

dem Chorion verbindet. Er wurde von HIS der Bauchstiel, von BONNET der Amnionnabelstrang genannt.

Eine stärkere Vergrößerung des Embryo mit seinem Strang, der am Ansatz am Chorion abgetrennt ist, gibt Fig. 174. Das Nervenrohr ist geschlossen; der Leib ist deutlich segmentiert (*rs*); der Kopf läßt die Visceralbögen (*vb*) erkennen; hinter ihnen liegt in der Halsgegend das Herz als ein S-förmig gewundener Schlauch; die Darmlage ist zum allergrößten Teil noch nicht zum Rohr geschlossen, sondern hängt noch in weiter Ausdehnung mit dem großen Dottersack (*ds*)



Fig. 173. Menschlicher Embryo von 15 bis 18 Tagen in seinen Hüllen. Nach COSTE. Die äußere Hülle, das Chorion, ist geöffnet und auseinandergeschlagen.

zusammen, in dessen Wand sich mehrere Vasa omphalo-mesenterica ausbreiten.

Was endlich den Amnionnabelstrang (BONNET) oder den Bauchstiel (HIS) (*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 Epithelkanal, der durch Ausstülpung des Darmdrüsenblattes entstanden ist und der allerdings viel größeren, blasenförmigen Allantois der Säugetiere entspricht, sowie drittens aus den Allantoisgefäßen, die vom Embryo zum Chorion ihren Weg nehmen und sich an ihm mit vielen Ästchen ausbreiten. Endlich setzt sich auch noch das Amnion auf den Bauchstiel fort; es verlängert sich nach hinten in einen feinen Zipfel (*am*¹) und reicht so unmittelbar bis an die Innenfläche des Chorion heran.

Der Amnionnabelstrang ist eine für den menschlichen Embryo eigentümliche Bildung. Seine Entstehung wird wohl mit der Anlage des Amnion, die ausnehmend früh erfolgt und daher beim Menschen noch nicht hat beobachtet werden können, in Zusammenhang zu bringen sein. Auch in der Beschaffenheit der Allantois weicht der menschliche Embryo von fast allen anderen Säugetieren ab. Während sie bei diesen (Fig. 157*al*) eine große, gestielte Blase darstellt, die aus dem Bauchnabel

hervorwuchert, 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 Bauchstiel 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 Teile entstanden sind, können wir im Hinblick auf die bei anderen Säugetieren 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 Säugetieren (Fig. 157al), in die Leibeshöhle hinein, sondern wuchert an der ventralen Bauchwand und beim Umschlag in das Amnion an diesem entlang (Fig. 174 *am¹*) bis zur Anheftungsstelle am Chorion. 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 des Trophoblasts hinein.

Es benutzt also die Allantois bei ihrer Entwicklung, anstatt frei an das Chorion heranzuwachsen, die schon vorhandene Verbindung, welche zwischen ihr und dem Embryo durch das zipfelförmig verlängerte Amnion (*am¹*) hergestellt wird. Dieser Entwicklungsmodus aber läßt sich vielleicht daraus herleiten, daß das hintere Ende des menschlichen Embryo, wie die Fig. 173 und 174 zeigen, durch das Amnion dicht an das Chorion fixiert ist und daß dadurch die Allantois bis zu dieser nur eine kurze Strecke zu wuchern hat.

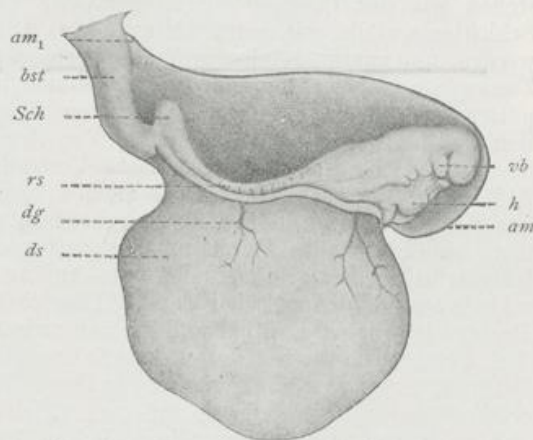


Fig. 174. Menschlicher Embryo der Fig. 173 von 15–18 Tagen, mit Dottersack, Amnion und Bauchstiel, vom Chorion abgetrennt, und etwas stärker vergrößert. Nach COSTE, aus HIS (Menschliche Embryonen).

HIS hat das untere Körperende gegen das Original etwas gedreht, um das in COSTES Fig. 4 von links her dargestellte Körperende zur Anschauung zu bringen. Das Chorion ist abgetrennt bei *am¹*. — *am* Amnion, *am¹* die in einen Zipfel verlängerte Ansatzstelle des Amnion an das Chorion, *bst* Bauchstiel, *Sch* Schwanzende, *rs* Rückensegmente, *dg* Dottergefäße, *ds* Dottersack, *h* Herz, *vb* Viszeralbogen.

Allantois
beim
Menschen

Nachdem wir auf den vorausgegangenen Seiten einen Überblick über einige frühe Stadien aus der Entwicklung der menschlichen Eihäute gewonnen haben, wollen wir die weiteren Veränderungen an jeder von ihnen getrennt verfolgen. 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. 159, 5 *chz*, S. 154, und Fig. 169 und 173), über deren Entstehung aus den Plasmasträngen der Trophoblastschale (der Primärzotten) schon früher (S. 167) gesprochen wurde. Sie erreichen bald eine Länge von 1 mm. Sie bestehen wie das Chorion selbst, aus einer Epitheldecke, die in zwei Schichten zerfällt, mit denen wir uns auf S. 181 noch näher beschäftigen werden, und aus einer Achse von embryonalem Gallertgewebe, in welches Zweige der Nabelgefäße eindringen und sich in ein oberflächliches Kapillarnetz auflösen. Frühzeitig beginnen sie Seitenäste zu treiben, die sich rasch noch weiter verzweigen. Von den so entstehenden Zottenbüscheln gewinnt man eine lehrreiche Vorstellung aus der prachtvollen Abbildung (Fig. 175) eines menschlichen Embryo von 6 Wochen, die uns KOLLMANN in seinem künstlerisch ausgeführten Atlas gibt. Nachdem am Chorion das Wachstum der Zotten eine Zeitlang gleichmäßig fortgeschritten ist, beginnen sich vom Anfang des 3. Monats an Unterschiede auszubilden zwischen dem Teil, welcher der Uteruswand, die zur Decidua basalis wird, direkt anliegt, und zwischen dem übrigen größeren Teil, welcher von der Decidua capsularis umwachsen worden ist (Fig. 172). Während an diesem die Zotten (*z'*) in ihrem Wachstum 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 Teil, 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 einige auf dem Chorion laeve auch später erhalten, namentlich in der Umgebung des Mutterkuchens. Sie wuchern in die Decidua capsularis hinein, eine feste Verbindung mit ihr bewerkstellend (Fig. 172).

Gleichzeitig hat sich noch ein zweiter Gegensatz zwischen Chorion frondosum und Chorion laeve ausgebildet. Im Bereich des Chorion laeve beginnen die von den Arteriae umbilicales abstammenden Blutgefäße mehr und mehr zu verkümmern, während das Chorion frondosum 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 (Trophoblast).

1) frondosum
2) laeve

die
la-
(Dalle)

2. Das Amnion (*am*) liegt in der ersten Zeit nach seiner Entstehung der Oberfläche des Embryo (Fig. 173, 174, 175) dicht auf; der von ihm gebildete Sack dehnt sich aber bald, indem sich Liquor amnii in seiner Höhle ansammelt (Fig. 159, 5), in weit stärkerem Maße aus als bei an-

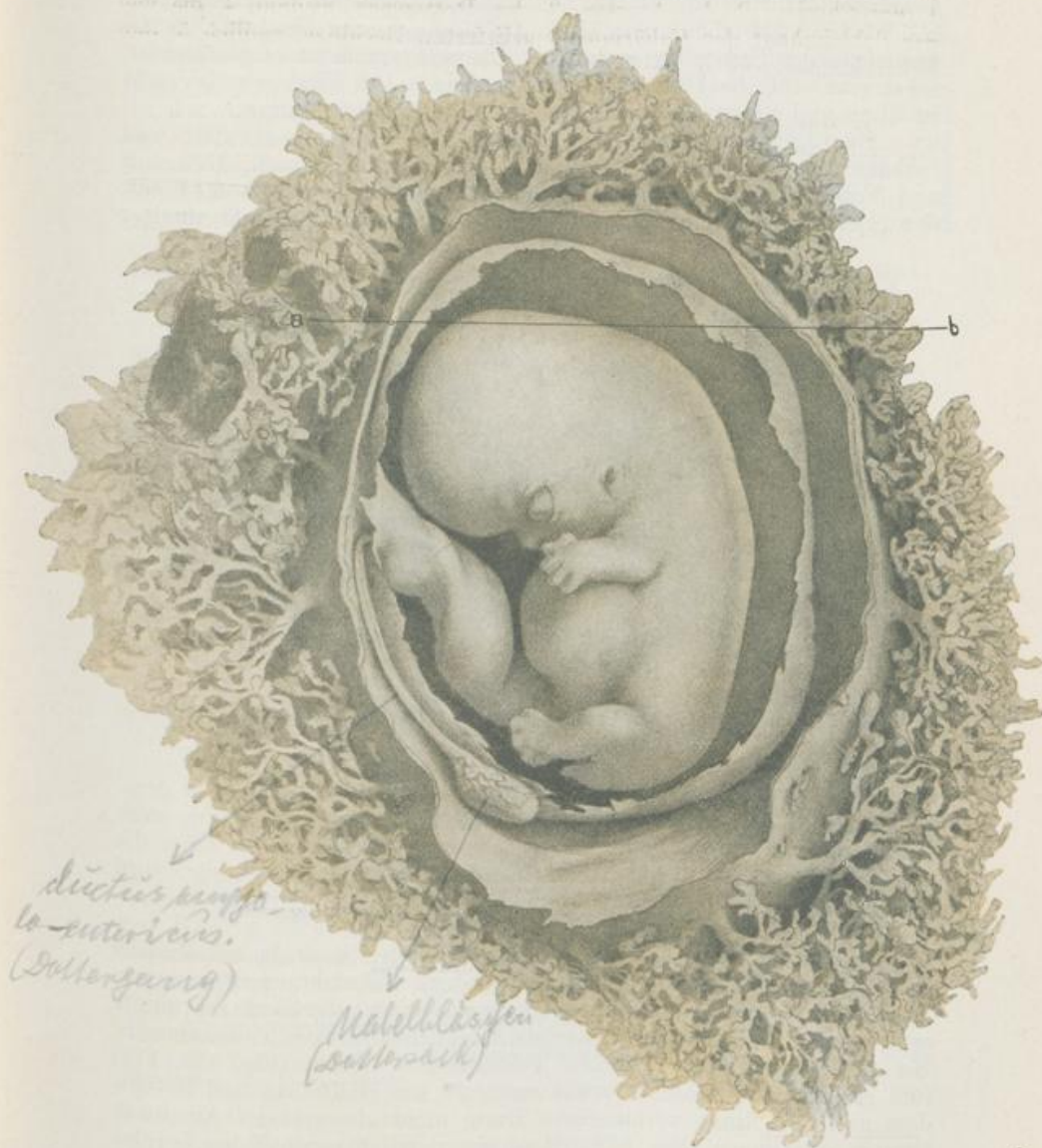


Fig. 175. Menschlicher Embryo von 19 mm Scheitelsteißlänge samt den Embryonalhüllen. Alter 6 Wochen. Nach KOLLMANN.
 Man sieht das Chorion mit seinen Zottenbäumchen und das durch einen Zwischenraum getrennte Amnion, zwischen beiden das Nabelbläschen an einem langen Stiel (Ductus vitello intestinalis), bedeckt von den Dottersackgefäßen (Vasa omphalo-mesenterica), in der Amnionhöhle den Embryo mit seiner noch kurzen Nabelschnur.

deren Säugetieren und füllt schließlich die ganze Eibläse aus, sich überall der Innenwand des Chorion (*ch*) dicht anschmiegend (Fig. 172). 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 Übergangsstelle 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 Bestandteile, unter welchen Eiweiß, Harnstoff und Traubenzucker gefunden werden. Seine Menge ist im 6. Monat der Schwangerschaft am bedeutendsten und beträgt oft nicht weniger

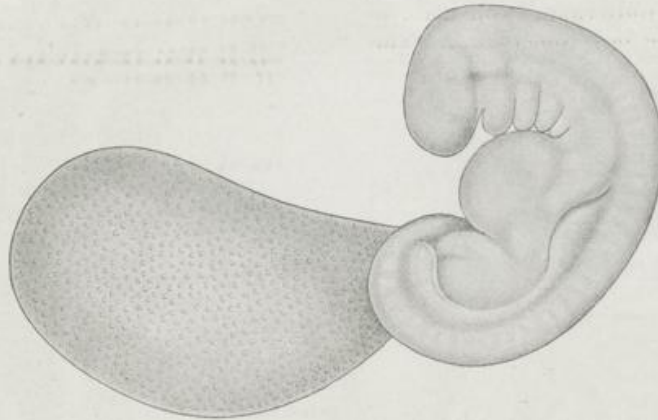


Fig. 176. Menschlicher Embryo aus der 4. Woche. Geschenk des Herrn Prof. VEIT.

als 1 kg; hierauf nimmt es bis zur Geburt etwa um die Hälfte in demselben Maße 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. 173, 174) 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. 176) 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 omphalo-mesenterica* wird er mit Blut versorgt. In der 6. Woche (Fig. 171, 175) ist der Dottergang oder Ductus omphalo-entericus zu einem langen, dünnen Rohr ausgewachsen, das früher oder später seinen Hohlraum verliert und sich zu einem soliden Epithel-

venn

strang umgestaltet. 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. 172 *nb*). Da jetzt das Amnion infolge stärkerer Ansammlung von Flüssigkeit die ganze Keimblase ausfüllt (Fig. 172), 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*, ist jetzt die einzige Verbindung zwischen dem in der Amnionflüssigkeit frei schwimmenden Embryo und der Wand der Keimblase. Seine Anheftung an der Blasenwand fällt stets mit der Stelle, an welcher sich der Mutterkuchen entwickelt, zusammen.

Das Nabelbläschen ist durch die Vergrößerung des Amnion ganz an die Oberfläche der Keimblase gedrängt, wo es zwischen Amnion (Fig. 172 *am*) und Chorion (*ch*) in einiger Entfernung von der Ansatzstelle des Nabelstranges eingeschlossen ist. Sehr schön ist es nach Form und Lage in Fig. 175 zu sehen. Eingebettet zwischen Amnion und Chorion erhält es sich bis zur Zeit der Geburt, wenn auch in einem ganz rudimentären Zustand, und ist nur bei sorgsamer Untersuchung gewöhnlich mehrere Zentimeter vom Rande der Placenta entfernt aufzufinden. Im längsten Durchmesser mißt es nur 3—10 mm.

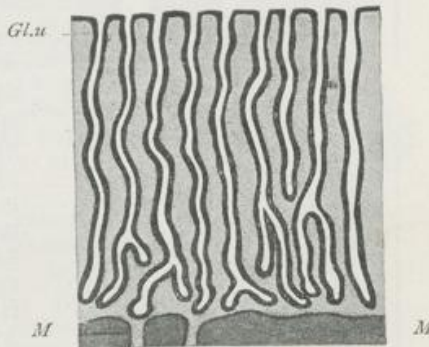


Fig. 177. Querschnitt durch die Schleimhaut der Gebärmutter. Nach KUNDRAT und ENGELMANN. *Glu* Uterindrüsen, *M* Muskelschicht der Gebärmutter.

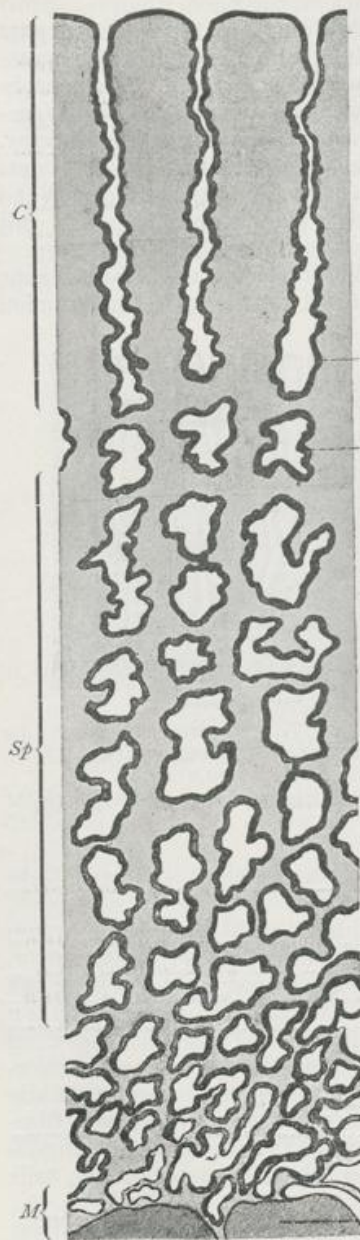
4. Die *Deciduae* oder hinfälligen Eihäute nehmen ihre Entstehung aus der Schleimhaut der Gebärmutter, die ihre Struktur während der Schwangerschaft in einem sehr hohen Grade verändert.

Die normale, unveränderte Schleimhaut stellt eine etwa 1 mm dicke, weiche Schicht dar, welche der Muskulatur (*M*) der Gebärmutter, da hier eine Submucosa fehlt, unmittelbar und unverschiebbar aufsitzt (Fig. 177). Sie wird von zahlreichen tubulösen Uterindrüsen (*Glandulae uterinae*, *Glu*) durchsetzt, die mit kleinen Öffnungen an der Oberfläche beginnen und dicht beieinander in geschlängeltem Verlaufe bis zur Muskulatur (*M*) gerade herabziehen, um daselbst häufig dichotom geteilt zu enden. Schleimhaut und Drüsen werden von flimmernden Zylinderzellen ausgekleidet. Das die Drüsen trennende Bindegewebe ist außerordentlich reich an Zellen, die teils spindelförmig, teils rundlich sind.

Vom Beginn der Schwangerschaft an erleidet die Schleimhaut sehr tief eingreifende Veränderungen, die jedes einzelne Gewebe betreffen und nach den Regionen, die schon früher (S. 169) als *Decidua parietalis*, *D. capsularis* und *D. basalis* unterschieden wurden, etwas verschieden ausfallen. *vellata* *serotina*

In dem Bereich der *Decidua parietalis* nimmt mit dem Beginn der Schwangerschaft die Schleimhaut an Dicke zu, bis sie 1 cm und

vena =



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 gewissermaßen 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 Drüsenzweckgewebe.

Im ersten Stadium vergrößern sich die Uterindrüsen; während sie anfangs gleichmäßig dicke Röhren sind, weiten sie sich später namentlich in ihrer mittleren und unteren Partie aus (Fig. 178), und zwar bleiben sie nach ihrer Ausmündung zu geradgestreckt und mehr in die Länge gezogen, mehr nach abwärts aber legen sie sich in spirale Windungen und werden mit Buchten und Aussackungen bedeckt. Auf einem Durchschnitt kann man daher jetzt zwei Schichten an der Decidua parietalis unterscheiden: 1. eine äußere, kompaktere und zellenreichere Schicht (*C*), und 2. eine tiefere, ampulläre und spongiöse Schicht (*Sp*). In der kompakten Schicht sieht man die Drüsen als geradgestreckte, parallel verlaufende Kanäle. Infolge einer stärkeren Wucherung des Zwischengewebes sind sie weiter auseinandergerückt; an der Oberfläche beginnen sie mit erweiterten, trichterförmigen Grübchen (*tr*), daher die Oberfläche einer von der Muskulatur abgezogenen Schleimhaut wie siebformig durchbrochen aussieht.

In der spongiösen Schicht (*Sp*) stößt man auf zahlreiche, übereinander gelagerte, unregelmäßige, buchtige Hohlräume (*dh*), deren

Fig. 178. Querschnitt durch die Schleimhaut einer Gebärmutter am Beginn der Schwangerschaft. Nach KUNDRAT und ENGELMANN.

C Kompakte Schicht, *Sp* spongiöse Schicht, *M* Muskulatur der Gebärmutter, *tr* trichterförmige Ausmündung der Uterindrüsen, *e* erweiterte Stelle, *dh* durch Schlangelung und Ausbuchtung der wuchernden Drüse entstandene Ampulle.

Weite bis zur Mitte der Schwangerschaft beständig zunimmt und die schließlich nur noch durch dünne Septen und Balken des Grundgewebes getrennt sind. Das Bild erklärt sich aus dem Umstande, daß die Drüsen sich in ihren mittleren Teilen stark geschlängelt und buchtig erweitert haben. Das flimmernde Zylinderepithel von der Schleimhaut der Gebärmutter schwindet nach und nach an der Oberfläche vollständig; auch in den Drüsen erleidet es tiefgreifende Veränderungen. In den ersten Monaten werden noch alle Hohlräume von ihm überzogen, was bei ihrer Vergrößerung eine lebhaftere Zellvermehrung voraussetzt. Dabei gehen die ursprünglich langen Zylinderzellen teils in kleine, würfelförmige, teils in breite, platte Gebilde über. Eine Ausnahme machen die an die Muskelhaut angrenzenden Drüsenabschnitte; denn ihre Zellen bewahren mehr oder minder bis zum Ende der Schwangerschaft ihre normale Gestalt und dienen später zur Regeneration der Epitheldecke der Uterusschleimhaut. Im 4. und 5. Monat findet man noch alle Hohlräume bis zu den Drüsenmündungen von einem schmalen Saume kubischer bis platter Epithelzellen ausgekleidet.

Im Zwischendrüsengewebe gehen gleichfalls im ersten Stadium lebhaftere Wucherungsprozesse, namentlich in der oberen kompakten Schicht, vor sich. Es bilden sich in dieser 30—40 μ große, kugelige Gebilde, die von FRIEDLÄNDER Deciduazellen genannt worden sind (Fig. 179). Sie liegen an manchen Stellen so dicht beieinander, daß sie infolgedessen 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.

Im zweiten Stadium, in welchem die Decidua parietalis vom 6. Monat ab 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 Teilen mancherlei Rückbildungsprozesse vor sich. Die Drüsenmündungen, welche die siebförmige Beschaffenheit der Innenfläche der Decidua bedingten, werden immer schwerer zu erkennen und verstreichen schließlich vollständig. Die innere kompakte Schicht nimmt eine gleichmäßige, dichte, lamellöse Beschaffenheit an, da durch den Druck die in ihr gelegenen Drüsenhohlräume vollständig zusammengedrückt werden und dann unter Schwund ihres Epithels verlöten. In der spongiösen Schicht bleiben die Drüsenhohlräume erhalten, werden aber infolge des Druckes in Spalträume umgewandelt, die zur Wand der Gebärmutter parallel gestellt und durch Scheidewände getrennt sind, die im Verhältnis zu früheren Monaten der Schwangerschaft sich noch sehr verschmälert haben. Die an die kompakte Schicht angrenzenden Drüsenräume haben ihr Epithel verloren oder zeigen Zellentrümmer und eine von feinen Körnchen durchsetzte, schleimige Masse; nach der Muskulatur der Gebärmutter zu besitzen sie da-

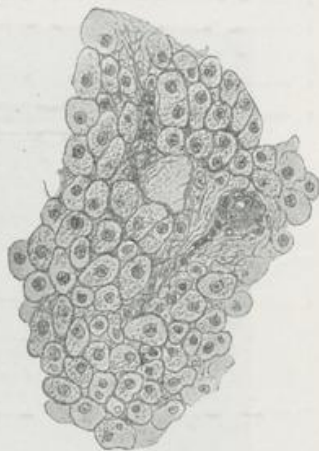


Fig. 179. Deciduazellen aus der Decidua parietalis des Menschen im 2. Monat. Schnittpräparat nach H. STRAHL.

gegen noch ein gut erhaltenes, kurzzyllindrisches bis würfelförmiges Epithel.

Die *Decidua capsularis* bietet in ihrem Bau große Übereinstimmung mit der *Decidua parietalis* dar.

Nach Untersuchungen von SEDGWICK MINOT beginnt sie schon vom 2. Monat an infolge einer hyalinen Degeneration zu zerfallen. Der Zerfall ist im 3. Monat beträchtlich fortgeschritten und führt im 6. und 7. Monat zu einem vollständigen Schwund durch Resorption.

Der dritte Abschnitt der Uterusschleimhaut, die *Decidua basalis*, erfährt mit ihren Drüsen in den ersten Monaten der Schwangerschaft ähnliche Veränderungen wie die *D. parietalis*. Durch innige

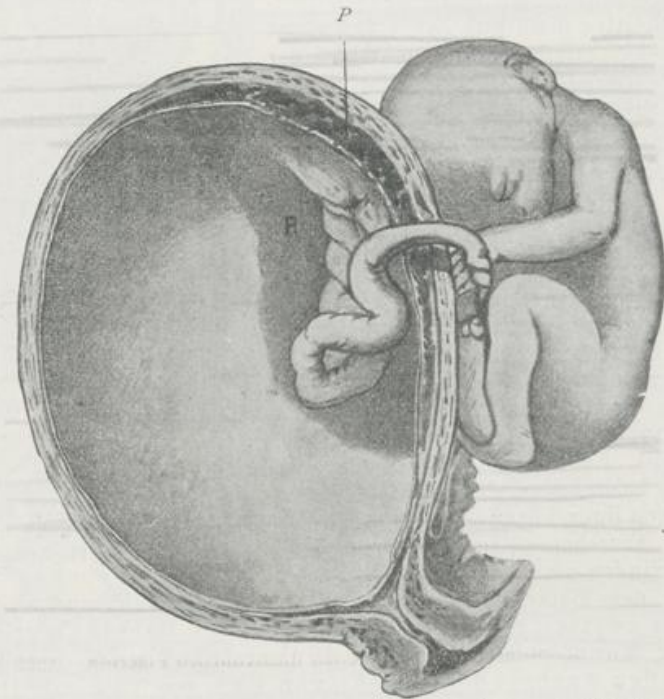


Fig. 180. Sagittalschnitt durch einen Uterus gravidus vom Menschen aus dem 5. Monat. Verkleinert nach STRAHL. P Placenta.

Vereinigung mit dem Chorion frondosum wandelt sie sich zu einem Ernährungsorgan für den Embryo, zu dem Mutterkuchen oder der Placenta, um.

In die Beschaffenheit der Fruchtkapsel und der Wandung der Gebärmutter im 5. Monat der Schwangerschaft gibt der in Fig. 180 abgebildete Durchschnitt einen lehrreichen Einblick. Die Figur zeigt, wie jetzt schon der Amnionsack sich so stark ausgedehnt hat, daß er das Keimblasencölom ganz verdrängt hat, überall dem Chorion dicht anliegt und auch die schon länger gewordene Nabelschnur einschneidet, wie ferner Chorion, *Decidua capsularis* und *parietalis* überall ohne trennenden Spalt aneinander grenzen und so gewissermaßen eine Membran bilden, wie endlich ein Abschnitt der Gebärmutter-schleimhaut (*P*) mit dem angrenzenden Chorion zum Placentalbezirk umgewandelt ist.

5. Die Placenta ist ein sehr blutgefäßreiches, sich schwammig oder teigig anführendes, 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 konkav (Fig. 172) und, da sie einen Überzug vom Amnion (*am*) besitzt, vollkommen glatt; dagegen ist die der Uteruswand konvex aufsitzende Fläche nach ihrer Ablösung bei der Geburt uneben und wird durch tiefe Furchen in einzelne Lappen oder Kotyledonen zerlegt (Fig. 181).

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-



Fig. 181. Ablösungsfläche einer reifen menschlichen Placenta. Nach STRAHL. Vergrößert etwa $\frac{1}{2}$.

folgedessen kann durch sie entweder die eine oder die andere Ausmündung des Eileiters zugedeckt und verschlossen werden. (Vgl. Fig. 170). 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, infolge 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 später die Placenta teilweise oder ganz verschließt. Diese Anomalie ist als *Placenta praevia* (lateralis oder centralis) bekannt; sie stellt ein gefährliches Vorkommnis dar, weil der regelrechte Verlauf der Geburt gestört wird.

Die Untersuchung der feineren Struktur der Placenta stößt auf größere Schwierigkeiten, da sie ein sehr weiches und von zahlreichen,

weiten Bluträumen durchsetztes Organ ist. Am besten gehen wir von ihrer Zusammensetzung aus zwei Teilen aus, aus einem Teil, der von seiten des Embryo (Placenta foetalis), und einem anderen Teil, der von seiten der Mutter geliefert wird (Pl. uterina).

Die Placenta foetalis ist der mit verzweigten Zotten reich bedeckte Teil des Chorion (Chorion frondosum, Fig. 182 Ch). Die Zotten (z) erheben sich, zu größeren Büscheln oder Kotyledonen 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^1) 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 Teil (h^2) mit seinen Enden mit dem

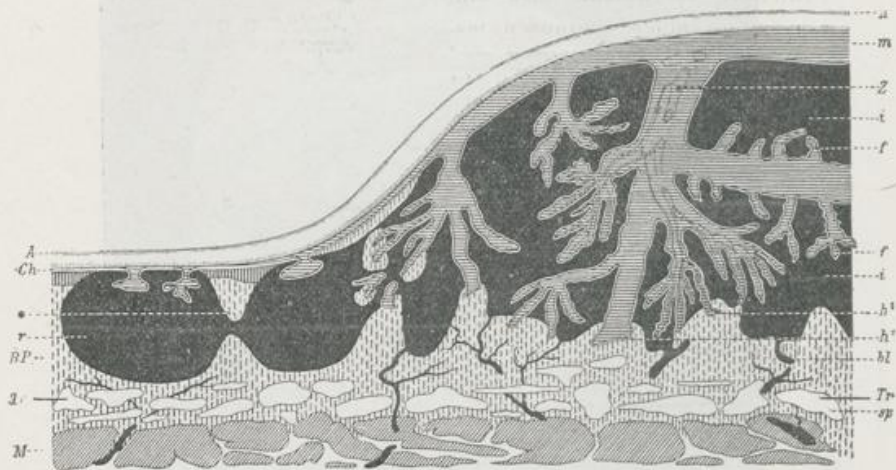


Fig. 182. Schematischer Querschnitt durch die menschliche Placenta aus der Mitte des 5. Monats. Nach LEOPOLD.

Auf die Muskulatur der Gebärmutter (M) folgt die spongiöse Schicht der Decidua basalis (sp), in welcher bei der Geburt die Abtrennung der Placenta an der mit zwei Strichen bezeichneten Trennungslinie vor sich geht; daran schließt sich die kompakte Schicht, welche als Placenta uterina bei der Geburt abgestoßen wird. Sie besteht aus der Basalplatte (WINKLER) BP, * 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^1 , h^2) und die freien Ausläufer (f) unterscheidet. Das Chorion ist nach innen noch vom Amnion (A) überzogen.

Gewebe der Placenta uterina verwachsen (LANGHANS), so daß eine Trennung des kindlichen und des mütterlichen Anteils nur durch gewaltsame Zerreißung bewerkstelligt werden kann. Daher hat KÖLLIKER in passender Weise die Verzweigungen der Chorionzotten in Haftwurzeln (h^1 , h^2) und in freie Ausläufer (f) unterschieden.

Zu jedem Chorionbäumchen begibt sich von den in der Membrana chorii verlaufenden Teilästen der Nabelarterie (Art. umbilicalis) ein Gefäß, das sich, der Verzweigung des Bäumchens entsprechend, in feinere Äste auflöst; die aus diesen hervorgehenden Kapillarnetze 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 direkte Vermischung von kindlichem und mütterlichem Blut kann in keiner Weise stattfinden; dagegen ist die Vorbedingung zu einem leichten Austausch flüssiger und gasförmiger Blutbestandteile durch die ganz oberflächliche Lage der dünnwandigen und sehr weiten Kapillaren gegeben.

Was das Epithel der Membrana chorii und der Zotten betrifft, so stimmen alle neueren Beobachter darin überein, daß man an ihm zwei Schichten mit Deutlichkeit unterscheiden kann (Fig. 183):

1. eine der Zottengallerte und der bindegewebigen Membrana chorii unmittelbar aufliegende Zellschicht (LANGHANS), in welcher sich einzelne Zellindividuen 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. Sie ist daher als das Chorion- und Zottensyncytium (*sy*) vom Zottenepithel zu unterscheiden. Das Syncytium hat die Neigung, sich in Osmiumsäure und Farbstoffen intensiv zu färben. In ihm finden sich kleinere und stärker granulierte Kerne als im Epithel, ferner aber auch Vakuolen.

Die Zusammensetzung des Chorionektoderms aus den zwei Schichten ist schon bei den jüngsten menschlichen Eiern vorhanden und ist hier schon früher (S. 164—167) beschrieben worden. Dem Zottensyncytium entspricht die Trophoblastschale; woran auch an dieser Stelle noch einmal erinnert sei. Die LANGHANSsche Zellschicht dagegen wird durch die in einzelne Epithelzellen zerlegbare Schicht repräsentiert, welche sich nach innen an die Trophoblastschale anschließt, die Keimblashöhle begrenzt und von einigen Autoren auch mit einem eigenen Namen als Cytotrophoblast gekennzeichnet worden ist. Auch wurde bereits erwähnt, daß die syncytialen Protoplasmastränge der Trophoblastschale in das Syncytium der sekundären Chorionzotten durch Einwachsen von fötalem Bindegewebe und Zweigen der Arteriae umbilicales umgewandelt werden und aus diesem Grunde auch zuweilen als Primärzotten aufgeführt werden (S. 166, 167).

Nachdem wir durch diesen Hinweis auf frühere Abschnitte unserer Darstellung die Verbindung mit dem Anfangsstadium der Entwicklung der Eihäute gewonnen haben, bleibt uns jetzt noch übrig, auch mit einigen Sätzen auf die bemerkenswerten Veränderungen einzugehen, welche das doppelschichtige Zottenepithel in den späteren Monaten bis zur Geburt erfährt. Die Veränderungen fallen in den einzelnen Bezirken, an der

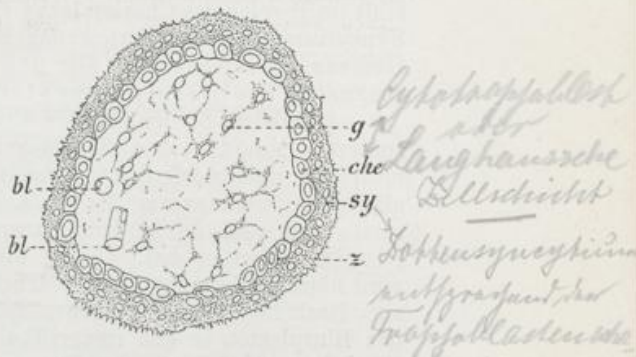


Fig. 183. Querschnitt durch eine Chorionzotte des in Fig. 176 abgebildeten menschlichen Embryo.

g Gallertgewebe, *che* Chorionepithel, *sy* Syncytium, *z* Zäckchen an der Oberfläche des Syncytium, *bl* Blutgefäßkapillaren.

Basalplatte des Chorion frondosum, am Chorion laeve und an den Zotten verschieden aus.

Die tiefere oder LANGHANSsche Schicht verdickt 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 Epithelschicht nach dem 1. Monat immer unansehnlicher und ist nach dem 4. Monat nur noch an wenigen isolierten Herden, den von LANGHANS und KASTSCHENKO sorgfältig beschriebenen Zellknoten, vorhanden“ (MINOT). Am Chorion laeve endlich bleibt sie in ganzer Ausdehnung und in einer Dicke von zwei bis drei 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 kontinuierlichen Überzug, in welchem sich hier und da besondere Verdickungen, die sogenannten Proliferationsknoten und -inseln, ausbilden.

An vielen Stellen ist das Chorion- und Zottensyncytium in den späteren Monaten der Schwangerschaft einer merkwürdigen Metamorphose unterworfen; es wandelt sich in eine hyaline, eigentümlich glänzende Substanz um, die von zahlreichen Spalten und Lücken durchsetzt wird und daher von LANGHANS den Namen „kanalisiertes Fibrin“ erhalten hat. Auch die Bezeichnung „Placentar fibrin“ wird häufig gebraucht. Seine Menge nimmt mit dem Alter der Placenta zu. Nach der Ansicht mancher Autoren ist bei seiner Entstehung auch das Blutplasma in den intervillösen Räumen durch Ausscheidung von Fibrinfasern beteiligt. Streifen von Fibrin finden sich sowohl an der Oberfläche der Zotten als auch an der Basalplatte des Chorion frondosum. Nach ihrer Lage unterscheidet man einen NITABUCHSchen, einen ROHRschen und einen LANGHANSschen Fibrinstreifen. Eine Vorstellung von der eigentümlichen Bildung gibt die Fig. 184, welche der Entwicklungsgeschichte von SEDG. MINOT entnommen ist.

Der zweite Hauptbestandteil des Mutterkuchens, die Placenta uterina, entwickelt sich aus dem Teil der Uterusschleimhaut, der als Decidua basalis (serotina) unterschieden wurde (S. 169, 175). Sie löst sich bei der Geburt, wie der entsprechende Teil der Decidua parietalis (vera), von der Innenfläche der Gebärmutter an der in Fig. 182 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 WINKLERS (Fig. 182BP), und stellt einen vollständigen Überzug 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. parietalis und capsularis über.

Ihre der Gebärmutter zugewandte Fläche wird durch tiefe Furchen (Fig. 181) in einzelne Abteilungen zerlegt. Den Furchen entsprechend nehmen von der entgegengesetzten Fläche der Membran stärkere und schwächere bindegewebige Scheidewände, die Septa placentae (Fig. 172, S. 169) ihren Ursprung und dringen zwischen die Chorionbäumchen (Fig. 172z) hinein; sie vereinigen immer eine kleine Anzahl derselben zu einem Büschel oder einem Kotlede. Denken wir uns die Kotlede 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 Abteilungen 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. 182*m*) anstoßen und sich unter ihr zu einer dünnen und fest anliegenden Membran verbinden, die von den Ursprüngen der Zotten durchbohrt und Schlußplatte* (WIKKLER) [Decidua placentalis subchorialis (KÖLLIKER), subchorialer Schlußring (WALDEYER)] genannt wird.

Das bindegewebige Gerüst der Placenta uterina besitzt im allgemeinen die Eigenschaften der kompakten, zellenreichen Schicht der

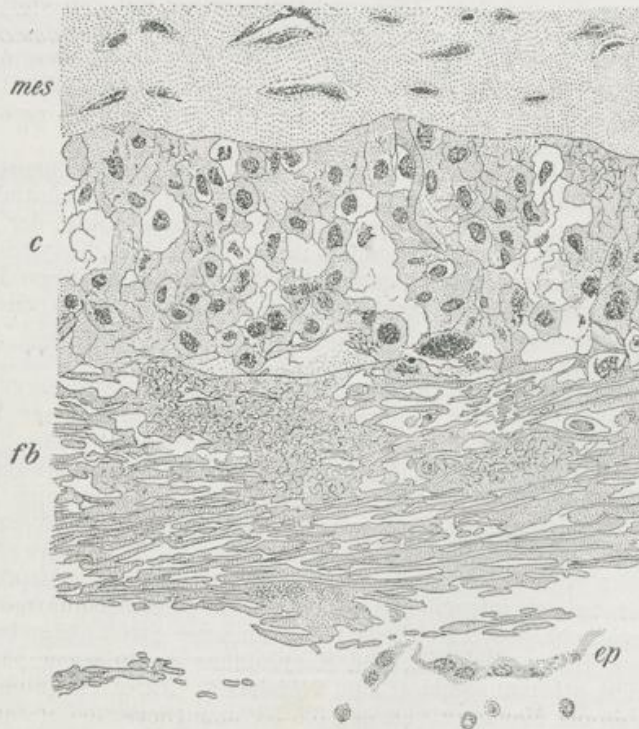


Fig. 184. Placentales Chorion von einem siebenmonatigen Fötus. Querschnitt durch das Epithel und den angrenzenden Teil des Stroma. Vergr. 445mal. Nach SEDG. MINOT.

mes Mesodermales Stroma, *c* Zellschicht, *fb* Fibrinschicht, *ep* Reste des Epithels.

Decidua parietalis und capsularis, 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 sich im 5. Monat zu entwickeln beginnen und in der Nachgeburt in großen Mengen gefunden werden; teils liegen sie hier in der Basalplatte, teils in den Septen, gewöhnlich in unmittelbarer Nachbarschaft der großen Gefäße; sie kommen aber auch ver-

einzelnt in der spongiösen Schicht der Decidua basalis und selbst zwischen den angrenzenden Muskelbündeln der Gebärmutter vor.

Was endlich die Blutbahnen der Placenta uterina betrifft, so treten zahlreiche Arterienstämme (Fig. 182*bl*) durch die Muskelhaut der Gebärmutter hindurch und gelangen durch die spongiöse Schicht in die Basalplatte der Placenta uterina. Hier verlieren sie ihre Muskelschicht und stellen nur noch von Endothel ausgekleidete, weite Röhren dar. Aus der Basalplatte dringen sie, spirale Windungen beschreibend, in die Septa placenta^e ein. Von hier lassen sie sich als geschlossene Gefäße nicht weiter verfolgen; ein Übergang in Kapillaren findet an keiner Stelle statt. Dagegen läßt sich der Nachweis führen, daß sie durch Öffnungen in den Septen ihr Blut in ein Lückensystem zwischen den Chorionbäumchen oder in die intervillösen oder intraplacentalen Räume (*i*) ergießen. Diese 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. Die intervillösen Räume, über deren Entstehung schon bei der Beschreibung der Trophoblastschale jüngster, menschlicher Eier gehandelt wurde (S. 167), werden zusammen auch als der Placentarraum bezeichnet.

Aus dem Placentarraum 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 Kotyledo, ausgebreitet und besitzen hier ebenfalls direkt in die intervillösen Räume führende Öffnungen. Am Rande der Placenta hängen sie untereinander zusammen und erzeugen dadurch den Randsinus (Fig. 182*) oder den ringförmigen Sinus der Placenta. Derselbe darf jedoch nicht als ein gleichförmig weites Gefäß, sondern muß als ein System von verbundenen, unregelmäßigen Hohlräumen aufgefaßt werden.

Vermöge der beschriebenen Einrichtung werden die Chorionzotten direkt vom mütterlichen Blut umspült. Nach der Einteilung von GROSSER (S. 160) ist daher die menschliche Placenta als eine hämochoriale zu bezeichnen. In ihr ist die Blutbewegung, wie sich aus dem Vorgetragenen schon ersehen läßt, infolge der beträchtlichen Erweiterung der Blutbahn eine verlangsamte und eine unregelmäßige, entsprechend der Gestaltung der intervillösen Räume. Im allgemeinen stellt, wie BUMM hervorhebt, jeder Kotyledo ein besonderes Strömungsgebiet des mütterlichen Blutes dar. So viele Kotyledonen die geborene Placenta zeigt, so viele Strömungsgebiete sind vorhanden. Nur nach unten gegen die Membran des Chorion zu hängen die Strömungsgebiete der einzelnen Kotyledonen miteinander zusammen.

6. Die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis) stellt die Verbindung zwischen dem Mutterkuchen und dem embryonalen Körper her (Fig. 172). Sie ist ein Strang, etwa so dick wie der kleine Finger (11 bis 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 aus-

führt, 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 Fall 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 vom feineren Bau der Nabelschnur will ich nur vom Ende der Schwangerschaft geben und hierbei folgende Teile näher in das Auge fassen: 1. die WHARTONSche Sulze, 2. die Nabelgefäße, 3. die Reste der Allantois, des Dotterganges, der Vasa omphalo-mesenterica, 4. die Amnionscheide.

1. Die WHARTONSche Sulze ist ein Gallert- oder Schleimgewebe, in das die übrigen Teile 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 untereinander durch eine Queranastomose nahe an ihrem Eintritt in den Mutterkuchen verbunden. Sie sind sehr kontraktile und zeigen eine dicke, aus Quer- und Längsfasern zusammengesetzte Muskelhaut (Tunica muscularis).

3. Der Allantoiskanal und der Dottergang, welche in den ersten Monaten der Schwangerschaft wesentliche Bestandteile der Nabelschnur sind, bilden sich später zurück und sind am Ende des embryonalen Lebens nur noch in unbedeutenden Resten vorhanden. Die Kanäle verlieren ihr Lumen; es entstehen in der WHARTONSchen Sulze solide Stränge von Epithelzellen; schließlich schwinden dieselben auch noch zum Teil, so daß nur hier und da sich Züge und Nester von Epithelzellen erhalten haben. Die Dottergefäße (Vasa omphalo-mesenterica), welche am Anfang der Entwicklung eine Rolle spielen, werden bald unansehnlich 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 Allantoiskanal und den Dottergang eine Scheide, die sich abtrennen läßt. Später ist die Scheide mit der WHARTONSchen 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 Muskulatur 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). Infolgedessen 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 parietalis und Decidua basalis statt. Die Nachgeburt setzt sich sowohl aus den kindlichen als auch aus den mütterlichen Eihäuten zusammen, die untereinander ziemlich fest verwachsen sind: 1. aus dem Amnion, 2. dem Chorion, 3. der Decidua, 4. dem Mutterkuchen (Placenta uterina und Placenta foetalis). Trotz der Verwachsung ist eine teilweise Loslösung der einzelnen Häute voneinander noch möglich.

Nach der Geburt stellt die Innenfläche der Gebärmutter eine einzig große Wundfläche dar, da zahlreiche Blutgefäße bei der Ablösung der Placenta und der Decidua zerrissen worden sind. Auch in den ersten Tagen des Wochenbettes stoßen sich noch von ihr Fetzen der spongiösen, bei der Geburt zurückgebliebenen Schicht der Decidua parietalis und D. basalis ab. Nur die tiefste Lage der Schleimhaut erhält sich unmittelbar auf der Muskulatur der Gebärmutter. Sie besitzt noch Reste des zylindrischen Epithels der Uterindrüsen, wie schon früher hervorgehoben wurde. Im Laufe mehrerer Wochen wandelt sie sich unter lebhaften Wucherungsprozessen in eine normale Schleimhaut wieder um, wobei wahrscheinlich das Epithel ihrer Oberfläche aus den erhalten gebliebenen Resten des Drüsenepithels seinen Ursprung nimmt.

b) Die jüngsten menschlichen Embryonalanlagen und die Embryonen bis zum Ende des 2. Monats.

Wie über die erste Entwicklung der Eihüllen, befinden wir uns zurzeit noch in voller Unkenntnis über die ersten Stadien der menschlichen Embryonalanlage, über die Entstehung der beiden primären und der mittleren Keimblätter, der Primitivrinne und der Chorda. Sichere Anhaltspunkte haben uns erst die von FRASSI, PETERS, BRYCE, Graf SPEE beschriebenen, gut erhaltenen, jüngsten Embryonen gebracht; diese stehen noch auf dem Stadium des Embryonalschildes. Die Länge desselben beträgt am Objekt von FRASSI, das in Fig. 185 nach einem Rekonstruktionsmodell abgebildet ist, 1,17 mm. An seinem hinteren Ende befindet sich ein kurzer Primitivstreifen mit Rinne. Der Befund ist daher etwa derselbe, wie an dem in Fig. 114 abgebildeten und auf S. 104 beschriebenen Kaninchenkeim. Der menschliche Embryonalschild bildet die obere Wand eines kleinen Dottersackes (Fig. 185) und ist dorsalwärts vollständig von einem Amnionsack eingeschlossen, der in der schon früher beschriebenen Weise durch einen kurzen Stiel, den Amnionnabelstrang, mit dem Chorion und der dicken Trophoblastschale zu-

sammenhängt. Schon etwas weiter entwickelt ist der SPEESche Embryo (Fig. 186), der nur wenige Tage älter ist. Denn er besitzt bereits eine gut ausgeprägte Medullarplatte mit einem offenen *Canalis neurentericus*. Auf das Verhalten, das seine Keimblätter auf einer Querschnittsserie zeigen, ist im fünften Kapitel (S. 110) näher eingegangen worden.

Hieran schließt sich ein noch älterer, in Fig. 187 abgebildeter Embryo, der von KEIBEL und ELZE untersucht wurde. Seine Medullarplatte ist in eine tiefe Medullarrinne umgewandelt, begrenzt von weit vorspringenden Rückenwülsten. Diese umschließen am hinteren Ende einen kurzen Primitivstreifen mit einem offenen *Canalis neurentericus*. Schon jetzt beginnt sich die Embryonalanlage vom Dottersack abzuschneiden. Daher treten auch Kopf- und Schwanzhöcker in Fig. 187 deutlich hervor, und gleichzeitig sind in ihnen Kopfdarm- und Schwanzdarmbuch in Bildung begriffen. An der Hirnplatte macht sich auch eine



Fig. 185. Menschlicher Embryo, dessen Alter in der Tabelle von Bryce-Teacher auf 18–19 Tage berechnet wird. Nach einem Rekonstruktionsmodell von FRASSI. Vergr. 25:1, aus KEIBEL, Normentafel.

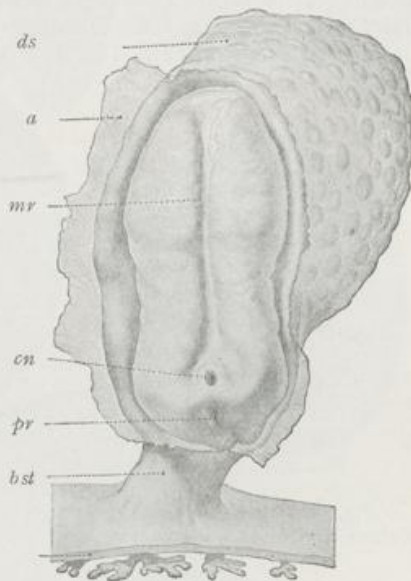


Fig. 186. Dorsalansicht einer menschlichen schuhsohlenartigen Embryonalanlage mit Dottersack. Das Amnion geöffnet. Länge 2 mm. Nach Graf SPEE.
a Amnion, bst Bauchstiel, cn äußere Mündung des *Canalis neurentericus*, ds Dottersack, mr Medullarrinne, pr Primitivstreifen.

Sonderung in die drei primären Hirnabschnitte und eine Andeutung der Scheitelbeuge bemerkbar. Ferner haben sich fünf bis sechs Paare von Rückensegmenten im Bereich des mittleren Keimblattes entwickelt.

Von hier ab vermehren sich die Befunde gut erhaltener menschlicher Embryonalstadien und lassen sich zu einer mehr oder minder lückenlosen Reihe aneinander ordnen. So zeigt uns Fig. 188 einen aus seiner Amnionhülle zum Teil freigelegten Embryo, der an Länge im Vergleich zu Fig. 187 fast um das Doppelte zugenommen hat. Die Zahl der Rückensegmente ist von 5 auf 14 gestiegen; die Nervenrinne hat sich in der Mitte des Rumpfes zum Rohr geschlossen, während sie am Kopf- und Schwanzende noch auf einer längeren Strecke offen ist. Die Anlage des Darmes ist nur vorn und hinten im Kopf- und Schwanzhöcker zum Rohr eingeschlossen, dagegen in der Mitte des Rumpfes eine Rinne, die in weiter Ausdehnung mit dem Dottersack zusammen-

hängt, wie bei dem früher besprochenen Costreschen Embryo (Fig. 174). Weiterhin beginnt sich der Kopfhöcker mit dem Auftreten der Mundbucht, der Schlundspalten und der Schlundbögen besser zu gliedern; das Herz tritt als S-förmig gewundener Schlauch in der Halsgegend weit nach außen hervor (Fig. 174*h*). Indem sich die Darmrinne zum Rohr schließt, trennt sie sich immer mehr vom Dottersack ab in der schon früher (S. 174) beschriebenen Weise (Fig. 176).

Wenn die Embryonen Hand in Hand mit der weiteren Sonderung und Ausgestaltung ihrer Organe größer werden, krümmen sie sich innerhalb des Amnion zum Halbbogen zusammen; das Kopf- und das Schwanzende neigen sich über die Bauchfläche und sind einander fast bis zur Berührung genähert (Fig. 176, 189, 190). In seinem Wachstum eilt der

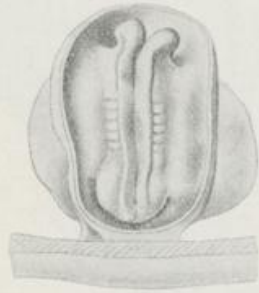


Fig. 187. Menschlicher Embryo nach KEIBEL und ELZE. Vergr. 20:1.



Fig. 188. Menschlicher Embryo (von BULLE), beschrieben von KOLLMANN aus KEIBELS Normentafel. Vergr. 20:1.

Kopf, namentlich in den ersten Monaten der Schwangerschaft dem übrigen Körper in auffälliger Weise voraus. Es beruht dies auf der übermächtigen Entwicklung des Gehirns, das eine Zeitlang alle anderen Organe in seiner Größenzunahme bei menschlichen Embryonen weit überflügelt (Fig. 189, 190).

Ein gutes Merkmal für die Altersbestimmung der menschlichen Embryonen gibt die Anlage der Extremitäten, ihre allmählich erfolgende Gliederung in die einzelnen Abschnitte, die Sonderung der Finger und Zehen an der Hand- und Fußplatte (Fig. 176, 189*i—o*, 190*q—z*), ferner die Ausbildung von Auge, Nase und Ohr, soweit sie sich schon bei äußerer Besichtigung bemerkbar macht (Fig. 190*q—z*). Da uns aber diese Verhältnisse erst im zweiten Hauptteil des Lehrbuchs, das über die Organentwicklung handelt, beschäftigen werden, sei vorläufig nur auf die genaueren Angaben in den betreffenden Kapiteln verwiesen. Dagegen will ich als Schluß unseres allgemeinen Teils noch eine Zusammenstellung von menschlichen Embryonen aus den ersten Wochen und Monaten ihrer Entwicklung auf Grundlage der Hisschen Normentafeln geben. Die ersten 15 Embryonen (Fig. 189*a—p*) sind auf das 5fache, die 10 älteren Embryonen (Fig. 190*q—z*) nur auf das 2½fache vergrößert.

Ich benutze die Zusammenstellung dieser Embryonen, wie sie KEIBEL zuerst in HERTWIGS Handbuch der vergleichenden und ex-

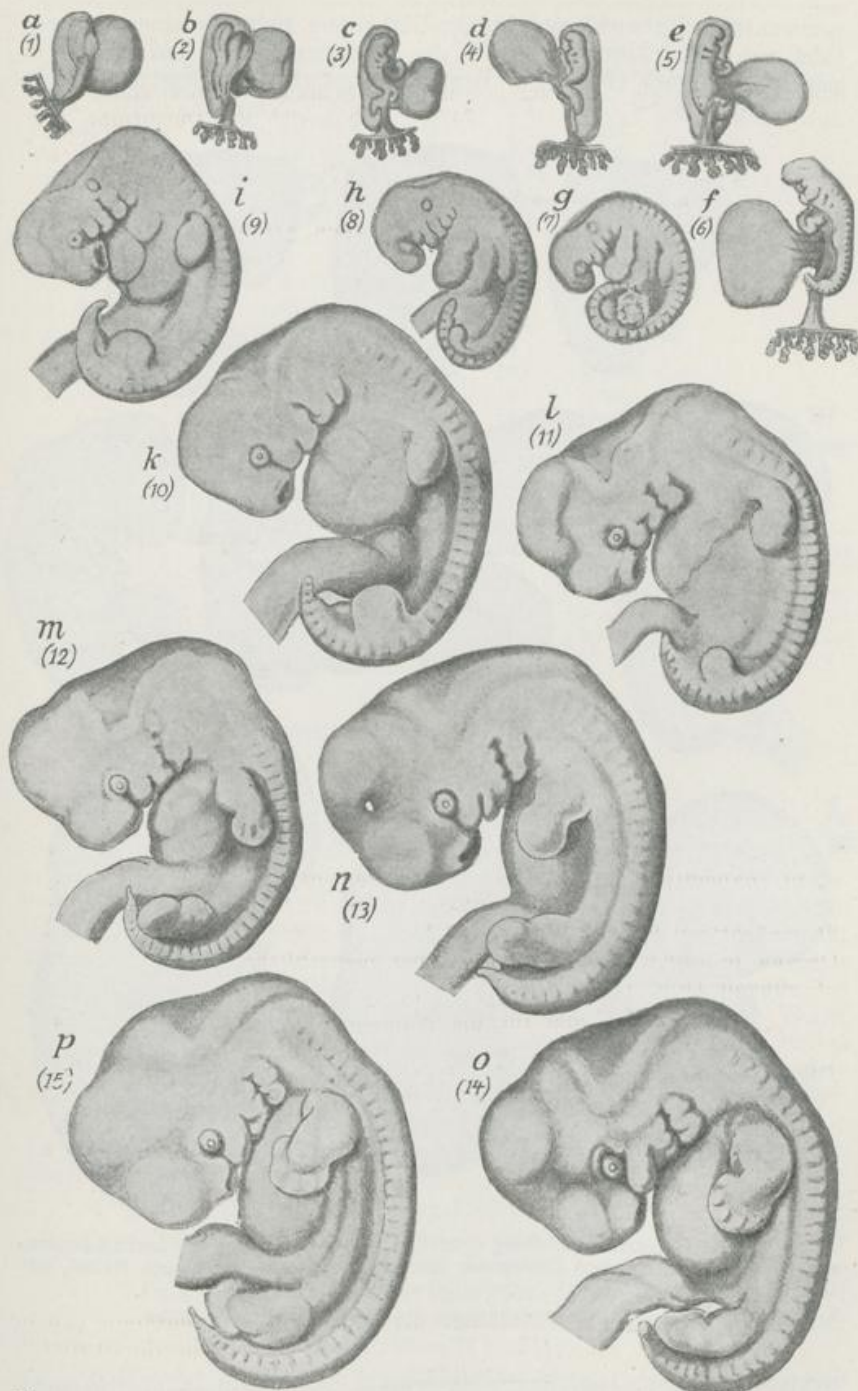


Fig. 189. Zusammenstellung einer Serie jüngerer Stadien von 15 menschlichen Embryonen der Hisschen Normtabelle nach Keibel, aus HERRWIGS Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre. Vergr. 5:1.

perimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, später in seiner Normen-
tafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen (1908) und zuletzt in
seinem Handbuch (1910, Bd. I) gegeben hat (Fig. 189 und 190). Als

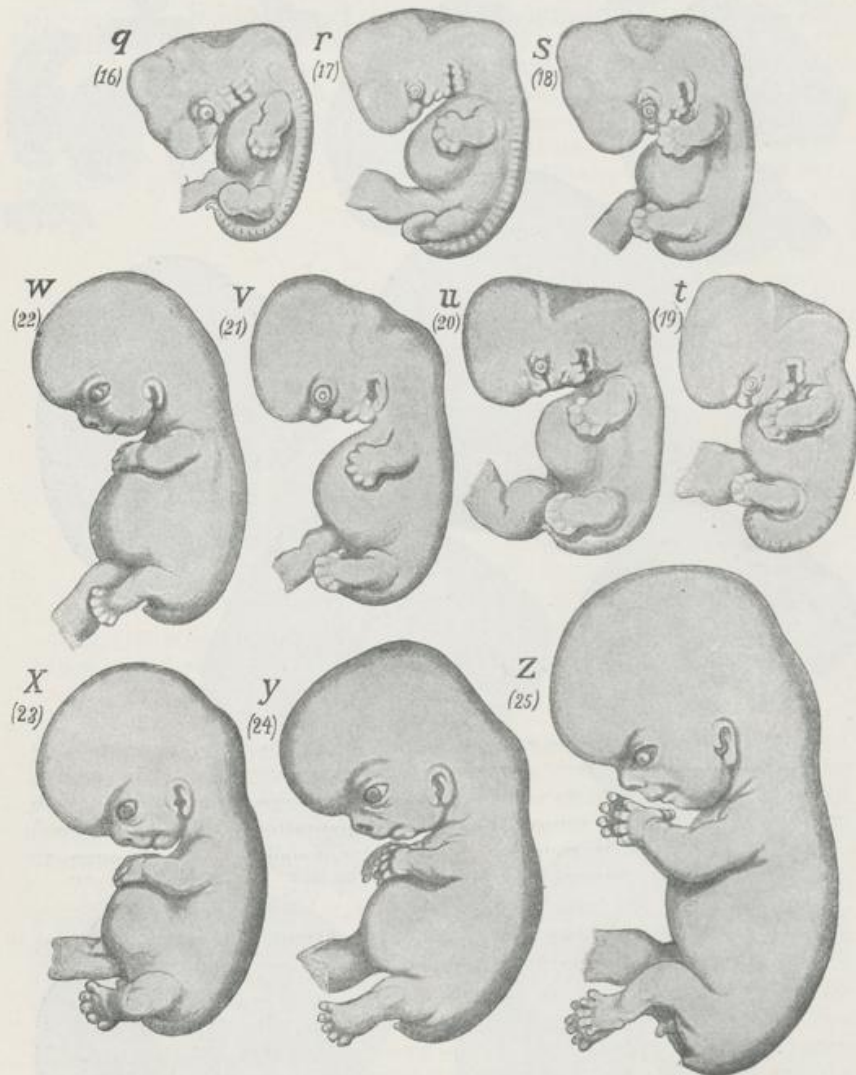


Fig. 190. Zusammenstellung einer Serie der sich an Fig. 189 anschließenden,
etwas älteren menschlichen Embryonen der Hisschen Normen-tafel nach Keibel, aus
HERTWIGS Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre. Vergr. 2,5:1.
Die Hisschen Zahlenbezeichnungen sind in Klammern beige-fügt.

Erklärung füge ich ebenfalls nach KEIBEL eine tabellarische Übersicht
hinzu, aus der man erschen kann, wie die Embryonen von HIS bezeichnet
werden, wie groß sie waren und wie hoch ihr Alter von HIS geschätzt wird.

		Millimeter	Alter
Fig. a (1)	Embryo E (VII)	L 2,1	12-15 Tage gerechnet
" b (2)	" SR (VI)	" 2,2	desgl.
" c (3)	" Lg (LXVIII)	" 2,15	desgl.
" d (4)	" Sch (LXVI)	" 2,2	desgl.
" e (5)	" M (IV)	" 2,6	18-21 Tage
" f (6)	" Lr (LXVII)	" 4,2	desgl.
" g (7)	" a (III)	Nl 4	23 Tage
" h (8)	" R (LVII)	" 5,5	24-25 Tage
" i (9)	" A (II)	" 7,5	27-30 Tage
" k (10)	" Pr	" 10	desgl.
" l (11)	Berl. anat. Sammlung	" 9,1	desgl.
" m (12)	Rugöse	" 9,1	desgl.
" n (13)	Embryo M (X)	" 10,5	31-34 Tage
" o (14)	" Br (XXIX)	" 11	desgl.
" p (15)	" Rg (LXXIV)	" 11,5	desgl.
" q (16)	" S ₁ (XXXV)	" 12,5	desgl.
" r (17)	" CII	" 13,7	desgl.
" s (18)	" Sch ₁ (XLVI)	L 13,8	etwa 35 Tage geschätzt
" t (19)	Rugöse Sammlung	" 13,6	desgl.
" u (20)	Embryo Dr (XXXIV)	" 14,5	etwa 37-38 Tage geschätzt
" v (21)	" S ₂ (XXXVI)	" 15,5	etwa 39-40 Tage geschätzt
" w (22)	" XCI	" 16	etwa 42-45 Tage geschätzt
" x (23)	" Ltz	" 17,5	Alter 47-51 Tage berechnet
" y (24)	" Zw	" 18,5	etwa 52-54 Tage geschätzt
" z (25)	" Wt (LXXVII)	" 23	auf 2 Monate veranschlagt

Repetitorium zu Kapitel VIII.

1. Die Eihäute der Säugetiere.

1. Bei den Säugetieren entwickeln sich in ähnlicher Weise wie bei den Reptilien und den Vögeln ein Dottersack, ein Amnion, eine seröse Hülle, die bei ihnen Chorion genannt wird, und eine Allantois.

2. Das Chorion wird bei den Säugetieren zu einer gefäßführenden Haut, indem die mit den Nabelgefäßen versorgte Bindegewebsschicht der Allantois sich an seiner Innenfläche ausbreitet. Ferner entwickelt das Chorion Zotten, in welche Seitenäste der Nabelgefäße eindringen, bei den einzelnen Ordnungen der Säugetiere in sehr verschiedener Weise.

3. Bei einem Teil der Säugetiere wandeln sich einzelne Stellen des Chorion, 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 (Kotyledonen genannt, wenn ihrer viele an einem Chorion entstanden sind).

4. Am Mutterkuchen unterscheidet man:

- eine Placenta foetalis, d. h. den Teil des Chorion, der die Zottenbüschel entwickelt hat;
- eine Placenta uterina, d. h. den Teil der Schleimhaut der Gebärmutter, der gewuchert und mit Vertiefungen zur Aufnahme der Placenta foetalis versehen ist.

5. Fötaler und mütterlicher Teil des Mutterkuchens können sich untereinander fester verbinden, was zur Folge hat, daß bei der Geburt auch eine größere oder kleinere Strecke von der Schleimhaut der Gebärmutter

mutter mitabgestoßen und als hinfällige Haut oder Decidua bezeichnet wird.

6. Auf Grund der Beschaffenheit der Eihüllen haben OWEN, HUXLEY und KÖLLIKER folgende Einteilung der Wirbeltiere aufgestellt:

I. Anamnia, Amnionlose.

(Amphioxus, Cyklostomen, Fische, Amphibien.)

II. Amnioten, Amniontiere (mit Dottersack, Amnion, seröser Hülle, resp. Chorion und Allantois). —

A. Sauropsiden. Eierlegende Amniontiere.

Reptilien und Vögel.

B. Säugetiere. Die Eier entwickeln sich bei allen mit Ausnahme der Monotremen in der Gebärmutter.

a) Achoria. Die äußere Hülle entwickelt keine oder nur wenige Zotten.

Monotremen. Beuteltiere.

b) Choriata. Die äußere Hülle wird zur Zottenhaut.

1. Mit gleichmäßig zerstreuten Zotten.

Perissodactyla, Suidae, Hippopotamidae, Tylopoda, Tragulidae, Cetacea usw.

2. Placentalia. Das Chorion ist streckenweise zu einem Mutterkuchen umgebildet.

α) Zahlreiche Kotyledonen. — Semiplacenta (STRAHL). Ruminantia (Wiederkäuer).

β) Placenta zonaria. — Placenta vera. Carnivoren.

γ) Placenta discoidea. — Placenta vera.

Affen, Nagetiere, Insectivoren, Fledermäuse. *Murphy*

An der älteren Einteilung hat STRAHL auf Grund ausgedehnter

Placentalstudien unter Einführung einer teilweise neuen Terminologie mehrfache Änderungen vorgenommen, wie die tabellarische Übersicht lehrt:

1. Mammalia ovipara (Monotremen)

2. Mammalia vivipara.

M. achoria
(Aplacentalia).

M. choriata
(Placentalia).

Diese können besitzen eine

Semiplacenta (Halbplacenta), welche sein kann:	oder	Placenta (Vollplacenta), welche sein kann:
1. S. avillosa		1. P. zonaria
a) allantoidea		a) simplex
b) omphaloidea		b) composita
2. S. diffusa		2. P. zono-discoidalis
3. S. multiplex		3. P. discoidalis
4. S. zonaria		a) simplex
		b) duplex
		c) perforata

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 in die Schleimhaut eingebettet, welche um dasselbe eine Kapsel bildet. (Implantation.)

2. Die Schleimhaut der Gebärmutter bildet sich zu den mütterlichen Hüllen für das Ei, den Deciduae, aus, die als Decidua basalis (serotina), D. capsularis (reflexa) und D. parietalis (vera) unterschieden werden.

- a) Die Decidua basalis ist der Teil der Schleimhaut, welchem das Ei nach seinem Eintritt in die Gebärmutter direkt aufliegt, und an welchem sich später der Mutterkuchen entwickelt.
- b) Die Decidua capsularis ist der Teil, welcher das Ei nach der Gebärmutterhöhle zu bedeckt.
- c) Die Decidua parietalis entsteht aus der übrigen, die Gebärmutterhöhle auskleidenden Schleimhaut.

3. Bei der Bildung der Deciduae oder hinfalligen Eihäute erleidet die Uterusschleimhaut tiefgreifende Veränderungen ihrer Struktur und sondert sich unter starker Wucherung der Uterindrüsen und unter teilweisem Schwund ihres Epithels in eine innere, kompakte 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. Sie stimmen im ganzen mit den Eihüllen der übrigen Säugetiere an Zahl und in der Art ihrer Entstehung überein, bieten im einzelnen aber nicht unwichtige Modifikationen dar, 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 dem Chorion verbunden und trägt so zur Entstehung des sog. Bauchstiels menschlicher Embryonen oder des Amnionnabelstrangs bei.
- b) Die Allantois wächst nicht als freie Blase in den außerembryonalen Teil der Leibeshöhle hinein, sondern schiebt sich als enger Kanal an der unteren Fläche des in einen Zipfel ausgezogenen Amnion bis zum Chorion hin und liefert so den Hauptteil 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 Eibläse ausfüllt (Zunahme des Fruchtwassers), werden Allantoiskanäle und Dottergang mit den Nabel- und Dottergefäßen vollständig umwachsen und mit der Amnionscheide umgeben. Hierdurch entsteht die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis), eine strangförmige Verbindung zwischen der Innenfläche der Eihaut und dem Bauchnabel des Embryo.
- e) Die äußerste Eihaut, welche bei Reptilien und Vögeln als seröse Hülle bezeichnet wird, entwickelt außerordentlich frühzeitig (2. Woche) Zotten auf ihrer ganzen Oberfläche und wird, indem das Bindegewebe der Allantois in sie hineinwächst, als Chorion bezeichnet.
- f) Das Chorion sondert sich in ein Chorion laeve und ein Chorion frondosum;
 - a) Zum Chorion laeve wird derjenige Teil, welcher der Decidua capsularis anliegt und mit ihr sich durch die im Wachstum zurückbleibenden Zöttchen fest verbindet.

β) Zum Chorion frondosum gestaltet sich der an die Decidua basalis angrenzende Abschnitt, in welchem die Zöttchen zu mächtigen, vielfach verzweigten Büscheln auswachsen.

5. Dadurch, daß die Zottenbüschel des Chorion frondosum in die Decidua basalis 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 Anteil: 1. die Placenta foetalis oder das Chorion frondosum und 2. die Placenta uterina oder die ursprüngliche Decidua basalis.

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 mittels ihrer Enden mit der Uteruschleimhaut fest verwachsen sind, während die freien Ausläufer in die intervillösen Bluträume der Placenta uterina, den Placentarraum, hineinhängen.

b) Die Placenta uterina setzt sich wie die Decidua parietalis aus einer kompakten, bei der Geburt sich ablösenden Schicht (Pars caduca) und aus einer spongiösen Schicht zusammen, in welcher die Ablösung erfolgt, und von der ein Teil auf der Muskulatur zurückbleibt (Pars fixa).

Die kompakte Schicht (Basalplatte WINKLERS) sendet Scheidewände (Septa placentae) zwischen die Chorionzotten hinein und teilt sie dadurch in einzelne Bündel, die Kotyledonen, 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. (Intervillöse Räume, Placentarraum.)

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 Muskulatur zurückgebliebenen Resten der spongiösen Schicht und aus den Resten der Uterindrüsen, aus deren Epithel sich wahrscheinlich das Schleimhautepithel wieder regeneriert.

Zweiter Hauptteil.

Das Studium der Organentwicklung bildet das Thema für den zweiten Teil des Lehrbuchs. Eine Einteilung des hier vorzutragenden, umfangreichen Materials wird am besten im Hinblick auf die einzelnen Keimblätter vorgenommen, von denen sich die verschiedenen Organe ableiten lassen; doch muß hierbei von vornherein darauf aufmerksam gemacht werden, daß dies Einteilungsprinzip 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 Darmkanal 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 Funktion eines Organs von ungleicher Bedeutung sind. Die Struktur und die Funktion der Leber oder des Pankreas wird in erster Linie von den Drüsenzellen bestimmt, welche vom inneren Keimblatt abstammen, während Bindegewebe, Blutgefäße, Nerven, seröser Überzug 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 funktionell 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 Produkte des äußeren Keimblattes zu bezeichnen.

Somit gliedert sich die Lehre von der Entwicklungsgeschichte der Organe des tierischen Körpers in vier Hauptabschnitte:

1. in die Lehre von den Bildungsprodukten 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 VII. Kapitel dargestellten ersten Gliederungsprozesse besteht der Körper der Wirbeltiere aus zwei einfachen, ineinander gesteckten Röhren, aus dem inneren, kleineren Darmrohr und aus dem durch die Leibeshöhle von ihm getrennten Rumpfrohr. Jedes von ihnen wird aus mehreren der primitiven Zellschichten des Keimes gebildet.

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, viszeralen Mittelblatt; beide sind von einander geschieden durch das um diese Zeit noch wenig entwickelte Mesenchym. Von den drei Schichten ist ohne Frage das Darmdrüsenblatt das wichtigste; denn von ihm gehen in erster Linie alle jetzt weiter zu besprechenden Sonderungsprozesse aus, die sich am besten in drei Gruppen einteilen lassen. Erstens tritt das Darmrohr mit der Körperoberfläche durch eine größere Anzahl von Öffnungen, durch Schlundspalten, durch Mund und After, in Verbindung. Zweitens wächst es außerordentlich in die Länge und sondert sich hierbei in Speiseröhre, Magen, Dün- und Dickdarm mit ihren eigentümlich 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 Öffnungen des Darmkanals.

I. Die Entwicklung von After und Schwanz. Am Anfang der Entwicklung besteht der Urmund (Primitivrinne) als einzige Öffnung des Darmes an der Oberfläche des Keims; er bezeichnet den Ort, an dem sich auf dem Stadium der Keimblase das innere und das mittlere Keimblatt eingestülpt haben (Kap. V, Fig. 53, 63, 67, 83, 102). Bei den Wirbeltieren ist er der Hauptsache nach nur eine vergängliche Bildung. Denn wie schon früher gezeigt wurde (S. 76, 77), beginnen am Urmund gleich nach seiner ersten Entstehung seine Ränder von vorn nach hinten zu verwachsen; es müßte auf diese Weise bald ein vollständiger Schwund eintreten, wenn er sich nicht nach rückwärts durch Wachstum in demselben Maße vergrößerte, als er nach vorn durch den Verschluß verliert. So erklärt es sich, daß man auf den verschiedensten Embryonal-

*Speiseröhre

Schlund

Blutkreislauf
Mundschleimhaut
Schleim

stadien, bei Embryonen von 2, 10, 20, 25 Rückensegmenten usw. immer am jeweilig hinteren Ende ein Stück Urmund (Primitivrinne) vorfindet, an welchem der Verschluss noch nicht erfolgt ist (Fig. 132–134). Aus dem Urmundrest gehen schließlich auf einem gewissen Stadium zwei verschiedene Bildungen hervor, der oft erwähnte Canalis neurentericus, welcher selbst nur vergänglichlicher Art ist, und der After, der einzige Teil vom Erwachsenen, welcher vom weit ausgedehnten Urmundgebiet des Embryo seine Herkunft ableitet.

Am besten läßt sich die Entstehung des Afters bei den Amphibien verfolgen; wir gehen hierbei von dem Stadium aus, wo der offene Teil des Urmundes am Froschei einen kleinen Ring bildet, aus welchem der Dotterpfropf als helle Masse nach außen hervorschaut (Fig. 191). Wie sich an ein und demselben Ei bei kontinuierlicher Beobachtung leicht verfolgen läßt, verwandelt sich nach kurzer Zeit die ringförmige in eine spaltförmige Öffnung (Primitivrinne), indem linker und rechter Urmundrand einander entgegenwachsen. In der Mitte der Rinne verdicken sich die beiden Urmundränder, verwachsen miteinander und zerlegen die Rinne dadurch in eine vordere und in eine hintere kleine Öffnung (Fig. 192–194). Die vordere wird zum Canalis neurentericus,

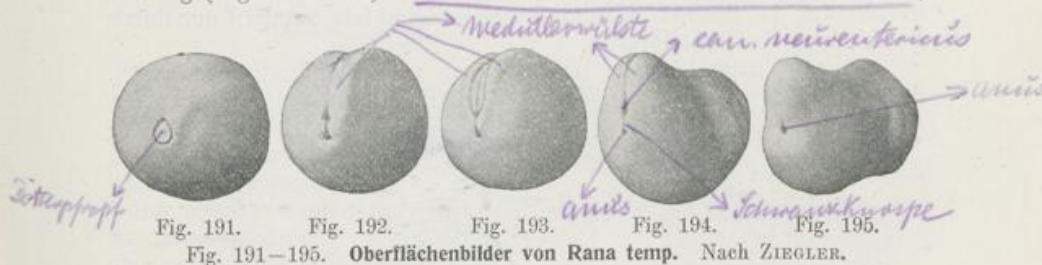


Fig. 191–195. Oberflächenbilder von *Rana temp.* Nach ZIEGLER.

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 verteilt gewesen ist, erklären sich hieraus interessante Mißbildungen von Lachs- und Froschembryonen, bei denen zuweilen eine Verdoppelung des Schwanzes mit einer ausgedehnten Urmundspalte (siehe S. 85) verbunden ist.

Wenn im weiteren Verlauf der Entwicklung sich die Medullarwülste weiter nach hinten ausdehnen, kommt die vordere der zwei Öffnungen bald in ihr Bereich zu liegen und wird, wenn die Wülste zum Nervenrohr verwachsen, in dieses selbst mit eingeschlossen (Fig. 194 und 195). Es tritt jetzt der von KOWALEVSKY und GÖTTE zuerst beschriebene Zustand ein, wo Nervenrohr und Darmkanal zusammen ein U-förmig beschaffenes Rohr bilden, an dessen Umbiegungsstelle der Canalis neurentericus gelegen ist (Fig. 76). 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. 195).

Die Schwanzknospe wächst bald nach ihrer ersten Anlage rasch in die Länge und beginnt von oben her die Aftergrube zuzudecken. Ihr Längenwachstum 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 Rückensegmente erzeugen, werden auch die Anlagen von allen diesen Organen der Schwanzknospe zugeteilt. Von der Wachstumszone aus, die auf die Schwanzspitze gerückt ist, setzt sich, wie bei der Verlängerung des Rumpfes, Segment an Segment an. Ferner dringt auch vom inneren Keimblatt ein kleiner Strang in den Schwanz hinein, der wie die Abbildung von Bombinator zeigt (Fig. 76), 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 Urmundes, aus dem sie sich ja herleitet. In ihrer Umgebung stehen daher (Fig. 196 A) eine Zeitlang alle drei Keimblätter in Zusammenhang untereinander. An der Afterlippe schlägt sich das äußere Keimblatt in das parietale Mittelblatt um, und einwärts davon geht wieder an der Darmlippe das viszerale Mittelblatt in das Darmdrüsenblatt über. Es besteht also auf diesem Stadium, genau genommen, noch keine direkte Verbindung des äußeren mit dem inneren Keimblatt, sondern nur durch Vermittlung des Mittelblattes.

Dieser Zustand ändert sich auf dem nächsten Stadium dadurch, daß sich in der Aftergegend das mittlere Keimblatt aus dem oben be-



Fig. 196 A–D. Vier Schemata, um die Umwandlung des letzten Teils des Urmunds in den After zu veranschaulichen.

beschriebenen Zusammenhang löst, einmal an der Afterlippe von dem äußeren Keimblatt, an der Darmlippe vom Darmdrüsenblatt (Fig. 196 B). Die Leibessäcke haben sich dadurch allseitig abgeschnürt und geschlossen. Infolgedessen gehen erst jetzt äußeres und inneres Keimblatt an der Afteröffnung direkt ineinander über. Hierbei scheinen bei den Amphibien zwei Modifikationen vorzukommen, je nachdem der zum After werdende Urmundrest eine durchgängige Öffnung besaß oder durch Verlötung seiner Ränder geschlossen war. Im ersten Falle ist auch die Afteröffnung (Fig. 196 B) jederzeit durchgängig und stellt ein Epithelrohr dar, welches von außen direkt und unmittelbar, indem es das Mittelblatt durchbohrt, in den Enddarm führt. Im zweiten Falle (Fig. 196 C u. D) stoßen zwar in der Aftergegend äußeres und inneres Keimblatt infolge der Ablösung des Mittelblattes unmittelbar zusammen, bilden aber noch einen epithelialen Verschuß, 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

Zusammenhang löst, einmal an der Afterlippe von dem äußeren Keimblatt, an der Darmlippe vom Darmdrüsenblatt (Fig. 196 B). Die Leibessäcke haben sich dadurch allseitig abgeschnürt und geschlossen. Infolgedessen gehen erst jetzt äußeres und inneres Keimblatt an der Afteröffnung direkt in-

durchgängig, daß in der Mitte der epithelialen Verschlussmembran die Zellen auseinanderweichen.

Bei den übrigen Wirbeltieren 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 kaudaler Entodermstrang angelegt zu werden. Früher oder später bildet er sich bei allen Wirbeltieren 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 Urmundes zu bestehen aufgehört.

Über die Afterbildung bei den Säugetieren mögen hier noch einige genauere Angaben Platz finden. Schon bei Embryonen mit wenigen Rückensegmenten ist die erste Anlage des Afters nachzuweisen. Während am vorderen Ende des Primitivstreifens sich der Canalis neurentericus findet, bildet sich an seinem hinteren Ende die

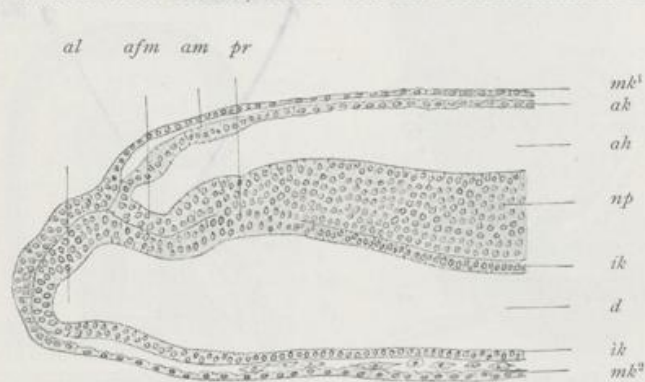


Fig. 197. Medianschnitt durch das hintere Ende eines 16 Tage alten Schafembryo mit fünf Paar Rückensegmenten. Nach BONNET.

al Allantois, afm Aftermembran, am Amnion, ah Amnionhöhle, ak äußeres Keimblatt und mk^1 mittleres Keimblatt, welches an der Amnionbildung beteiligt ist, np Übergang der Nervenplatte in den Primitivstreifen, pr Primitivrinne in der Gegend des Canalis neurentericus, ik Darmdrüsenblatt, mk^2 Darmfaserblatt, d Darmrohr.

Aftermembran aus, indem an einer kleinen Stelle das mittlere Keimblatt schwindet und Darmdrüsenblatt und Epidermis sich dicht aneinander legen, doch so, daß sie immer durch einen scharfen Kontur gegeneinander abgegrenzt bleiben (Fig. 197 afm). Die Afteranlage findet sich mithin ursprünglich ganz dorsalwärts am hinteren Ende des Embryo. Der zwischen ihr und dem Canalis neurentericus gelegene Teil des Primitivstreifens bildet sich wie bei den Amphibien zur Schwanzknospe um. Er tritt auf einem etwas späteren Stadium, als in Fig. 197 dargestellt ist, nach außen als ein kleiner Höcker hervor, welcher sich allmählich zum Säugetierschwanz verlängert (Fig. 198 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 Säugetieren zur Entwicklung eines kleinen, sich später rückbildenden Entodermstranges. Je mehr die Schwanzknospe nach außen hervortritt (Fig. 198 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. 198 ist sie zwischen der Schwanzknospe (*sch*) und der Anlage der Allantois (*al*) aufzufinden. Die Zerreiung der Aftermembran erfolgt relativ spt, bei Wiederkuern z. B. erst bei Embryonen, die lter als 24 Tage sind.

2. Die Entwicklung des Mundes. Bei allen Wirbeltieren bildet das uere Keimblatt an der unteren Seite der Kopfanlage, die anfnglich wie ein abgerundeter Hcker aussieht, eine kleine flache Grube (Fig. 199), die mit dem blinden Ende der Kopfdarmhhle (*kd*) zusammentrifft. Im Bereich der Grube stoen ueres und inneres Keimblatt zu einer dnnen Membran zusammen, welche seit REMAK als Rachenhaut (Fig. 199 *rh*) beschrieben wird. Durch ihr Einreien und unter Rckbildung der Fetzen, die unter dem Namen der primitiven Gaumensegel bekannt sind, wird die Kommunikation zwischen Mundbucht und Kopfdarmhhle hergestellt.

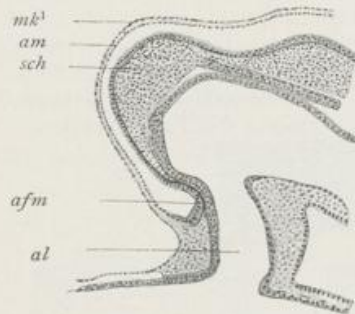


Fig. 198.

Fig. 198. Medianschnitt durch das Schwanzende eines 18 Tage alten Schafembryo mit 23 Segmentpaaren. Nach BONNET.

sch Schwanzknospe oder Endwulst, *am* Amnion, *mk¹* Hautfaserblatt desselben, *afm* Aftermembran, ventralwrts und nach vorn vom Endwulst gelagert, *al* Allantois.

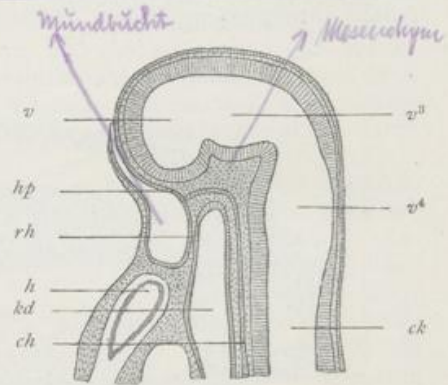


Fig. 199.

Fig. 199. Medianschnitt durch den Kopf eines 6 mm langen Kaninchenembryo. Nach MIHALCOVICS.

rh Rachenhaut, *hp* Stelle, von der aus sich die Hypophyse entwickelt, *h* Herz, *kd* Kopfdarmhhle, *ch* Chorda, *v* Ventrikel des Grohirns, *v³* dritter Ventrikel des Zwischenhirns, *v⁴* vierter Ventrikel des Hinter- und Nachhirns, *ck* Zentralkanal des Rckenmarks.

Bei allen amnioten Wirbeltieren zeigt der Eingang zur Mundbucht (Fig. 200 *mb*) eine sehr hnliche Form und erscheint als eine weite, fnfeckige Grube, die von fnf Wlsten umgeben wird, deren Kenntnis fr die Bildungsgeschichte des Gesichts von groer Wichtigkeit ist. Von ihnen ist ein Wulst unpaar, der Stirnfortsatz, ein breiter Hcker, der die Mundbucht von oben her begrenzt. Seine Entstehung hngt mit der Entwicklung des Zentralnervensystems zusammen, das bis an das vorderste Ende der Embryonalanlage reicht und sich hier selbst zu den Hirnblasen ausgebildet hat (Fig. 199 *v*). Auf einem Lngsdurchschnitt untersucht, schliet daher der Stirnfortsatz auf diesem Stadium eine weite, zum Nervenrohr gehrige Hhle ein und stellt eine Blase dar, die aus drei Schichten, aus der Epidermis, einer Mesenchymlage und aus der verdickten, epithelialen Wand des Nervenrohrs zusammen-

gesetzt wird. Primäre Mundhöhle und Gehirnanlage (Fig. 199) grenzen am Anfang der Entwicklung dicht aneinander, durch eine dünne Gewebsschicht getrennt, in deren Bereich sich später unter anderem auch die Schädelbasis anlegt.

Die vier übrigen Wülste (Fig. 200) 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 durch die Augennasenfurche getrennt, die in einem späteren Kapitel noch besprochen werden wird. Die Furche zieht in schräger Richtung nach oben und außen zu der Gegend des Gesichts, in welcher sich das Auge anlegt. Oberkiefer- und Unterkieferfortsätze grenzen sich voneinander durch einen Einschnitt ab, welcher dem Ort der späteren Mundwinkel entspricht. Beide Fortsätze jeder Seite bilden zusammen den häutigen Kieferbogen.

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, wie bei allen Amnioten in einer ziemlich übereinstimmenden Weise (Fig. 200, 201). Vom Epithel der Kopfdarmhöhle aus bilden sich tiefe Aussackungen, 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. 200, 201), so daß man innere, tiefere Schlundtaschen und äußere, mehr oberflächliche Schlund- oder Kiemenfurchen unterscheiden kann. Beide werden eine Zeitlang durch eine sehr dünne Verschlussmembran voneinander getrennt, die aus

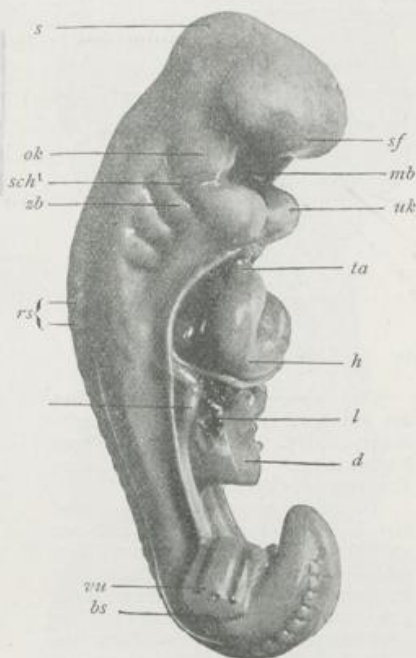


Fig. 200. Menschlicher Embryo der 3. Woche. Nach einem Modell von His. Die vordere Bauchwand und der Dottersack sind entfernt.

s Scheitelhöcker, *sf* Stirnfortsatz, *mb* Mundbucht, *ok* Oberkieferfortsatz, *uk* Unterkieferfortsatz, *zb* Zungenbeinbogen, *sch*¹ erste Schlundfurche, *rs* Rückensegmente, *ta* Truncus arteriosus, *h* Herz, *l* Leber, *d* Darm, am Übergang in den Ductus intestinalis abgeschnitten, *bs* Bauchstiel mit Vasa umbilicalia *vu*.

hinter dem Kieferbogen mehrere Schlundspalten auf jeder Seite des Rumpfes auf. Sie entwickeln sich bei den Selachiern, Teleostiern, Ganoiden und Amphibien, wie bei allen Amnioten in einer ziemlich übereinstimmenden Weise (Fig. 200, 201). Vom Epithel der Kopfdarmhöhle aus bilden sich tiefe Aussackungen, 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. 200, 201), so daß man innere, tiefere Schlundtaschen und äußere, mehr oberflächliche Schlund- oder Kiemenfurchen unterscheiden kann. Beide werden eine Zeitlang durch eine sehr dünne Verschlussmembran voneinander getrennt, die aus

zwei Epithelblättern, aus der Epidermis und dem Epithel der Kopfdarmhöhle, zusammengesetzt ist.

Die Substanzstreifen, welche zwischen den einzelnen Schlundtaschen liegen (Fig. 200, 201 u. 176), sind die häutigen Kiemen-, Schlund- oder Viszeralbögen.

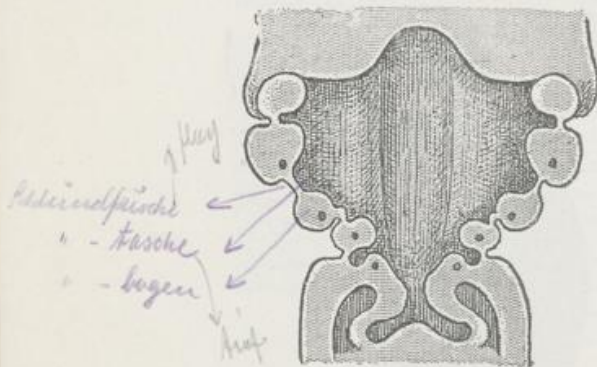


Fig. 201. Frontalkonstruktion des Mundrachenraums eines menschlichen Embryo (Bl, His) von 4,5 mm Nackenlänge. Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 30fach.

Das Bild zeigt vier äußere und vier innere Schlundfurchen mit den an ihrem Grunde gelegenen Verschlussplatten. In den durch die Furchen getrennten Schlundbögen sieht man die Querschnitte des zweiten bis fünften Schlundbogengefäßes. Infolge der stärkeren Entwicklung der vorderen Schlundbögen sind die hinteren schon etwas nach einwärts gedrängt.

haut ein oberflächliches, dichtes, kapillares 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 zueinander gestellte Kiemenblättchen, die aufs reichste mit Blutgefäßnetzen versorgt werden. Hiermit hat sich der vorderste, unmittelbar hinter dem Kopf gelegene Abschnitt des Darmkanals in ein für das Wasserleben berechnetes Atmungsorgan umgewandelt.

Bei den höheren, amnioten Wirbeltieren werden äußere und innere Schlundfurchen nebst den sie trennenden Schlundbögen, wie schon hervorgehoben wurde, zwar ebenfalls angelegt, doch entwickeln sie sich bei ihnen niemals zu einem wirklich funktionierenden Atmungsapparat; 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 die dünne, epitheliale Verschlussplatte zwischen den einzelnen Schlundbögen in der Tiefe der äußerlich sichtbaren Furchen erhält. In diesen Verhältnissen, sowie auch in den gleich zu erwähnenden Verschiedenheiten in der Zahl der Schlundbögen sprechen sich die einzelnen Stadien eines Rückbildungsprozesses aus, welchem der ganze Viszeralapparat in der Reihe der Wirbeltiere unterworfen ist.

Sie bestehen aus einer Achse, die dem mittleren Keimblatt und dem Mesenchym entstammt, und einem epithelialen Überzug, 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 usw. unterschieden.

Bei allen wasserbewohnenden, durch Kiemen atmenden Wirbeltieren reißt bald nach der Anlage der Furchen die dünne, epitheliale Verschlussplatte zwischen den Schlundbögen 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 Atmung verwandt werden. Es entwickelt sich jetzt zu beiden Seiten der Schlundspalten in der Schleim-

Die Anzahl der zur Anlage kommenden Schlundspalten ist in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere eine wechselnde. Die höchste Zahl treffen wir bei den Selachiern, bei denen sie sich auf sechs, bei wenigen Arten sogar auf sieben und acht beläuft. Bei Knochenfischen, Amphibien und Reptilien sinkt die Zahl auf fünf. Bei den Vögeln, den Säugetieren und beim Menschen (Fig. 200, 201 u. 176) werden nur vier angelegt. Wir können daher im allgemeinen sagen, daß von den niederen zu den höheren Wirbeltieren eine Reduktion 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. 200, 201.) Äußere und innere Furchen sind dann tief eingegraben und voneinander 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 konvergierende 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 gegeneinander zu verschieben (Fig. 202). „Ähnlich den Zügen eines Fernrohrs rücken sie“, wie His bemerkt, „in der Weise übereinander, 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. Infolge dieses ungleichen Wachstums, welches sich übrigens in ganz ähnlicher Weise auch bei Vogel- und Säugetierembryonen 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. 202 u. 203 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 all-

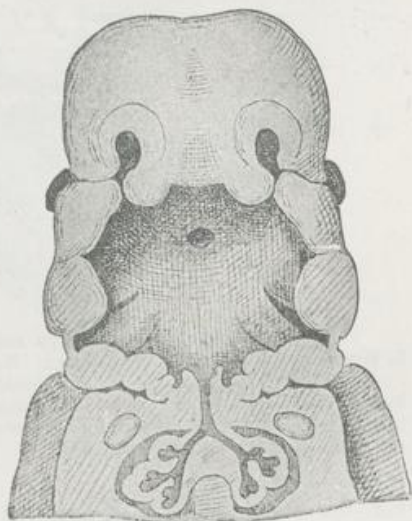


Fig. 202. Frontalkonstruktion des Mundrachenraums eines menschlichen Embryo (Rg, His) von 11,5 mm Nackenlänge. Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 12fach.

Der Oberkiefer ist perspektivisch, der Unterkiefer im Durchschnitt zu sehen. Die letzten Schlundbogen sind äußerlich nicht mehr zu sehen, da sie in die Tiefe der Halsbucht gerückt sind.

mählich 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

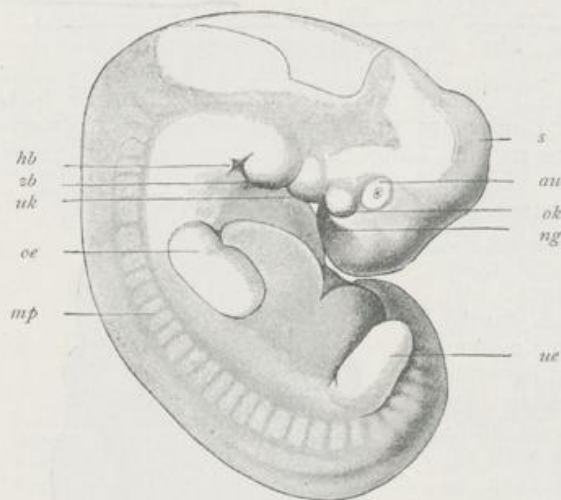


Fig. 203. Menschlicher Embryo aus der Mitte der 5. Woche von 9 mm Nackensteißlänge. Nach RABL.

s Scheitelhöcker, au Auge, ok Oberkiefer, uk Unterkiefer, zb Zungenbeinbogen, hb Halsbucht (Sinus cervicalis), ng Nasengrube, oe obere, ue untere Extremität, mp Muskelplatten (Rückensegmente).

seitlichen Leibeswand. Dadurch wird die Halsbucht, welche dem unter dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien gelegenen und die Kiemebogen bergenden Raum entspricht, zum Verschuß gebracht. Man vergleiche Fig. 201 mit Fig. 202 und Fig. 176 mit Fig. 203.

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 teilweise offen geblieben ist. Von hier kann beim Erwachsenen ein Weg noch in die Rachenhöhle führen, wenn sich abnormerweise 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. 147) an die dorsale Rumpfwand, mit der Chorda (*ch*) und den Rückensegmenten (*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 voneinander 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 und 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 Prozesses 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, hintereinander gelegene, ungleichwertige 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. 204 u. 205 Mg). Solche

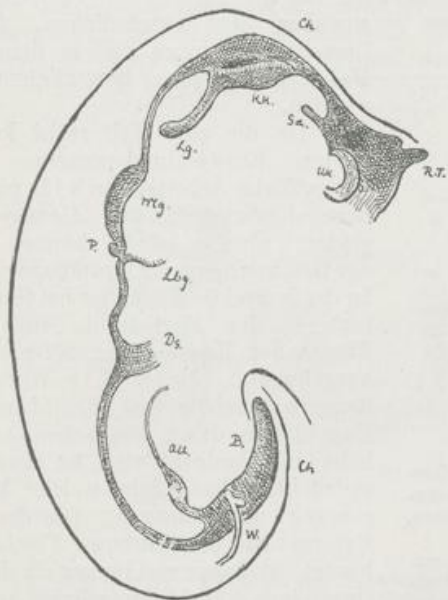


Fig. 204.

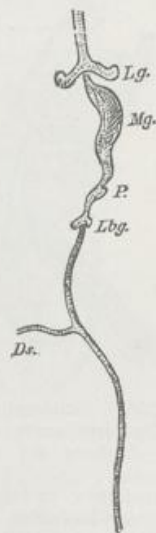


Fig. 205.

Fig. 204. Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo (R, His) von 5 mm Nackenlänge. Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 20fach.

RT RATHKESche Tasche, Uu Unterkiefer, Sd Schilddrüse, Ch Chorda dorsalis, Kk Kehlkopfengang, Lg Lunge, Mg Magen, P Pankreas, Lbg Lebergang, Ds Dottergang (Darmstiel), Au Allantoisgang, W WOLFFscher Gang mit hervortretendem Nierengang (Ureter), B Bursa pelvis.

Fig. 205. Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo (Bl, His) von 4,25 mm Nackenlänge. Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 30fach.

Lg Lunge, Mg Magen, P Pankreas, Lbg Lebergänge, Ds Dottergang (Darmstiel).

Befunde erhält man bei menschlichen Embryonen der 4. Woche. Das ganze embryonale Eingeweiderohr läßt jetzt fünf hintereinander 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 drei vordersten Abschnitte findet sich in der ganzen Länge des Darmes ein Gekröse (Mesenterium) (Fig. 206 ms); sein zum Magen gehender Teil wird noch besonders als Mesogastrium unterschieden. Ein solcher Zustand erhält sich bei

manchen Fischen und Amphibien dauernd. Auch beim erwachsenen Tier durchsetzt der Darm die Leibeshöhle in schwach gekrümmtem Verlauf. Der Magen erscheint an ihm als eine spindelförmige Erweiterung.

Eine Änderung wird bei allen höheren Wirbeltieren herbeigeführt durch ein mehr oder minder beträchtliches Längenwachstum des Darmes, 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. Jene sind mit einem kurzen Mesenterium befestigt und daher minder beweglich, diese haben ihr Aufhängeband bei der Lageveränderung zu einer

zuweilen ganz ansehnlichen, dünnen Lamelle ausgezogen und in demselben Maße eine größere Beweglichkeit gewonnen.

Da die zum Teil recht komplizierten Entwicklungsprozesse 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. 206 *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 Magen- eingang und -ausgang (Cardia und Pylorus) an der hinteren Fläche verbindet, ist daher viel länger als die entsprechende Verbindungslinie an der vorderen Fläche. Diese wird zur kleinen Curvatur (*kc*), jene ist die spätere große Curvatur (*gc*), an welcher sich zugleich das Magengekröse (*mg*) ansetzt.

Der auf den Magen folgende Abschnitt hat sich infolge stärkeren Längenwachstums in einzelne Windungen gelegt. Von dem Pylorus

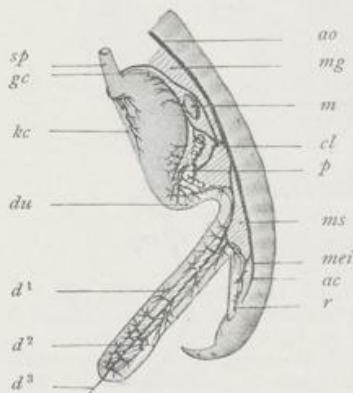


Fig. 206. Schematische Darstellung des Darmkanals eines sechs-wöchigen Embryo des Menschen. Nach TOLDT.

sp Speiseröhre, *kc* kleine Curvatur, *gc* große Curvatur, *du* Duodenum, *d¹* Teil der Schleife, der zum Dünndarm wird, *d²* Teil der Schleife, der zum Dickdarm wird und mit dem Coecum beginnt, *d³* Abgangsstelle des Dottergangs, *mg* Mesogastrium, *ms* Mesenterium, *m* Milz, *p* Pankreas, *r* Mastdarm, *ao* Aorta, *cl* Coeliaca, *mei* Mesenterica inferior, *ac* Aorta caudalis.

wendet sich das Darmrohr (Fig. 206 *du*) erst eine kleine Strecke nach rückwärts bis nahe an die Wirbelsäule heran, biegt hier scharf um und beschreibt eine große Schleife, deren Konvexität nach vorn und abwärts nach dem Nabel zu gerichtet ist. Die Schleife besteht aus zwei ziemlich parallel und nahe beisammen verlaufenden Schenkeln (*d¹* und *d²*), zwischen welchen sich das mit in die Länge ausgezogene Mesenterium (*ms*) ausspannt. Der eine Schenkel (*d¹*) liegt vorn und steigt nach abwärts, der andere (*d²*) 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 Übergangsstelle des ab- und aufsteigenden Schenkels oder der Scheitel der Schleife ist in den mit einer Aushöhlung

versehenen Anfangsteil der Nabelschnur eingebettet, wo er durch den in Rückbildung begriffenen Dottergang (d^3) mit dem Nabelbläschen zusammenhängt. In einiger Entfernung vom Ursprung des Dotterganges bemerkt man am aufsteigenden Schenkel eine kleine Erweiterung und Ausbuchtung (d^2). Sie entwickelt sich weiterhin zum Blinddarm und deutet somit die wichtige Stelle an, an welcher sich Dünn- und Dickdarm gegeneinander abgrenzen.

Infolge der ersten Faltungen lassen sich jetzt schon vier, später noch deutlicher gesonderte Darmteile 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^1) nebst dem Scheitel der Schleife liefert den Dünndarm, der hintere aufsteigende Schenkel entwickelt sich zum Dickdarm (d^2) und das zum letztenmal wieder umbiegende Endstück zum S Romanum und Mastdarm (r).

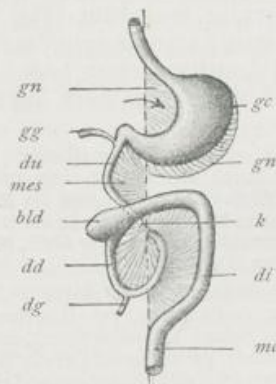


Fig. 207.

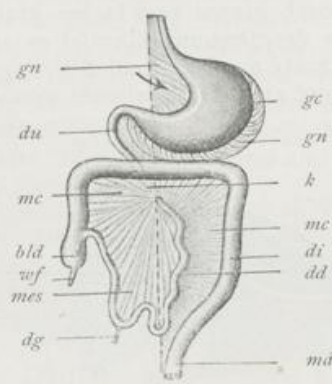


Fig. 208.

Fig. 207 u. 208. Schemata der Entwicklung des menschlichen Darmkanals und seines Gekröses. Fig. 207 früheres, Fig. 208 späteres Stadium.

gn Großer Netzbeutel, der sich aus dem Mesogastrium (Fig. 206 *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, *mc* 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.

Bei Embryonen des dritten und der folgenden Monate finden wichtige Lageveränderungen am Magen und an der Darmschleife in Zusammenhang mit einem weiter vor sich gehenden Längenwachstum 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. 207 u. 208). Einmal geht seine Längsachse, welche den Magenmund (Cardia) mit dem Pförtner (Pylorus) verbindet und anfangs der Wirbelsäule parallel gerichtet ist, infolge 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 Pförtner 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. Infolgedessen kommt die große Curvatur nach abwärts, die kleine nach oben zu liegen. Von den Lageveränderungen wird auch das Endstück der Speiseröhre mit betroffen, welches ebenfalls eine spirale Drehung erleidet, so daß die ursprünglich linke zur vorderen Seite wird. Es 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 linke sich an der Vorderfläche des Magens, der rechte 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 direkt zu der jetzt noch nach hinten gerichteten großen Kurvatur ausspannt (Fig. 206). Infolge 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

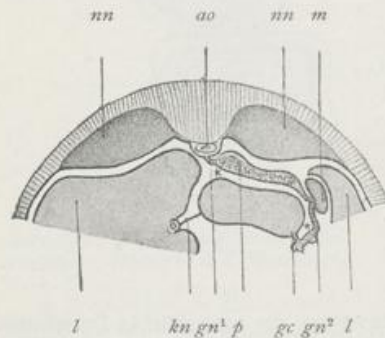


Fig. 209. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf eines menschlichen Embryo in der Gegend des Magens mit seinem Mesogastrium, um die Bildung des Netzbeutels am Anfang des 3. Monats zu zeigen. Nach TOLDT.

n Nebenniere, ao Aorta, l Leber, m Milz, p Pankreas, gn¹ Ursprung des großen Netzes (Mesogastrium) an der Wirbelsäule, gn² der an die große Magenkurvatur (gc) sich ansetzende Teil des großen Netzes, kn kleines Netz, gc große Curvatur des Magens, * Vorraum und Höhle des großen Netzbeutels.

nach unten, um sich an der großen Kurvatur anzusetzen; es nimmt eine Form und Lage an, von welcher sich der Leser leicht eine richtige Vorstellung bilden wird, wenn er das Schema 207 mit dem Querschnittsbild Fig. 209 kombiniert. Auf diese Weise kommt ein von der übrigen Leibeshöhle abgesonderter Raum, der große Netzbeutel (Bursa omentalis, Fig. 209 **) zustande, der seine Öffnung nach der rechten Körperseite zugekehrt hat und dessen vordere Wand vom Magen, dessen hintere und untere Wand vom Magengekröse (gn², gn¹) gebildet wird. In den schematischen Fig. 207 u. 208 wird der Eingang in den Netzbeutel durch die Richtung des Pfeiles angedeutet.

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 nebeneinander zu liegen. Dann schlägt sich der letztere, welcher zum Dickdarm wird (Fig. 207), über den ersteren in schräger Richtung herüber und kreuzt den Anfangsteil des Dünndarmes (k) in querer Richtung. Beide Teile, namentlich aber der Dünndarm, fahren am Ende des zweiten Monats fort, stark in die Länge zu wachsen und sich in Windungen zu legen.

Hf für
Lungen!

Hierbei gerät der Anfangsteil des Dickdarmes oder das Coecum, das im 3. Monat bereits einen sichelförmig gebogenen Wurmfortsatz erkennen läßt (Fig. 207 *bl*), ganz auf die rechte Seite des Körpers nach oben unter die Leber; von hier läuft sein Anfangsstück in querer 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 im Dickdarm das Coecum, das *Colon transversum* und *C. descendens* unterscheidbar. Ein *Colon ascendens* fehlt noch. Dasselbe bildet sich erst in den folgenden Monaten (Fig. 208) 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 Übergangsstelle des Dünn- und Dickdarmes dar. Frühzeitig zeigt er eine ungleichmäßige Entwicklung (Fig. 208 *bl*). Das oft mehr als die Hälfte der Länge umfassende Endstück bleibt im Wachstum 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 abgegrenzt 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 infolge seines beträchtlichen Längenwachstums in immer zahlreichere Schlingen (Fig. 208).

Ursprünglich sind alle Darmabschnitte vom Magen an durch ein gemeinsames Gekröse (*Mesenterium commune*) mit der Lendenwirbelsäule frei beweglich verbunden (Fig. 207 u. 208). Das Gekröse ist natürlicherweise 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 Säugetieren, wie bei Hund, Katze usw. Beim Menschen aber wird vom 4. Monat an die Anordnung des Gekröses eine viel kompliziertere, dadurch daß Verklebungs- und Verwachsungsprozesse einzelner Abschnitte der Gekröslamelle mit angrenzenden Partien des Bauchfells, sei es von der hinteren Bauchwand, sei es von benachbarten Organen, stattfinden. Sie betreffen das Aufhängeband des Duodenum (Fig. 210 *D*), das *Mesoduodenum* und das Aufhängeband des Dickdarmes, welches in der ersten Hälfte der Embryonalentwicklung stets vorhanden ist.

Das Duodenum (Fig. 210 *D*) legt sich, die bekannte hufeisenförmige Krümmung beschreibend, mit seinem Gekröse (*Mesoduodenum*), in welches der Anfang der Bauchspeicheldrüse (*p*) eingeschlossen ist, breit an die hintere Rumpfwand an und verschmilzt mit ihrem Bauchfell in ganzer Ausdehnung (Fig. 211 u. 212 *D*); aus einem beweglichen ist es zu einem unbeweglichen Darmteil geworden.

Der Dickdarm besitzt noch im 3. Monat ein sehr langes, von der Wirbelsäule ausgehendes Aufhängeband (Fig. 208 *mc* u. 210 *Mesocolon*), welches nichts anderes als ein Teil des gemeinsamen Darm-

gekröses ist und als Mesocolon (*mc*) besonders unterschieden wird. Infolge 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 dem Duodenum und der hinteren Rumpfwand, gewinnt dadurch eine neue, von links nach rechts verlaufende, sekundäre Ansatzlinie (Fig. 211 Mesocolon transversum) und erscheint so als ein vom gemeinsamen Darmgekröse abgelöster Teil. Das Colon transversum (Fig. 211 u. 212) mit seinem Mesocolon trennt jetzt die Leibeshöhle in einen oberen Teil, welcher Magen, Leber, Duodenum und Pankreas einschließt, und in einen unteren, die Dünndärme bergenden Abschnitt. So erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte der auffällige Befund, daß 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. 208 *k* u. 211 *D*).

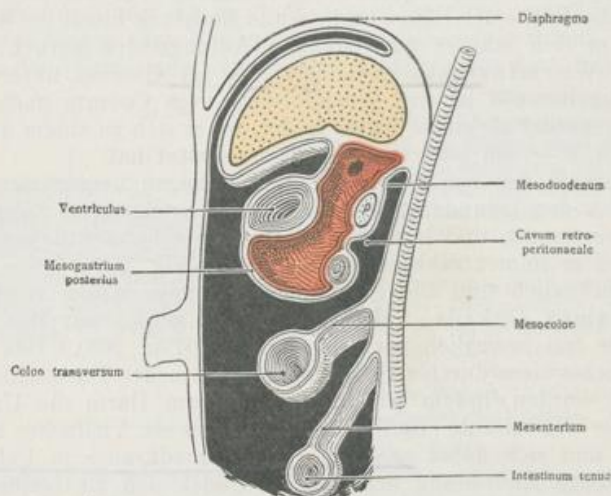


Fig. 210. Entwicklung des Netzbeutels (*Bursa omentalis*) beim menschlichen Embryo. Schematischer Medianschnitt durch das Abdomen. Nach KOLLMANN. *P* Pankreas, *D* Duodenum. Die Leber hat einen gelben, der Netzbeutel einen roten Farbton in den Figuren 210–212 zu erhalten.

Auch am Aufhängeband vom Coecum und vom auf- und absteigenden Schenkel des Dickdarmes tritt eine Verwachsung mit dem Bauchfell der Rumpfwand bald in mehr, bald in minder ausgedehnter Weise ein. Es sitzen daher die genannten Darmteile 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 S. 208 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 Magencurvature (Fig. 208, 209 u. 210), an welche er sich ansetzt; aber

schon vom 3. Monat an vergrößert er sich und legt sich über die unterhalb des Magens befindlichen Eingeweide herüber, zuerst über das Colon transversum (Fig. 211), dann über die gesamten Dünndärme.

Der Beutel besteht, soweit er sich nach abwärts ausgedehnt hat, aus zwei dicht übereinander befindlichen, durch einen sehr geringen Zwischenraum getrennten Lamellen, die an seinem unteren Rand ineinander umbiegen. Von diesen ist die oberflächliche, der vorderen Bauchwand zugekehrte Lamelle an der Magencurvatur befestigt, die hintere, den Därmen aufliegende Lamelle findet an der Wirbelsäule ihren ursprünglichen Ansatz und schließt hier den Hauptteil des Pankreas ein (Fig. 209 *p* u. Fig. 210 *P*). In diesem Zustand erhält sich der große Netzbeutel bei manchen Säugetieren (Hund). Beim Menschen beginnt er schon vom 4. Embryonal-

monat an Verwachsungen einzugehen (Fig. 211 u. 212). Die hintere Netzlamelle legt sich in großer Ausdehnung auf der linken Körperseite der hinteren Bauchwand an und verschmilzt mit ihr, so daß ihre

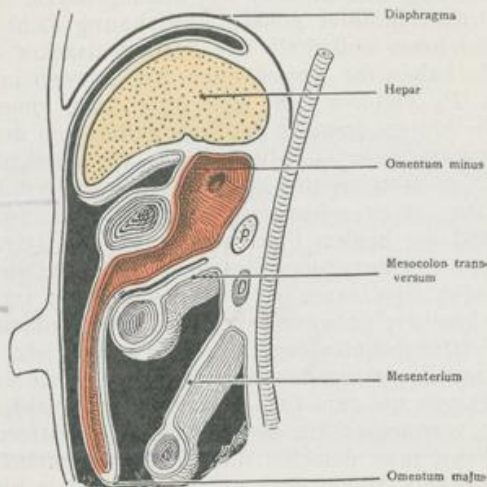


Fig. 211. Schematisierter Medianschnitt durch das Abdomen eines menschlichen Foetus vom 5. Monat, um das Verhalten der Mesenterien in nahezu vollendetem Zustand darzustellen. Nach KOLLMANN.

P Pankreas, *D* Duodenum.

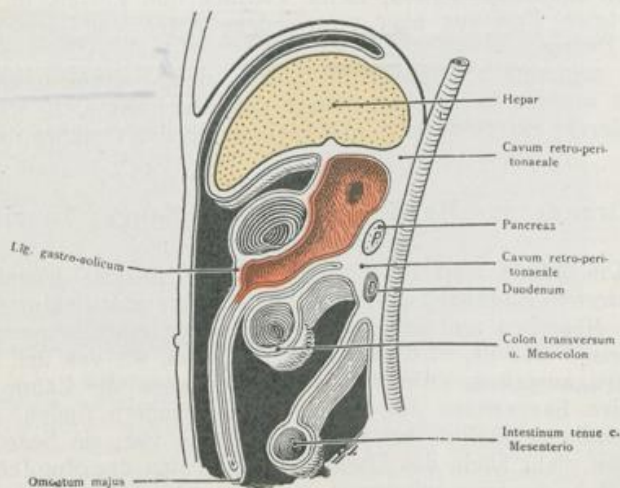


Fig. 212. Schematisierter Medianschnitt durch das Abdomen eines erwachsenen Menschen, um die letzten Veränderungen des Mesenteriums darzustellen. Nach KOLLMANN.

P Pankreas, *D* Duodenum.

*Mesenterium per
peritoneales bei
peritoneales*

Anheftungslinie an der Wirbelsäule seitlich auf den Ursprung des Zwerchfells rückt (Lig. phrenico-lienale). In diese Verwachsung wird auch das Mesenterium vom Duodenum und vom Pankreas (vgl. Fig. 210 mit Fig. 211 u. 212) mit hineingezogen. Infolgedessen kommen beide Organe in ihrer ganzen Ausdehnung dicht an die hintere Rumpfwand, gleichsam außerhalb des Peritonealsackes zu liegen (Fig. 212 *D* u. *P*); sie haben ihr ursprünglich frei bewegliches Mesenterium (Fig. 210 *D* u. *P*) verloren und eine feste Lage eingenommen. — Ferner gleitet die hintere Lamelle des Netzbeutels von der hinteren Rumpfwand nach abwärts über die obere Fläche des Mesocolon (Fig. 211) und über das Colon transversum herüber und geht mit beiden Verlötungen ein, mit dem ersten schon im 4. Embryonalmonat. Zur Zeit der Geburt sind die beiden Platten des über die Därme herübergewucherten Abschnittes des großen Netzbeutels, wie bei vielen Säugetieren, durch einen engen Spaltraum getrennt (Fig. 211); im 1. und 2. Lebensjahr verschmelzen sie gewöhnlich zu einer einfachen Platte, in welcher sich Fetttrübchen ablagern (Fig. 212). Von jetzt ab wird der Teil der vorderen Lamelle des großen Netzbeutels, welcher von der großen Curvatur des Magens bis zum Colon transversum reicht, mit dessen vorderer Fläche er verwachsen ist, als Ligamentum gastrocolicum (Fig. 212) bezeichnet. Wenn man dasselbe durchschneidet, kommt man von vorn in die so eröffnete Höhle des großen Netzbeutels hinein.

III. Entwicklung der einzelnen Organe des Eingeweiderohrs.

Das einfache Längenwachstum, auf welches die eben besprochenen Schlingenbildungen zurückzuführen sind, ist nur ein und zwar keineswegs das hauptsächlichste Mittel, durch welches die Oberfläche des Darmes vergrößert wird. Einen viel beträchtlicheren Zuwachs erfährt seine Oberfläche dadurch, daß die ursprünglich glatte Epithelschicht Ausstülpungen und Einstülpungen bildet, nach dem Hohlraum des Darmes 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 entwickelt werden, bespreche ich nach den Abschnitten, in welche das Eingeweiderohr eingeteilt 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 Säugetieren in einer keineswegs einfachen Weise vollzieht, wird verständlicher, wenn wir von den niederen Wirbeltieren ausgehen. Denn bei ihnen kommen die Zähne, welche sich bei den Säugetieren 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 aneinander gereiht, über die ganze Haut und verwandeln sie dadurch, wie bei den Selachiern, in einen kräftigen und zugleich biegsamen Panzer.

*Placidschuppe
mit Dentin-
kapseln d. Kieferzähne*

Die Zähne sind, wie ihre Entwicklung bei niederen Wirbeltieren 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 kleine, zellenreiche Papillen auf der sonst glatten Oberfläche der Lederhaut, die vom embryonalen Mesenchym abstammt, und dringen in die dicke Epidermis hinein (Fig. 213 *zp*), welche hierauf ebenfalls eine auf die Zahnbildung hinzielende Veränderung erfährt; denn ihre, die Papille unmittelbar überziehenden Zellen wachsen zu sehr langen Zylindern aus und stellen ein Organ dar, welchem die Abscheidung des Schmelzes obliegt, die sogenannte Schmelzmembran (Fig. 213 *sm*). Durch weiteres Wachstum nimmt hierauf die ganze Anlage eine Form an, welche dem späteren Hartgebilde entspricht (Fig. 214).

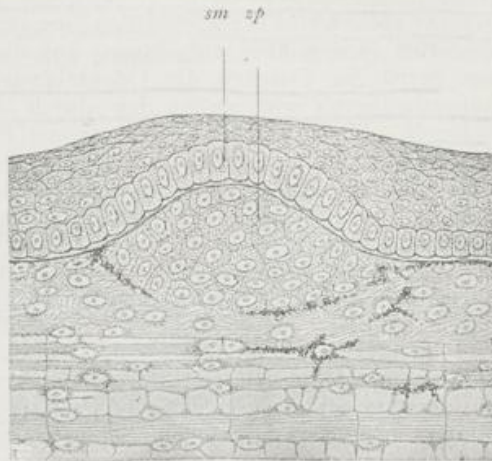


Fig. 213. Jüngste Anlage eines Hautzahns (einer Placoidschuppe) eines Selachier-Embryo. Nach HERTWIG.
zp Zahnpapille, *sm* Schmelzmembran.

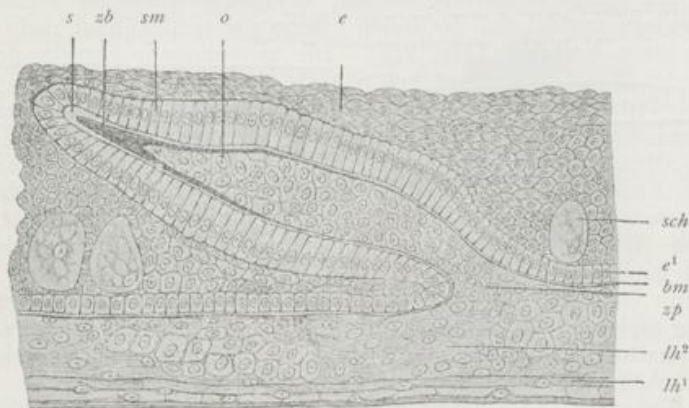


Fig. 214. Längsdurchschnitt durch eine ältere Anlage eines Hautzahns eines Selachier-Embryo. Nach HERTWIG.

e Epidermis, *e*¹ unterste Schicht kubischer Epidermiszellen, *sch* Schleimzellen, *lh*¹ aus Bindegewebslamellen zusammengesetzter Teil der Lederhaut, *lh*² oberflächliche Schicht der Lederhaut, *zp* Zahnpapille, *o* Odontoblasten, *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran, *bm* Basalmembran.

Nun beginnt der Verknöcherungsprozeß. 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. ^{fertig} Gleichzeitig beginnt auch die Schmelzmembran (*sm*) ihre abscheidende Tätigkeit 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, auf die Zahnbeinkappe von innen her durch die Tätigkeit der Odontoblasten neues Zahnbein, auf den Schmelzüberzug von außen her durch die Schmelzmembran 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*²) ablagern und eine Art von Bindegewebsknochen, das Zahnzement, 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 Zement nimmt aus dem Bindegewebe der Umgebung durch direkte 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, deren Zylinderzellen bei der Abscheidung des Schmelzes immer niedriger und schließlich zu platten Schüppchen werden, geht zugrunde, wenn sie ihre Aufgabe erfüllt hat.

Von dem eben beschriebenen, einfachen Bildungsmodus weichen bei den Selachiern die Zähne, welche, an den Kieferrändern 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. 215). Die zahnbildende Strecke des Epithels der Mundschleimhaut hat sich als eine Leiste an der Innenfläche des Kieferbogens 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 Wucherungsprozesse 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 tierischen Formbildung schon oft zu beobachten Gelegenheit hatten, treten Teile 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 Bildungsprozeß der Zähne derselbe wie auf der freien Hautoberfläche. An ihrer äußeren Seite, die dem Kieferknorpel (*k*) zugewandt ist, entwickeln sich zahlreiche, neben- und hintereinander gelegene Papillen (*zp*); sie wachsen wie die Hautpapillen in die Epidermis, so in das eingestülpte Epithel hinein. 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 Funktion 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, wie überhaupt bei den niederen Wirbeltieren, während ihrer ganzen Lebensdauer statt; er ist ein unbeschränkter, indem sich immer wieder neue Papillen in der Tiefe der Zahnleiste anlegen (polyphyodont). Im Gegensatz hierzu ist der Zahnwechsel bei den

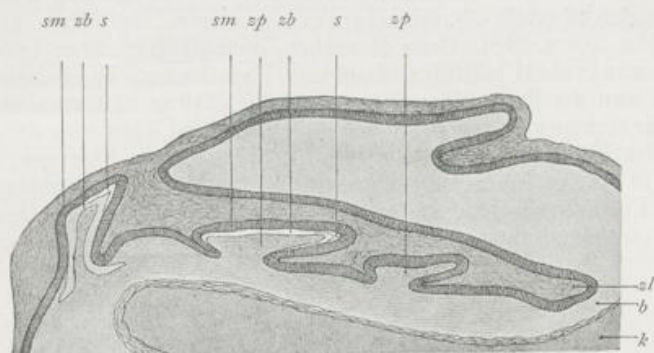


Fig. 215. Querschnitt durch den Unterkiefer eines Selachier-Embryo mit Zahnanlagen. Nach HERTWIG.
k Unterkieferknorpel, *zl* Zahnleiste, *zp* Zahnpapille, *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran, *b* bindewebiger Teil der Schleimhaut.

höheren Wirbeltieren ein beschränkter und findet bei den meisten Säugetieren überhaupt nur einmal statt. Es werden an der Leiste hintereinander zwei Anlagen gebildet (diphyodont), eine für die Milchzähne und eine für die bleibenden Zähne.

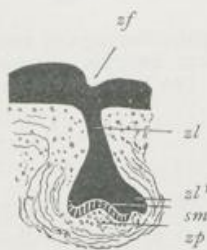


Fig. 216.



Fig. 217.

Fig. 216 u. 217. Zwei Stadien in der Entwicklung der Zähne der Säugetiere. Schematische Durchschnitte.
zf Zahnfurche, *zl* Zahnleiste, *zl¹* unterster Teil der Zahnleiste, an welchem sich die Anlagen der Ersatzzähne bilden, *zp* Zahnpapille, *sm* Schmelzmembran, *sp* Schmelz-
 pulpa, *se* äußeres Epithel des Schmelzorgans, *zs* Zahnsäckchen, *k* knöcherner Zahn-
 alveole.

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 Säugetierembryonen (Fig. 216), eine Leiste (*zl*) (der Schmelzkeim älterer Autoren) in das zellenreiche, embryonale Bindegewebe hinein. Der Ort, von dem aus sie in die Tiefe geht (Fig. 216 u. 217), wird äußer-

lich 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 die Epithelzellen an der nach außen gewandten Seite der Leiste an einzelnen Stellen zu wuchern und in unregelmäßigen Abständen voneinander so viele Verdickungen zu erzeugen, als Zähne entstehen sollen (Fig. 216 u. 218). Beim Menschen, dem 20 Milchzähne zukommen, beträgt ihre Anzahl je 10 im Ober- und Unterkiefer. Die Verdickungen nehmen nun die Form einer Kappe an (Fig. 217 u. 219) und lösen sich (beim Menschen von der 14. Woche an) nach und nach von der Außenfläche der Epithelleiste (*zl*) ab, mit Ausnahme eines Stranges, 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.

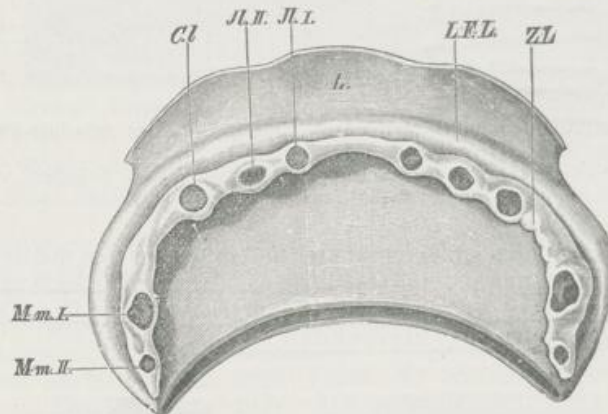


Fig. 218. Abbildung eines Wachmodells vom Epithelüberzug und von der Zahnleiste des Oberkiefers eines 4 cm langen menschlichen Embryo. Ansicht von der dem Bindegewebe zugekehrten Fläche des Epithels. Das Bindegewebe ist nicht mit dargestellt. Vergr. $12\frac{1}{2}$ fach. Nach Röse.

Z.L. Zahnleiste, L.F.L. Lippenfurchenleiste, L. Lippe, J.I. u. II. Milchincisiven, C.I. Milchcanin, Mm.I. u. II. Milchmolaren.

Während der Veränderungen am Epithel ist auch das benachbarte Bindegewebe nicht untätig geblieben (Fig. 216 u. 217). An der Basis jedes Schmelzorgans geraten die Bindegewebszellen in lebhaftere Wucherung 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 eben dadurch die Form einer Kappe erhält. Darauf differenzieren sich in beiden Anlagen, soweit sie aneinander grenzen, die besonderen Schichten, von welchen die Bildung des Zahnbeins und des Schmelzes ausgeht; auf der Oberfläche der Papille (Fig. 217 *zp*) nehmen die Zellen Spindelform 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 Zylindern um und wird zur Schmelzmembran (*sm*) (Membrana adamantina). Diese wird an der

Basis der Papille allmählich niedriger und geht hierauf in eine Lage mehr kubischer Elemente (*sc*) über, welche die Oberfläche der Kappe gegen das Bindegewebe der Umgebung abgrenzt. Zwischen beiden Zellenlagen (dem äußeren und dem inneren Epithel KÖLLIKERS) machen die übrigen Epithelzellen eine eigentümliche Metamorphose durch und liefern eine Art Gallertgewebe, die Schmelzpulpa (Fig. 217 *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 untereinander verbunden sind. Die Schmelzpulpa ist im 5.—6. Monat am reichlichsten entwickelt und nimmt dann bis zur Geburt in demselben Maße wieder ab, als sich die Zähne vergrößern.

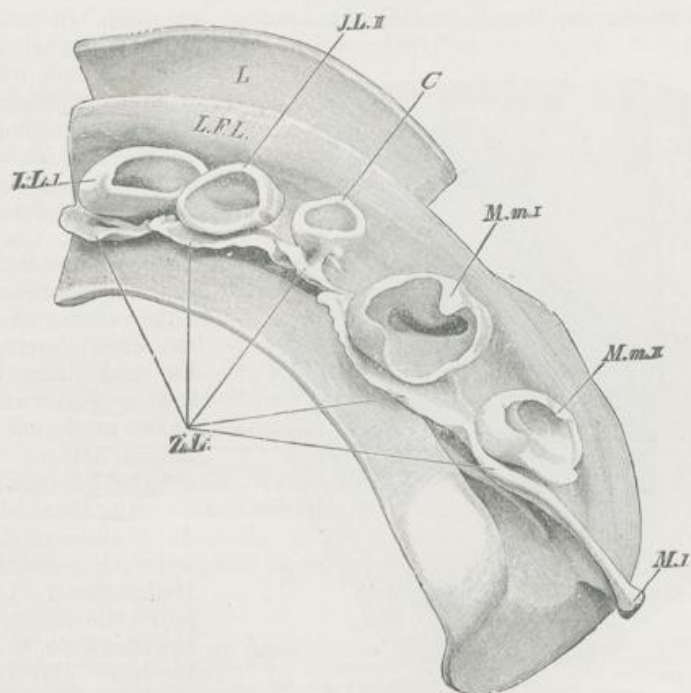


Fig. 219. Abbildung eines Modells der durch Epithelwucherung entstandenen Teile der Zahnanlagen aus der linken Unterkieferhälfte eines 18 cm langen menschlichen Embryo. Nach RÖSE. Vergr. $12\frac{1}{2}$ fach.

M.I. Anlage des ersten bleibenden Molaren. Andere Bezeichnungen wie in Fig. 218.

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. 217 *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. 220). Es wird von den Odontoblasten (*o*) oder Elfenbeinzellen ein Zahnbeinkäppchen (*zb*) ausgeschieden,

welches gleichzeitig von seiten der Schmelzmembran (*sm*) einen dünnen Überzug von Schmelz (*s*) erhält; hierauf lagern sich auf die ersten Schichten immer neue ab, bis die Zahnkrone fertig ist. Unter dem Druck der letzteren atrophiert die Schmelzpulpa (*sp*), die beim Neugeborenen nur noch einen dünnen Überzug bildet. Die Papille (*zp*) wandelt sich in ein gallertiges, Blutgefäße (*g*) und Nerven enthaltendes Bindegewebe um, sie füllt als sogenannte Pulpa die Zahnhöhle aus. Je größer die ganze Anlage wird, um so mehr hebt sie das die Kieferränder 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 Zement, entsteht. Soweit nämlich das Elfenbein keinen Überzug von Schmelz empfangen hat, beginnt das angrenzende Bindegewebe des Zahnsäckchens (*zs*), nachdem der Durchbruch der Zähne erfolgt ist, zu verknöchern und ein echtes Knochengewebe zu liefern, welches an SHARPEYSchen Fasern reich ist und dadurch zur festeren Verbindung der Zahnwurzel mit ihrer bindegewebigen Umgebung beiträgt.

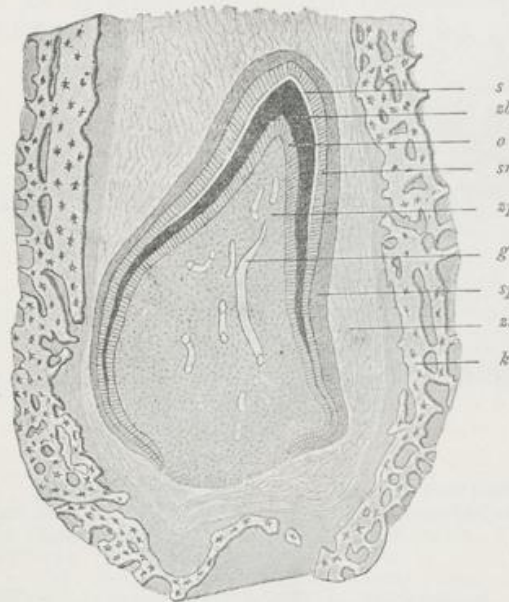


Fig. 220. Durchschnitt durch die Zahnanlage eines jungen Hundes. Nach HERTWIG.

k Knöchernen Zahnalveole, *sp* Zahnpapille, *g* Blutgefäß, *o* Odontoblastenschicht (Elfenbeinmembran), *zb* Zahnbein, *s* Schmelz, *sm* Schmelzmembran, *zs* Zahnsäckchen, *sp* Schmelzpulpa.

äußeren Schneidezähne erscheinen im 7.—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 Augenzähne das Zahnfleisch durchbrechen. Zuletzt erfolgt im 20. bis 24. Monat der Durchbruch der hinteren Backzähne, der sich aber auch bis ins 3. Lebensjahr verzögern kann.

Außerordentlich frühzeitig, von der 17. Woche an, nehmen die Anlagen der Ersatzzähne neben denen der Milchzähne gleich-

lich das Elfenbein keinen Überzug von Schmelz empfangen hat, beginnt das angrenzende Bindegewebe des Zahnsäckchens (*zs*), nachdem der Durchbruch der Zähne erfolgt ist, zu verknöchern und ein echtes Knochengewebe zu liefern, welches an SHARPEYSchen Fasern reich ist und dadurch zur festeren Verbindung der Zahnwurzel mit ihrer bindegewebigen Umgebung beiträgt.

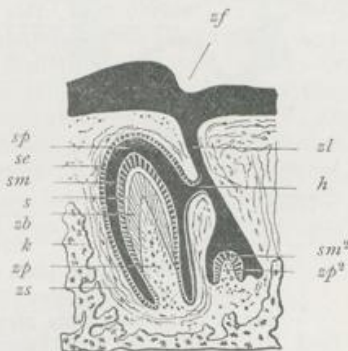
Der Durchbruch der Zähne erfolgt gewöhnlich in der zweiten Hälfte des 1. Lebensjahres mit einer gewissen Regelmäßigkeit. Zuerst brechen die inneren Schneidezähne des Unterkiefers im 6.—8. Monat durch; hierauf folgen nach einigen Wochen diejenigen des Oberkiefers nach. Die

falls von der Epithelleiste ihren Ursprung. Letztere ist nämlich 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. 216 u. 217 zl^1). Hier treten alsbald nahe der Kante der Leiste (Fig. 221 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).

Die Epithelleiste, an welcher somit alle Milch- und bleibenden Zähne nacheinander ihren Ursprung genommen haben, wird von der 17. Woche an durch Wucherungen des Bindegewebes, zunächst im Bereich der Schneidezähne, hier und da durchbrochen und allmählich in eine siebartig durchlöchernte Platte umgewandelt (RÖSE).

Fig. 221. Schematischer Durchschnitt zur Entwicklung der Milchzähne und der bleibenden Zähne der Säugetiere. Drittes, an Fig. 217 u. 218 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 Verknöcherung der zweiten Zahngeneration nimmt etwas vor der Geburt ihren Anfang. Es verknöchern zunächst die ersten großen Backzähne, hierauf folgen im 1. und 2. Lebensjahre die Schneidezähne, Eckzähne usw. nach. Im 6. Lebensjahre sind daher gleichzeitig 48 verknöcherte Zähne, und zwar 20 Milchzähne und 28 bleibende Zahnkronen, sowie vier 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 anheimfallen. Man erhält hier genau dieselben Bilder wie beim Schwund des Knochengewebes, worüber die eingehenden Untersuchungen KÖLLIKERS 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, da sie den Zusammenhang mit den tieferen Bindegewebsschichten verlieren. Schließlich werden sie dadurch, daß die bleibenden Zähne unter Ausbildung ihrer Wurzeln aus den

Kieferhöhlen hervorbrecen, 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 Hervorbrecen ganz unterbleibt.

2. Die Zunge entsteht nach den Untersuchungen von His bei menschlichen Embryonen aus einer vorderen und einer hinteren Anlage (Fig. 222). Die vordere Anlage (*T. imp.*) erscheint sehr

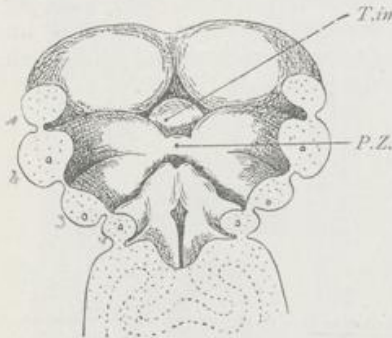


Fig. 222.

Fig. 222. Mundboden eines menschlichen Embryo. Nach W. His. *T. imp.* Tuberculum impar (vordere Zungenanlage), *P.Z.* hintere Zungenanlage.

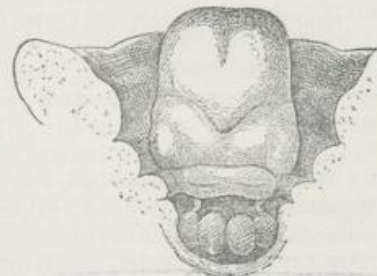


Fig. 223.

Fig. 223. Zunge eines menschlichen Embryo von ca. 20 mm Nackenlänge. Nach His, Menschliche Embryonen.

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 (Fig. 223). Auf ihr erheben sich am Anfang des 3. Monats (His, Kölliker, Hintze) bereits schon einzelne Papillen. Die hintere Anlage (Fig. 222 *P.Z.*) geht in die von Papillen freie, dagegen mit Balgdrüsen reichlich versehene Zungenwurzel über. Sie entwickelt sich aus zwei Wülsten in der Gegend, wo der zweite und dritte Schlundbogen in der Medianebene zusammentreffen. Vordere und hintere Anlage (Fig. 223) 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.

später:
sulcus terminalis

folliculi linguales

Die Balgdrüsen der Zunge entwickeln sich bei menschlichen Embryonen des 8. Monats. In der Umgebung der Ausführungsgänge einzelner

Schleimdrüsen wandern aus den Venen Leukozyten in allmählich steigender Menge in das fibrilläre Bindegewebe ein und verwandeln es in retikuläre Bindesubstanz (STÖHR).

3. Die Anlage der Gaumentonsille, **Tonsilla palatina**, läßt sich schon bei sehr jungen menschlichen Embryonen am Anfang des 3. Monats in einer kleinen Vertiefung (Sinus tonsillaris) erkennen, die, zwischen zweitem und drittem Schlundbogen gelegen und von einer Fortsetzung der Mundhöhlenschleimhaut ausgekleidet, dem dorsalen Ende 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 Leukozyten zur Ausbildung lymphoiden Gewebes 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 einzelnen dichteren Ansammlungen von Leukozyten, zur Ausbildung lymphoiden Gewebes und zur Sonderung wahrer Follikel (STÖHR).

Die Rachentonsille, **Tonsilla pharyngea**, beginnt sich beim Menschen im 6. Fötalmonat auszubilden. Es wird zu dieser Zeit ein Abschnitt der hinteren Rachenwand, dessen Schleimhaut in kleine Falten gelegt ist, von Lymphzellen diffus infiltriert. Später dehnt sich die Infiltration noch weiter nach oben aus und zieht eine daselbst sehr häufig und früh auftretende, kleine Tasche der Schleimhaut, die Bursa pharyngea, in ihren Bereich. Unter noch stärkerer Wulstung der Schleimhaut im letzten Fötalmonat und im 1. Lebensjahr sondern sich in der lymphatischen Infiltration einzelne Follikel oder Sekundärknötchen schärfer ab, besonders in der Umgebung von Schleimdrüsen, die auch hier nicht fehlen.

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 kiemenatmenden Wirbeltieren die Schlundspalten zeitlebens sich erhalten und zur Atmung dienen, schließen sie sich bei allen Amnioten, sowie teilweise auch bei den Amphibien vollständig. Eine Ausnahme macht nur die erste, zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen gelegene Spalte; denn sie bildet sich zur Paukenhöhle und Ohrtrompete um, tritt in den Dienst des Gehörorgans, wo sie uns noch später beschäftigen wird. Ganz spurlos verschwinden indessen auch die übrigen Schlundspalten nicht. Aus Epithelstrecken derselben entstehen mehrere drüsige, in ihrer Funktion noch rätselhafte Organe der Halsgegend, die Thymus, die Schilddrüse und die postbranchialen Körperchen.

1. Die **Thymus** leitet sich beim Menschen und bei den Säugetieren von einer ventralen Ausbuchtung des Epithels der dritten Schlundspalte her und ist in ihrer ersten Anlage schon bei menschlichen Embryonen von 6 mm Länge zu beobachten. Beim Verschluss der Spalte bildet sich ein länglicher Epithelstreifen mit einem sehr engen Hohlraum und einer ziemlich dicken, aus vielen länglichen Epithelzellen zusammengesetzten Wandung; er wächst nach abwärts dem Herzbeutel entgegen und beginnt an diesem Ende nach Art einer traubenförmigen Drüse zahlreiche rundliche Seitenäste zu treiben (Fig. 224 c)

aus Formid pharyngis

(KÖLLIKER). Diese sind von Anfang ihrer Entstehung an solid, während der am Hals gelegene, schlauchartige Teil (*a*) immer noch einen engen Hohlraum erkennen läßt, ihn aber später gleichfalls verliert. Die Sprossung dauert noch längere Zeit fort und greift dabei auf das entgegengesetzte Ende des ursprünglich einfachen Drüsenschlauches über, bis das ganze Organ den ihm eigentümlichen, lappigen Bau angenommen hat.

Nach neueren Untersuchungen (STÖHR, HAMMAR, MAXIMOW usw.) geht frühzeitig das Epithelgewebe Umwandlungen ein, durch welche die Thymus eine gewisse Ähnlichkeit mit lymphoiden Organen gewinnt.

Schon vom 4. Fötalmonat an (bei menschlichen Föten von 42 mm Länge) kann man eine dunklere Rinden- und eine hellere Marksubstanz am Durchschnitt durch ein Thymus-



Fig. 224. Thymus eines Kaninchen-Embryo von 16 Tagen. Vergrößert. Nach KÖLLIKER.

a Thymuskanal, *o* oberes, *c* unteres Ende des Organs.

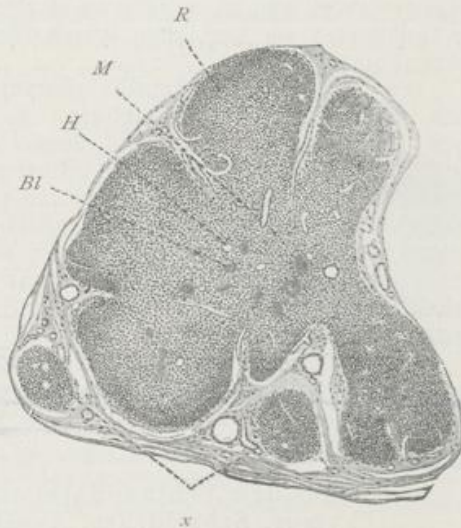


Fig. 225. Stück eines Schnittes durch die Thymus eines fünfmonatlichen menschlichen Fötus. Nach STÖHR.

R Rindensubstanz, *M* Marksubstanz, *H* HASSALLSche Körperchen, *Bl* Blutgefäße, *x* Schrägschnitte durch Läppchen.

läppchen unterscheiden. Die Rinde besteht (Fig. 225) aus einem Netz sternförmig gewordener Epithelzellen, „in dessen Maschen viele, sehr protoplasmaarme, kleine Epithelzellen liegen, die Lymphozyten täuschend ähnlich sehen“ und Veranlassung zu der Ansicht gegeben haben, daß von außen her in das Thymusgewebe zahlreiche Lymphkörperchen einwandern sollen. — Die Marksubstanz ist von der Rinde nicht scharf abgegrenzt, aber von ihr durch hellere Färbung unterschieden und aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt. In ihr entstehen außerdem vom 5. Fötalmonat an (bei Föten von 65–70 mm Länge) die „HASSALLSchen Körperchen“, Gruppen von abgeplatteten Epithelzellen, die konzentrisch geschichtet und nach innen zu verhornt sind (Fig. 225 *H*). Ihre Anzahl nimmt bis zur Geburt beständig zu. Frühzeitig wachsen in die Rinden- und Marksubstanz Blutgefäße mit

lyfgen beuften!

zartem Bindegewebe hinein. Auch eine Einwanderung von Leukozyten findet, allerdings nur in geringer Menge, statt.

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 paarigen, 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 zu einem teilweisen Schwund führt, worüber das Nähere in den Lehrbüchern der Gewebelehre nachzulesen ist.

2. Die **Schilddrüse** findet sich an der vorderen Fläche des Halses; sie entwickelt sich in allen Klassen der Wirbeltiere in einer ziemlich übereinstimmenden, typischen Weise aus einer unpaaren, kleinen Ausbuchtung im Epithel der vorderen Schlundwand, in der Medianebene und in der Gegend des zweiten Schlundbogens, in welcher auch die oben erwähnte (S. 220) hintere Anlage der Zunge gebildet wird. Sie löst sich darauf vollständig von ihrer Ursprungsstätte ab und verwandelt sich bei dem Menschen und den Säugetieren in ein mit enger Hölle versehenes Bläschen, das später seinen Hohlraum einbüßt.

An der Abschnürungsstelle in der Gegend des späteren Zungengrundes bleibt beim Menschen eine kleine Grube, das Foramen coecum, bestehen und setzt sich zuweilen sogar noch beim Erwachsenen in ein 1—2½ cm langes, nach der Schilddrüse hinführendes Epithelrohr, den Ductus lingualis oder thyreoglossus, fort (His).

In der weiteren Entwicklung der Schilddrüse sind zwei Stadien zu unterscheiden. Auf dem ersten Stadium wächst das Bläschen in zahlreiche zylindrische Stränge aus, die wieder seitliche Knospen treiben (Fig. 226). Durch ihre Verbindung untereinander entsteht ein Netzwerk, in dessen Lücken sich Gefäßsprossen mit embryonalem Bindegewebe ausbreiten. Beim Hühnchen findet man 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 durch einwachsendes embryonales Bindegewebe (Fig. 227) in die für die Schild-



Fig. 226. Rechte Hälfte der Schilddrüse eines Schweine-Embryo von 22,5 mm Scheitel-Steißlänge. Nach BORN. Vergr. 80 fach.

LS Laterale, postbranchiale Körperchen, MS Schilddrüse, g Blutgefäße, tr Trachea.

thyreoglossus!

drüse charakteristischen Follikel. Diese vergrößern sich später, namentlich beim Menschen, dadurch, daß von den Epithelzellen kolloide Substanz in beträchtlicher Menge in den Hohlraum ausgeschieden wird.

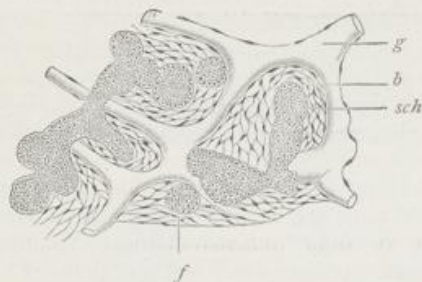


Fig. 227. Schnitt durch die Schilddrüse eines Schaf-Embryo von 6 cm. Nach W. MÜLLER.

sch Schlauchförmige Drüsenanlagen, *f* in Bildung begriffene Drüsenfollikel, *b* interstitielles Bindegewebe mit Blutgefäßen (*g*).

3. Die postbranchialen (ultimobranchialen) Körperchen, auch Epithelkörperchen genannt, finden sich, wie in vielen Wirbeltierklassen, so auch bei den Säugtieren und beim Menschen. Sie entstehen hier durch Ausstülpungen aus der seitlichen Schlundwand hinter der letzten Schlundspalte (BORN). Die Ausstülpungen schnüren sich hierauf zu Bläschen ab; sie wachsen später zu Strängen aus, die durch eindringendes Bindegewebe, in ähnlicher Weise wie es bei der Schilddrüsenanlage geschieht, in Epithelfollikel zerlegt werden; diese scheiden vielfach ein eiweißartiges Sekret ab, das sich aber vom Kolloid unterscheiden soll.

Die postbranchialen Körperchen wurden, da sie sich bald der Schild-

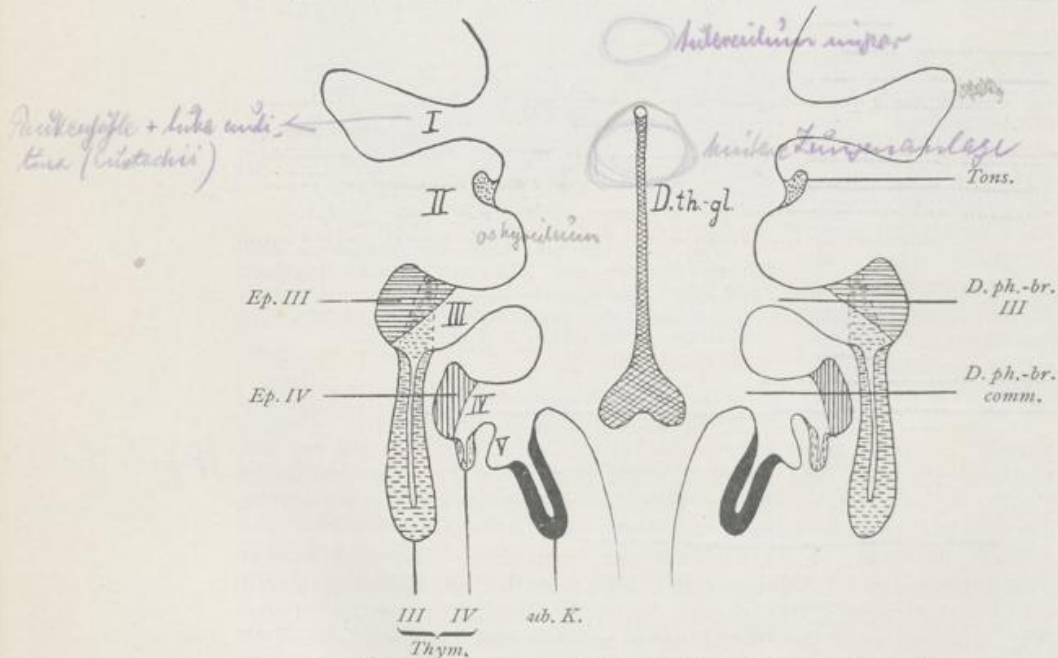


Fig. 228. Schema der dem Schlundspaltengebiet angehörigen (branchiogenen) Organe beim Menschen. Nach GROSCHUFF, KOHN und GROSSER.

D.ph.-br.III = Ductus pharyngo-branchialis der dritten Schlundtasche; *D.ph.-br.comm.* = Ductus pharyngo-branchialis communis der vierten und fünften Schlundtasche; *D.th.-gl.* = Ductus thyreoglossus; *Ep.III* und *IV* = Epithelkörperchen der dritten und vierten Schlundtasche; *Thym III* und *IV* = Thymusanlage der dritten und vierten Schlundtasche; *Tons* = Tonsille; *ab.K.* = postbranchialer Körper.

drüse anlagern, eine Zeitlang (WÖFLER, STIEDA, BORN) als ihre paarigen Anlagen gedeutet, als Nebenschilddrüsen, die sich zur unpaaren hinzugesellen. Jüngere Forscher (VERDUN, MAURER) traten dieser Ansicht entgegen, da die Körperchen kein typisches Schilddrüsengewebe liefern und sich meist rückbilden sollen. Ganz geklärt ist die Sachlage noch nicht. Hierüber sowie über das Vorkommen noch weiterer **Epithelkörperchen**, die vom Kiemenspaltengebiet abstammen, vergleiche man den Artikel von MAURER in HERTWIGS Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre und das Handbuch der Entwicklungsgeschichte von KEIBEL, MALL.

Eine anschauliche Übersicht von allen drüsigen Organen, die sich vom Schlundspaltengebiet herleiten und daher auch als branchiogene zusammengefaßt worden sind, ist in dem nebenstehenden Schema (Fig. 228) gegeben, das sich dem Gedächtnis leicht einprägen wird. Man gibt in der Medianebene die unpaare Anlage der Schilddrüse mit dem Ductus thyreoglossus (*D. th.-gl.*), die von der dritten Schlundspalte abstammenden, langen, paarigen Thymusschläuche (*Thym*), die paarigen postbranchialen Körperchen der fünften Schlundspalte (*ub.K.*), das Ursprungsgebiet der Tonsillen (*Tons*) am dorsalen Ende der zweiten Schlundspalte, endlich die unscheinbaren Epithelkörperchen der dritten und vierten Spalte (*Ep. III* u. *Ep. IV*).

4. Die Lunge mit ihren Ausführungswegen (Kehlkopf und Luftröhre) entwickelt sich aus dem Schlunddarm, einer gelappten Drüse vergleichbar, in einer, wie es scheint, für alle amnioten Wirbeltiere ziemlich übereinstimmenden Weise. Unmittelbar hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage (Fig. 204 *Sd*) 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. 204 u. 205) 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 Teil des Schlunddarmes, 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. Der Kehlkopf 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.—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 Säugetieren 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 (*Hrs*)] 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. 229), indem der linke Lungenschlauch zwei, der rechte drei knospenartige Auftreibungen liefert. Hiermit ist von Anfang an ein wichtiges

Verhältnis in der Architektur der Lunge festgestellt, nämlich die Sondierung des rechten Flügels in drei, des linken in zwei Hauptlappen.

Die weitere Sprossung ist eine ausgeprägt dichotome (Fig. 202 u. 230). Sie geschieht in der Weise, daß jedes Endbläschen (primitives Lungenbläschen), welches anfangs kugelig ist, sich an seiner der Anheftung gegenüberliegenden



Fig. 229. Konstruktionsbild der Lungenanlage von einem menschlichen Embryo (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, O¹, U¹ Anlage des oberen und des unteren Lappens von der linken Lunge.

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 kugelige Erweiterung sondern. Indem sich ein derartiger Sprossungsprozeß noch längere Zeit, beim Menschen bis in den 6. Monat, fortsetzt, entsteht ein kompliziertes Kanalsystem, 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. Diese sind zuerst nur an der Oberfläche des Lungenflügels gelegen, während das Kanalwerk 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. 229 bf) und erhalten auf diese Weise ihren Brustfellüberzug (die Pleura pulmonalis oder das viszerale Blatt der Pleura); sie kommen dabei mehr und mehr links und rechts vom Herzen zu liegen.

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. 229 bf) und erhalten auf diese Weise ihren Brustfellüberzug (die Pleura pulmonalis oder das viszerale Blatt der Pleura); sie kommen dabei mehr und mehr links und rechts vom Herzen zu liegen.

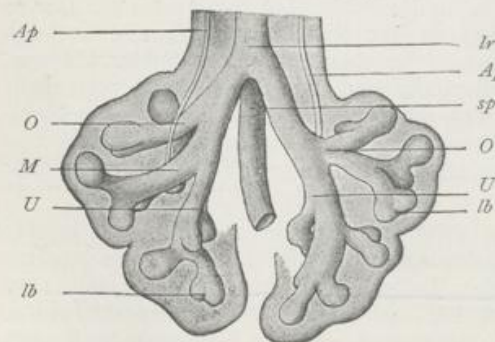


Fig. 230. Konstruktionsbild der Lungenanlage von einem älteren menschlichen Embryo (N His). Nach His. Vergr. 50fach.

Ap Arteria pulmonalis, lr Luftröhre, sp Speiseröhre, lb Lungenbläschen in Teilung, O rechter oberer Lungenlappen mit zuführendem, eparteriellem Bronchus; M u. U rechter mittlerer und unterer Lungenlappen O¹ linker oberer Lungenlappen mit zuführendem, hypartiellem Bronchus, U¹ linker unterer Lungenlappen.

Auf dem zweiten Stadium beim Menschen vom 6. Monat an nimmt das bis jetzt nach dem Typus einer traubenförmigen Drüse gebaute Organ die charakteristische Lungenstruktur an. Es entstehen an den feinen Endröhrchen des Bronchialbaumes, den Alveolargängen, sowie an ihren endständigen, blasenartigen Erweiterungen dicht beieinander sehr zahlreiche, kleine Aussackungen, die sich im Unterschied zu früher von der Ursprungsstelle nicht abschnüren; sie stellen die Luft-

zellen 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 gesamten Bronchialbaum nehmen die Epithelzellen an Höhe zu, gewinnen teils eine zylindrische, teils eine kubische Form und bedecken sich vom 4. Monat an (KÖLLIKER) auf ihrer freien Oberfläche mit Flimmern. In den Lungenalveolen dagegen platten sich die nur in einer Schicht angeordneten Zellen mehr und mehr ab und werden beim Erwachsenen so dünn, daß man früher das Vorhandensein eines Epithelüberzugs ganz in Abrede stellte. Sie nehmen dann eine ähnliche Beschaffenheit wie die Endothelzellen an; wie bei diesen sind ihre gegenseitigen Grenzen nur nach Behandlung mit dünnen Silberlösungen nachzuweisen.

respiratorisches
Epithel!

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 (Fig. 231 *lhd + ls*). Ein solches sollte man im Hinblick auf die paarige Entstehung der Leibeshöhle in der ganzen Länge des Darmkanals an seiner ventralen Seite in derselben Weise wie an seiner Rückenseite entwickelt finden. Anstatt dessen wird es nur an einer Strecke, welche vom Schlund bis zum Ende des Zwölffingerdarmes reicht, angetroffen; es gewinnt 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 Ausführungsgang und ihren Gefäßen.

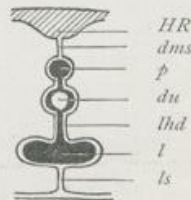


Fig. 231. Schema (Querschnittsbild) zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse des Duodenum, des Pankreas und der Leber und des zu ihnen gehörigen Bandapparates.

HR Hintere Rumpfwand, du Duodenum, p Pankreas, l Leber, dms dorsales Mesenterium, lhd Ligamentum hepato-duodenale, ls Ligamentum suspensorium hepatis.

Der Teil, welcher auf einem frühen Entwicklungsstadium das Herz einschließt, heißt Mesocardium anterius und posterius oder Herzgekröse (siehe Herzentwicklung); der nach hinten sich anschließende Abschnitt (Fig. 231) mag, da er von der kleinen Krümmung 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 erzeugen 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 ein-

gehender beschäftigen werden. Auf diese Weise kommt eine zellenreiche Gewebsmasse zustande, 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 Wirbeltiere nur einige unwesentliche Modifikationen zeigt. Überall 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. 76 l). In dieser einfachsten Form erhält sich die Leber dauernd beim *Amphioxus lanceolatus*, bei welchem sie unmittelbar hinter der Kiemenregion als Anhang des Darmkanals 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 voneinander unterscheiden. Der eine liefert durch Wucherungen seiner Wand das Parenchym der Leberzellen, der andere dagegen wird zu der Gallenblase und ihrem Ausführungsgang. Beide beginnen sich voneinander dadurch deutlicher zu sondern, daß sie als Schläuche aus der rinnenförmigen Ausbuchtung hervorwachsen.

Im weiteren Fortgang der Entwicklung schnürt sich die Rinne, die als primitive Leberanlage oben beschrieben wurde, 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 kraniale Lebergang), durch den Ductus hepaticus, die hintere Anlage, welche die Gallenblase liefert, durch den Ductus cysticus in Verbindung. Da der Ductus choledochus später stark in die Länge wächst, entfernt sich die Leber weiter von ihrer Ursprungsstätte.

Das Leberparenchym entwickelt sich allein aus dem kranialen Lebergang nach Art einer verzweigten, tubulösen Drüse; es erhält dadurch, daß die Drüsenschläuche sich frühzeitig zu einem engen Netz verbinden, einen besonderen Charakter aufgeprägt. Aus der Wand des Leberganges treiben zahlreiche Knospen hervor, die bei einigen Wirbeltieren (Amphibien, Selachiern) gleich von Anfang an hohl, bei anderen (Vögel, Säugetiere, Mensch) solid sind. Eingebettet in die embryonale Substanz des vorderen Darmgekröses, wachsen sie hier zu hohlen Röhren, dort zu soliden Zylindern aus. Dieselben bedecken sich auch ihrerseits alsbald mit entsprechenden seitlichen Fortsätzen und so fort. Indem diese einander entgegenwachsen und, wo sie sich treffen (Fig. 232 lc), verschmelzen, entsteht ein dichtes Netzwerk hohler Drüsenkanälchen oder solider Leberzylinder 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 durch Seitenäste untereinander, in entsprechender Weise wie die Leberzylinder. In diesem Zustand findet man die Leber beim Hühnchen am 6. Tage. Sie ist jetzt schon zu einem ziemlich voluminösen Organ geworden, welches am ventralen Mesenterium einen in die linke und einen in die rechte Leibeshöhle vorspringenden Wulst erzeugt (Fig. 231). Eine

weitere Massenzunahme der Leber erfolgt in der Weise, daß von den netzförmig verbundenen Leberzylindern neue Seitenäste hervorsprossen und Anastomosen eingehen, wodurch fortwährend neue Maschen gebildet werden.

Hiermit sind die wesentlichen Teile der Leber in der Anlage vorhanden: 1. die sekretorischen Leberzellen und die Gallengänge, 2. der Bauchfellüberzug und der Bandapparat, welche beide vom ventralen Darmgekröse herrühren. Die zum definitiven Zustand führenden Veränderungen dieser Teile sind jetzt noch in das Auge zu fassen.

Das Netzwerk der bald hohlen, bald soliden Leberzylinder wandelt sich in einer doppelten Weise um. Ein Teil wird zu den Ausführungsgängen (den Ductus biliferi). In den Fällen, in denen anfangs die Leberzylinder solid erscheinen, beginnen sie sich auszuhöhlen und ihre Zellen sich zu einem kubischen oder zylindrischen Epithel um das Lumen herum anzuordnen. Hierbei müssen einzelne Zweige des Netzwerkes sich zurückbilden. Denn während ursprünglich alle Leberzylinder untereinander durch Anastomosen zusammenhängen, ist dies bei den Gallengängen des Erwachsenen nicht mehr der Fall, mit Ausnahme der Leberpforte, wo sich die bekannten Gallengangsflechte finden. — Der übrige Teil des

Netzwerkes liefert das sekretorische Parenchym der Leberzellen. Der während der Entwicklung so deutlich hervortretende Charakter einer netzförmigen, tubulösen Drüse ist auch am ausgebildeten Organ bei niederen Wirbeltieren, 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 Injektion nachweisbares Lumen, welches auf Querschnitten von etwa drei bis fünf Leberzellen umgeben wird. Durch ihre vielfältigen Anastomosen erzeugen sie ein außerordentlich dichtes Netzwerk, dessen enge Zwischenräume von einem Netzwerk von Blutgefäßkapillaren mit sehr geringfügigen Mengen von Bindesubstanz ausgefüllt werden. Bei den höheren Wirbeltieren (Vögel, Säugetiere, Mensch) tritt später der tubulöse Drüsenbau sehr in den Hintergrund; es gewinnt die Leber

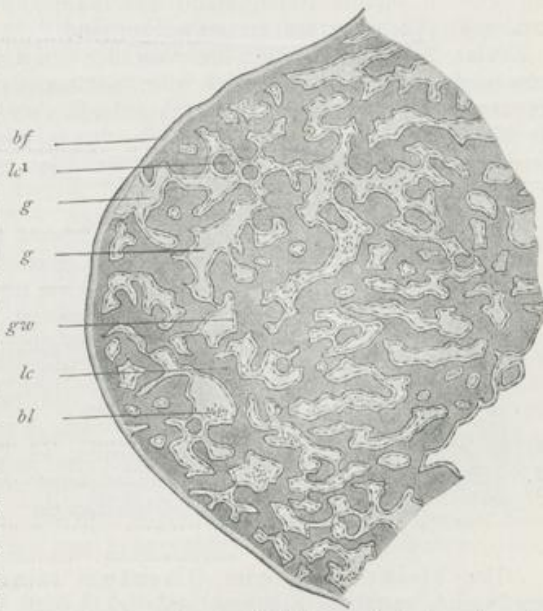


Fig. 232. Durchschnitt durch die Leberanlage eines Hühnerembryos am 6. Tage der Bebrütung. Schwach vergrößert.

lc Netzwerk der Leberzylinder, *lc*¹ Leberzylinder querschnitt, *g* Blutgefäße, *gw* Gefäßwand (Endothel), *bl* Blutkörperchen, *bf* Bauchfellüberzug der Leber.

eine komplizierte Struktur, über welche das Nähere in den Lehrbüchern der Histologie 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 der kraniale Leberschlauch vom Duodenum aus in dieses hineinwächst und durch fortgesetzte Sprossung den rechten und den linken Leberlappen erzeugt (Fig. 231 u. 233), wird es in drei Abschnitte zerlegt: 1. in einen mittleren Teil, der für beide Leberlappen den Bauchfellüberzug liefert, 2. in ein Band, das von der vorderen konvexen Leberfläche in sagittaler Richtung zur Bauchwand bis zum Nabel geht und in seinem freien Rand die später obliterierende Nabelvene einschließt (Ligamentum suspensorium und L. teres hepatis, Fig. 231 u. 233 *ls*), 3. in ein Band, das von der entgegengesetzten konkaven Leberfläche, von der Pforte, sich zum Duodenum und der kleinen Magenkurvatur begibt und den Ductus choledochus und die zur Leber führenden Gefäße enthält (Omentum minus, das in das Ligamentum hepatogastricum und hepato-duodenale zerfällt, Fig. 231 *lhd* u. Fig. 233 *kn*).

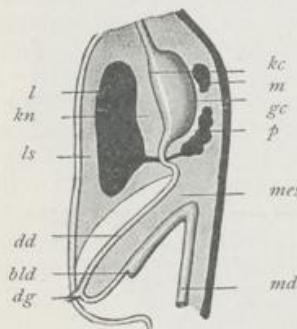


Fig. 233. Schema zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse von Leber, Magen, Duodenum, Pankreas und Milz und von dem dazu gehörigen Bandapparat. Die Organe sind auf einem Längsdurchschnitt zu sehen.

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. hepatogastricum und hepato-duodenale), *ls* Ligamentum suspensorium hepatis.

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. 209 *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. Infolge der Bildung der Leber und des kleinen Netzes erfährt der durch die Drehung des Magens entstandene große Netzbentel noch einen Zuwachs, der als sein Vorraum (Atrium bursae omentalis) bezeichnet wird. Denn es gesellt sich zu ihm noch der Teil 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 WINSLOWSche Loch) besitzt. (Über die Entwicklung des Kranzbandes 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 beachtenswert. 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 Leisten-
gegend 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 Teil des vom Mutter-
kuchen zum Herzen zurückströmenden Blutes durch sie hindurch-
geht. Zu dieser Zeit beginnt, wenn auch in einem geringen Grade, die
Abscheidung von Galle, welche in der zweiten Hälfte der Schwanger-
schaft zunimmt. Infolgedessen 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 Darmes, zu denen sich noch verschlucktes Amnionwasser mit Epi-
dermisschüppchen und Hauthaaren hinzugesellt.

In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft wird das Wachstum
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 Ge-
burt verliert sie rasch an Größe und Gewicht infolge des durch den
Atmungsprozeß veränderten Blutkreislaufs. Denn es fällt jetzt der
Blutstrom weg, der sich während des embryonalen Lebens von der
Nabelvene in die Leber abgezweigt hat. Zurzeit des postembryonalen
Wachstums 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 Wirbeltierklassen ein im ganzen übereinstimmen-
des Ergebnis 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 Duo-
denum hervorzunehmen. Die drei Schläuche dringen in das dorsale Mesen-
terium hinein und geben hier hohle, sich verästelnde Seitensprossen ab
(Fig. 231, 233 p).

Im einzelnen ist noch folgendes für die Säugetiere zu bemerken:
Die Ausstülpung aus der dorsalen Wand des primitiven Duodenum
entsteht bei 4 mm langen Schaf-Embryonen; sie bleibt mit ihrem Ursprungs-
ort beim weiteren Wachstum in Verbindung durch einen Ausführgang,
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 rücken ventrale und
dorsale Pankreasanlagen näher aneinander und verschmelzen zu einem
einzigem Drüsenkörper. Gleichzeitig kommen auch Verbindungen
zwischen ihrem ventralen und ihrem dorsalen Ausführungsgang, dem
Ductus Wirsungianus und dem Ductus Santorini, zustande. Aus diesem
primitiven Zustande erklären sich drei verschiedene Kombinationen
in der definitiven Anordnung der Ausführgänge des Pankreas.

1. Es erhalten sich die doppelten Ausführgänge der dorsalen und
der ventralen Anlage (Pferd und Hund). 2. Der dorsale Ausführungsgang
bildet sich zurück, und das Sekret 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 neben dem Ductus Wirsungianus noch ein Nebenausführgang, der Ductus Santorini. 3. Der ventrale Ausführgang ist zurückgebildet (Rind und Schwein). Das Pankreas mündet getrennt und entfernt vom Ductus choledochus in das Duodenum ein.

auf 1. Seite
des 1. Bandes
1. ductus p. minor

Aus den mitgeteilten, entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen wird es auch verständlich, daß das Pankreas, obwohl es zum größten Teil aus der dorsalen Wand des Duodenum entstanden ist, trotzdem ventralwärts und gemeinsam mit dem Ductus choledochus vermittels des Ductus Wirsungianus auf der VATERschen Papille ausmündet.

auf der papille duodeni des ductus p. minor

Mit diesen Angaben stimmen auch die Untersuchungsergebnisse bei menschlichen Embryonen überein. Bei einem fünfwöchigen Embryo findet sich außer einer großen, dorsalen Pankreasanlage noch ein kleines, ventrales Pankreas, das mit dem Ductus choledochus zusammen in den Zwölffingerdarm einmündet (Fig. 234). Bei einem Embryo von 6 Wochen haben sich beide Anlagen miteinander vereinigt (Fig. 235)

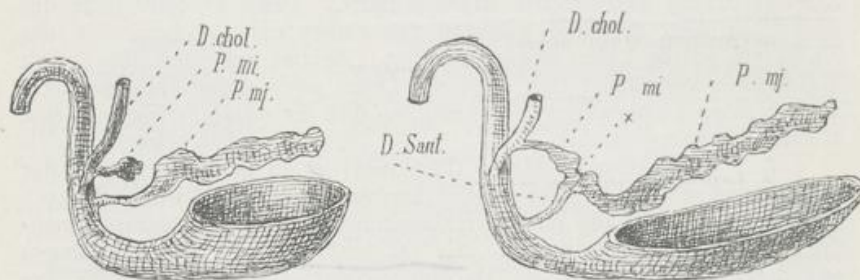


Fig. 234 u. 235. Zwei Rekonstruktionen des Duodenum mit Pankreasanlagen. Nach HAMBURGER.

Fig. 234. Pankreasanlage eines fünfwöchigen, Fig. 235 eines sechswöchigen menschlichen Embryo.

D. chol. Ductus choledochus, P. mi. kleine Pankreasanlage, P. mj. große Pankreasanlage, D. Sant. Ductus Santorini, x Verschmelzung beider Pankreasanlagen.

(siehe auch Fig. 204 u. 205). Es wird dadurch ein kleiner länglicher Drüsenkörper gebildet (Fig. 235 u. 206 *p*), welcher mit seinem, dem Ursprung abgewandten Ende nach oben in das Mesogastrium hineingedrungen und so mitten zwischen der großen Magencurvatur und der Wirbelsäule frei beweglich gelagert ist. Infolgedessen muß das Pankreas die Lageveränderungen mit durchmachen, welche der Magen mit seinem Gekröse erfährt. Bei sechswöchigen Embryonen fällt seine Längsachse noch nahezu mit der Längsachse des Körpers zusammen. Dann erfährt es allmählich eine Drehung (Fig. 209 *p*), durch welche sein Endteil 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. 206, 209, 233), 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

hungen!

(vgl. Schema 210—212 P). Denn sowie die Drüse ihre Querstellung eingenommen hat, legt sie sich der hinteren Rumpfwand fest an und verliert alsbald ihre freie Beweglichkeit, da ihr Bauchfellüberzug und ihr Gekröse mit dem anliegenden Teil des Bauchfells fest verlöten (Fig. 212). Auf diese Weise ist beim Menschen das Pankreas, welches sich als ein intraperitoneales Organ, gleich der Leber, entwickelt hat, durch einen Verschmelzungsprozeß 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 darunterliegende Bindegewebe hineinwachsen. Erstere stellen den **Ausführungsgang**, der von hohen Zylinderzellen ausgekleidet ist, letztere die **eigentlichen sezernierenden, mit kubischen Zellen versehenen Drüsenschläuche** dar. Belegzellen werden im Drüsenepithel erst gegen das Ende des 4. Monats unterscheidbar. Die Zahl der Drüsenschläuche, die in einem Magengrübchen einmünden, ist im embryonalen Leben eine größere als nach der Geburt. Im 7. fötalen Monat beläuft sie sich auf etwa sieben, nach der Geburt nimmt sie allmählich bis zur Zeit der Pubertät ab, bis beim Erwachsenen schließlich nur drei Tubuli in ein Grübchen einmünden.

4. **LIEBERKÜHNsche Krypten und Zotten** beginnen sich bei menschlichen Embryonen gegen Ende des 2. Monats zu entwickeln (SEDGWICK MINOR); die Zöttchen werden schon im 3. Monat von einem hohen Zylinderepithel 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 Kernteilungsfiguren an, so daß in ihnen die hauptsächlichsten Wachstumszentren für das Drüsen- und überhaupt für das Darmepithel gegeben sind (FLEMMING, BIZZAZERO). 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 (STÖHR). Es bilden sich im bindegewebigen Teil der Schleimhaut schärfer abgegrenzte Ansammlungen von Leukozyten zwischen den bindegewebigen Elementen aus. Mit ihrer Kuppe berühren sie das Epithel der Darmschleimhaut, ohne daß jedoch hierbei engere Beziehungen zwischen Knötchen und Darmdrüsen zustande kommen.

Betreffs der Entwicklung der Milz wird auf Kapitel XII verwiesen.

Repetitorium zu Kapitel IX.

A. Öffnungen des Darmkanals.

1. Die ursprünglich vom Einstülpungsprozeß des inneren Keimblattes herrührende Öffnung des Darmkanals, der Urmund, schließt sich vollständig bis auf zwei Stellen, den Canalis neurentericus und den After.

↓ *pericentrisch*

2. Der *Canalis neurentericus* stellt am hinteren Ende des Embryo eine Zeitlang eine Verbindung zwischen Nervenrohr und Urdarm her; er schwindet später gleichfalls durch Verwachsung seiner Wandungen.

3. Der After ist ein Rest des Urmundes. 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 Öffnungen nach außen, die 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 fünf bis sechs Paar bei niederen Wirbeltieren, vier Paar bei Vögeln, Säugetieren und beim Menschen (Bildung äußerer und innerer Schlundfurchen; Einreißen der Verschlußplatte).

6. Bei wasserbewohnenden Wirbeltieren dienen die Schlundspalten zur Kiemenatmung (Entwicklung von Kiemenblättchen durch Faltenbildung des Schleimhautüberzuges); bei Reptilien, Vögeln, Säugetieren schließen sie sich wieder und verschwinden mit Ausnahme des oberen Teils 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 Gaumensegel).

8. Der sich vom After bis zum hinteren Körperende (Schwanzteil 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 Darmes 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 spindelartige 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 kaudalwärts zu liegen kommt.

6. Die Darmschleife erfährt eine Drehung in der Weise, daß sich ihr unterer, aufsteigender Schenkel (Dickdarmteil) über den oberen, absteigenden Schenkel (Dünndarmteil) 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 Übergang in das Jejunum unter dem Colon transversum und seinem Mesocolon hindurchtritt (kreuzender und gekreuzter Darmteil).

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 vielen Windungen und Verlagerungen des Darmrohrs anpaßt, in die Länge ausgezogen wird, hier und da mit dem Bauchfell der Bauchhöhle Verwachsungen eingeht. Hierdurch gewinnt es teils neue Ursprungspunkte, teils schwindet es streckenweise vollständig, so daß einzelne Darmstücke ihres Gekröses beraubt werden.

11. Mit der Bauchwand verwächst das Gekröse vom Duodenum, zum Teil auch vom Colon ascendens und descendens (extraperitoneal gelegene Darmteile).

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 Magen-curvatur über alle Eingeweide herüberwächst.

14. Am Netzbeutel finden Verwachsungen mit angrenzenden serösen Membranen statt: 1. an der hinteren Rumpfwand, wodurch 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 Teil 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 Wirbeltieren nur den Eingang in die Mundöffnung begrenzen, finden sich bei niederen Wirbeltieren (Selachiern usw.) über die ganze Mund- und Schlundhöhle und sogar als Hautzähne über die gesamte 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 beteiligt.

- 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 Zylinderzellen, die Schmelzmembran, welche die Zahnbeinkappe mit einer dünnen Schmelzlage überzieht.
- c) Die Basis der Zahnbeinkappe erhält eine besondere Befestigung in der Lederhaut, indem diese in der Umgebung verknöchert und das Zement 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 Teil oder in das Schmelzorgan eine Papille vom bindegewebigen Teil der Schleimhaut hineinwächst. Die Zahnpapille scheidet das Zahnbein ab, das Schmelzorgan aber scheidet unter Entwicklung einer Schmelzmembran den Schmelz ab; zuletzt verknöchert das bindegewebige Zahnsäckchen und liefert das Zement.

7. Hinter den Milchzähnen bilden sich bei den Säugetieren und beim Menschen frühzeitig die Anlagen von Ersatzzähnen am Grunde der Zahnleiste aus.

8. Aus dem Epithel des Schlunddarmes entwickeln sich Thymus, Schilddrüse, Nebenschilddrüse (postbranchiale Körperchen) und Lunge.

9. Die Thymus entsteht bei den Säugetieren und beim Menschen aus ventralen Ausstülpungen des Epithels des dritten Schlundspaltenpaares. Beim Menschen verbinden sich die beiden Thymusschläuche, welche seitliche Knospen treiben und sich in eigentümlicher Weise histologisch umwandeln, 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. — Der Epithelzapfen löst sich von seinem Mutterboden ab und treibt seitliche Zapfen. — Die Epithelstränge werden auf einem späteren Stadium in hohle Epithelkugeln oder Follikel zerlegt, die in ihrem Innern Kolloidmasse ausscheiden.

11. Die postbranchialen Körperchen (Nebenschilddrüsen) sind paarig und stammen von Einstülpungen des Epithels der letzten Schlundspalte ab, welche ähnliche Umwandlungen wie die unpaare Schilddrüse eingehen und sich häufig ganz rückbilden.

12. Die Lunge entwickelt sich hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage aus dem Boden des Schlunddarmes.

- a) Eine rinnenförmige Ausbuchtung, die sich bis auf ihr vorderes Ende, den Kehlkopfengang, 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 An-

beginnen!

Das bindegewebige Säckchen

lagen 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 blasenartigen 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 Übereinstimmung mit der Entwicklung einer alveolären Drüse zeigt. Im ersten Stadium vermehren sich die primitiven Lungenbläschen durch Einschnürung und sondern sich dabei in einen engeren, zuführenden Teil, die Bronchialröhre, und in einen weiteren, blasenartigen Endabschnitt. Im zweiten Stadium bilden sich die Luftzellen oder Lungenalveolen.

13. 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 Teil 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 teilweise abschnürt und zum Ductus choledochus wird.
- c) Der vordere Schlauch (kranialer Lebergang) liefert das Drüsenparenchym. Seine Wand treibt hohle oder solide Seitenäste, die Leberzylinder, die sich zu einem Netzwerk verbinden und teils zu Gallengängen, teils zu dem sekretorischen Leberparenchym mit den Gallenkapillaren werden.
- d) Der hintere oder kaudale Schlauch (Pars cystica) wird zur Gallenblase.

14. Von dem ventralen Darmgekröse, in welches die Leberschläuche hineinwachsen, leitet sich der seröse Überzug und ein Teil des Bandapparates der Leber her, nämlich das kleine Netz (Ligamentum hepatogastricum und hepatoduodenale) und das Ligamentum suspensorium hepatis. *(Lig. Pars hepatis) verläuft in Mesenterium*

15. Die Bauchspeicheldrüse wächst vom Duodenum in das dorsale Darmgekröse und in das Mesogastrium hinein.

16. Das Mesenterium, welches ursprünglich die Bauchspeicheldrüse besitzt, geht später verloren, indem es mit der hinteren Rumpfwand verschmilzt, wobei infolge der Drehung des Magens die Längsachse der Drüse in die Querachse des Körpers zu liegen kommt.

Zehntes Kapitel.

Die Organe des mittleren Keimblattes.

Muskulatur, 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 VI. Kapitel berichtet wurde, drei sehr verschiedenartige Produkte: erstens die willkürliche Muskulatur, zweitens die Harn- und Geschlechtsorgane, drittens die Epithelüberzüge der serösen Höhlen des Körpers.

I. Die Entwicklung der willkürlichen Muskulatur.

Wer die Histogenese des Muskelgewebes verstehen will, muß sich mit einigen Tatsachen bekannt machen, zu welchen die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere geführt hat. — In dem Stamm der Cölenteraten, welcher für die Entstehung der Gewebsformen so außerordentlich lehrreich ist, sind die Muskelemente nicht

*Mechanismen
Subtypen*

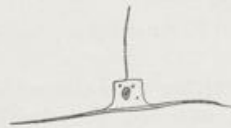


Fig. 236.

Fig. 236. Epithelmuskelzelle aus der endodermalen Auskleidung der Tentakeln einer Actinie (*Sagartia parasitica*). Nach O. und R. HERTWIG.

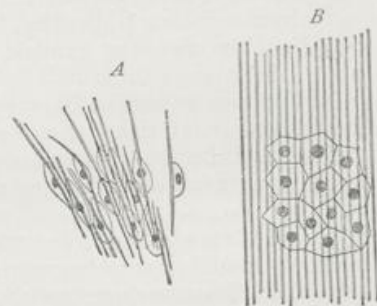


Fig. 237.

Fig. 237. A Muskelepithel aus dem Entoderm einer Actinie, die Zellen durch Mazeration isoliert. Jede Zelle mit einer Fibrille versehen. B Muskelepithel einer Meduse. Die Fibrillen sind gemeinsames Produkt der Epithelzellen. Schematisch. Nach O. und R. HERTWIG.

allein während ihrer Entwicklung, sondern auch beim ausgebildeten Tiere fast durchgängig Bestandteile des Epithels. Sie werden daher auch in zutreffender Weise „Epithelmuskelzellen“ genannt. Das Charakteristische an ihnen besteht eben darin, daß sie einfache, bald kubische, bald zylindrische, bald fadenförmige Epithelzellen (Fig. 236) 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 nebeneinander (Fig. 237) und verbinden sich so zu einer Muskellamelle, durch deren Tätigkeit die Verkürzung oder Verlängerung des Körpers in einer Richtung hervorgerufen wird.

Von der Muskellamelle leiten sich, wie das Studium der Cölenteraten und die Entwicklungsgeschichte der Tiere lehren, drei weitere Formen ab: 1. das Muskelblatt, 2. das Muskelkästchen und 3. das Muskelprimitivbündel. Bei ihrer Entstehung spielt wieder der Prozeß der Faltenbildung eine Rolle, welche wir schon bei den verschiedensten Gelegenheiten als die Ursache für die Bildung der meisten Organe kennen gelernt haben.

Wenn einzelne Strecken einer Muskellamelle eine erhöhte Arbeitsleistung ausführen sollen, so kann dies nur durch Vermehrung der parallel nebeneinander 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 übereinander zu liegen kommen, oder so, daß, wenn die einfachere

Lagerung nebeneinander 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. 238). Jede Falte besitzt in ihrer Mitte eine geringe Menge Stützsubstanz, auf deren Oberfläche die parallel angeordneten Muskelfibrillen aufliegen. Die Täler zwischen den Falten füllt das Epithel aus, welches die Unregelmäßigkeiten ausgleicht und nach außen mit einer glatten Oberfläche abschließt. Im zweiten Falle (Fig. 239 u. 240) 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 zusammengepreßt sind. Die engen Zwischenräume zwischen ihnen werden von den zugehörigen Zellen mit ihren Kernen, den Muskelkörperchen, eingenommen. Über den freien Rand der Blätter breitet sich noch eine Schicht von Deckepithel aus.

In den bisher beschriebenen Fällen bewahrt die willkürliche Muskulatur ihren Zusammenhang mit der Epithelschicht, von welcher sie abgeschieden worden ist; es ist der gewöhnliche Befund bei den Cölenteraten. Bei anderen Wirbellosen löst sich dieser Zusammenhang, indem die nach der freien Epitheloberfläche zugekehrten Ränder der Falten untereinander verwachsen. Dadurch kommen zwei verschiedene Formen des Muskelgewebes zustande: das Muskelkästchen und das Muskelprimi-

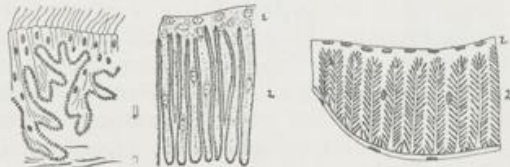


Fig. 238.

Fig. 239.

Fig. 240.

Fig. 238. Faltung des Muskelepithels vom Entoderm einer Actinie. Nach HERTWIG und HATSCHKE.

Fig. 239. Muskelepithel einer Meduse im Querschnitt mit 1. Deckschicht und 2. gefalteter Muskelschicht.

Fig. 240. Querschnitt durch die Längsmuskulatur von Sagitta. Nach HERTWIG aus HATSCHKE. 1. Deckschicht, Epithel der Leibeshöhle, 2. in Blätter gefaltete Muskellamelle, unterhalb derselben die Epidermis.

tivbündel. Muskelkästchen oder -bänder entstehen, wenn zwei nebeneinander gelagerte, hohe Muskelblätter mit ihren freien Rändern verwachsen, wie der folgende Querschnitt (Fig. 241) durch die Längsmuskulatur eines Regenwurms zeigt. Muskelprimitivbündel oder quergestreifte Muskelfasern dagegen werden gebildet, wenn die Faltungen der Lamelle mehr unregelmäßig und niedrig bleiben (Fig. 242 A), die Faltenteile 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. 242 B). Durch Wiederholung desselben Vorgangs, durch mehrfach sich erneuernde Faltenbildung und Abschnürung kann von einer Muskel erzeugenden Epithelstrecke aus ein immer dicker werdendes Lager übereinander geschichteter

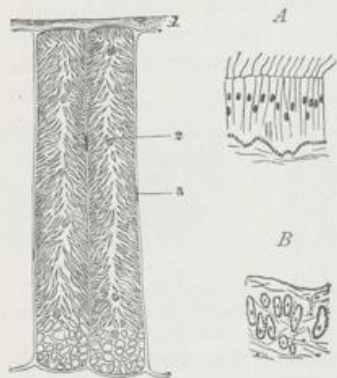


Fig. 241.

Fig. 241. 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. 242. Durschnitt durch das Muskel-epithel vom Entoderm einer Actinie.

A Gering und unregelmäßig ausgebildete Faltung. B Faltenteile haben sich zu Strängen oder Bündeln von Muskelfibrillen abgeschnürt und in die Stützsubstanz allseitig eingelagert.

Fig. 242.

Muskelprimitivbündel zustande 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 Teile und so fort trennen.

Bei den Wirbeltieren stammt die gesamte, quergestreifte, willkürliche Muskulatur, abgesehen von einem Teil der Muskeln des Kopfes, von einem kleinen Bezirk des mittleren Keimblattes ab, von den Rückensegmenten. Diese sondern sich, wie schon früher erwähnt wurde (S. 122), in zwei funktionell verschiedenartige Abschnitte, in einen Teil, der das Mesenchym des Achsenskeletts liefert (Sklerotom), und in einen zweiten Teil, der sich in Muskelgewebe umwandelt (Myotom). Bei manchen Wirbeltieren zeigt das Myotom, bei anderen das Sklerotom eine frühzeitigere und stärkere Entwicklung. So gehen bei Amphioxus und den Cyklostomen die Mesodermsegmente der Hauptsache nach in der Muskelbildung auf. Auch sind dies die einzigen Wirbeltiere, bei denen, anstatt Muskelprimitivbündel, Muskelkästchen angetroffen werden. (Man vergleiche über die Entwicklung des quergestreiften Muskelgewebes auch die eingehendere Darstellung in HERTWIGS Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 9. Aufl.)

Beim Amphioxus sind die Ursegmente (Fig. 59 u. 135 *ush*) mit einem größeren Hohlraum versehene Säckchen, deren Wand aus einer einfachen Lage von Epithelzellen besteht, während die Segmente bei den Cyklostomen der Höhlung entbehren. Hier wie dort entwickeln sich die Zellen des Segments in einer doppelten Weise weiter. Nur die

an Chorda (*ch*) und Nervenrohr (*n*) angrenzenden Zellen (Fig. 58 u. 243) sind bestimmt, Muskelfasern zu bilden; sie vergrößern sich bedeutend und nehmen die Form von Platten an, die parallel nebeneinander 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 zehn Ursegmenten) beginnen die Zellplatten an ihrer Basis feine, quergestreifte Muskelfibrillen auszuscheiden, 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 Segmenthöhle zugekehrten Zellenende hingedrängt. Die übrigen Zellen der Segmente des Mesoderms werden zu einem flachen Plattenepithel (Fig. 243 *ae*) umgewandelt, welches jetzt und auch später an der Muskelbildung nicht teilnimmt. (Cutisblatt von HATSCHEK.) Es geht dorsal- und ventralwärts durch Übergangszellen (Fig. 243 *WZ*) in die Lage, welche Muskelblätter bildet, in ähnlicher Weise über wie im Linsensäckecken das Linsenepithel in die Linsenfasern.

Bei älteren Larven dehnen sich die Muskelsegmente 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 Segmente bilden demnach eine Wucherungszone, durch deren Vermittlung die Rumpfmuskulatur immer weiter dorsal- und ventralwärts wächst. Auch wandeln sich jetzt bei 6 Wochen alten Larven von *Petromyzon* (Fig. 244) die Muskelblätter in Muskelkästchen (*k*) um, wie SCHNEIDER die eigentümlichen, definitiven Strukturelemente des Amphioxus und der Cyklostomen 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 Formelement entstanden, wie es die Längsmuskulatur des Regenwurms (Fig. 241) zeigt.

Schließlich greifen noch drei Veränderungen an den Muskelkästchen der Cyklostomen Platz. Die homogene Stützsubstanz, welche auf dem ersten Stadium nur als feine Linie zwischen den zwei Fibrillenlagen eines Muskelblattes angedeutet war, nimmt zu und liefert die Scheidewände, durch welche die einzelnen Muskelkästchen voneinander 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, zentral gelegene und solche, welche den Scheidewänden fest anhaften. Drittens sind zwischen den Fibrillen zerstreute, zahlreiche, kleine Kerne aufzufinden, welche von dem ursprünglich einfachen Kern der Bildungszelle durch häufig wiederholte Teilung abstammen.

In einer etwas anderen Weise als bei dem *Amphioxus* und den Cyklostomen erfolgt bei den übrigen Wirbeltieren die Entwicklung der Muskelsegmente, zu deren Studium wohl die geschwänzten Amphibien die lehrreichsten Objekte liefern. Bei Triton (Fig. 75 u. 136 *ush*) enthalten die Rückensegmente einen ansehnlichen Hohlraum, der ringsum von großen, zylindrischen Epithelzellen umgrenzt wird. An etwas älteren Embryonen gehen in dem Teil des Epithels, welcher dem Nervenrohr und der Chorda anliegt und somit der oben besprochenen muskelbildenden Schicht des *Amphioxus* und der Cyklostomen entspricht, lebhaft Zellvermehrungen vor sich, durch welche der Hohlraum eines Segments

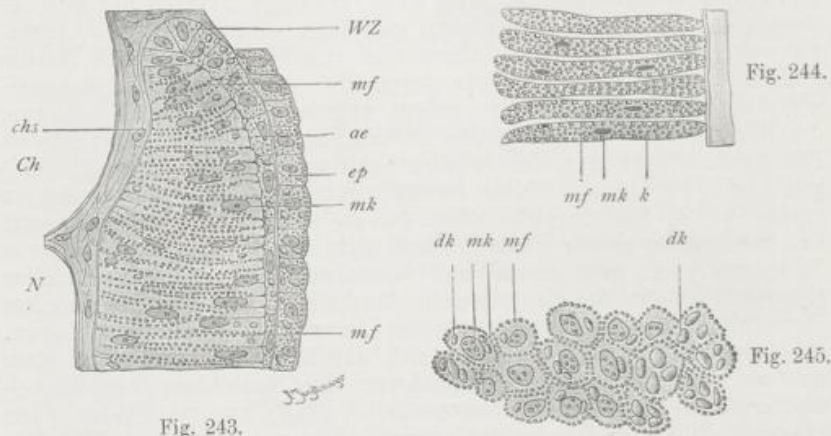


Fig. 243.

Fig. 243. u. 244. Zwei Querschnitte durch die Rumpfmuskulatur einer 14 Tage alten Larve (Fig. 243) und einer 6 Wochen alten Larve (Fig. 244) von *Petromyzon Planeri*. 500mal vergrößert. Nach HERTWIG.

N und *Ch* der an das Rückenmark und die Chorda angrenzende Teil des Querschnitts, *chs* skelettbildende Chordascheide, *ep* Epidermis, *ae* äußere Epithelschicht des Rückensegments, *mk* Muskelfibrillen im Querschnitt, *WZ* Wachstumszone, Übergang der äußeren Zellschicht in die muskelbildende Schicht des Rückensegments, *k* Muskelkästchen.

Fig. 245. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 5 Tage alten Larve von *Triton taeniatus*. 500mal vergrößert. Nach HERTWIG.

mk Muskelkerne, *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen, *dk* Dotterkörner.

ganz ausgefüllt wird. Hierbei verlieren die Zellen ihre ursprüngliche Anordnung und Form; sie verwandeln sich in longitudinal verlaufende Zylinder, welche die Länge eines Segments einnehmen und zu beiden Seiten des Rückenmarks und der Chorda und parallel zu ihnen nebeneinander gelagert sind (Fig. 245). Jeder Zylinder, der anfangs nur einen einzigen Kern (*mk*) aufweist, umgibt sich mit einem Mantel feinsten, quergestreifter Fibrillen (*mf*); er ist jetzt einem Muskelkästchen der Cyklostomen (Fig. 244) 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 Zylinders ausfüllen. Nur in seiner Achse bleiben Stellen frei, in welche die kleinen Kerne zu liegen kommen, die, durch Teilung des einfachen Mutterkerns entstanden, an Zahl bedeutend zunehmen. Ferner dringt jetzt zwischen die Muskelfasern oder die Primitivbündel, wie später die fertigen Elemente heißen, Binde substanz mit Blutgefäßen hinein.

Während bei Amphioxus, den Cyklostomen und Amphibien die Rückensegmente fast vollständig in der Anlage der quergestreiften und willkürlichen Muskulatur aufgehen, sondern sie sich bei den Selachiern und den drei höheren Wirbeltierklassen von vornherein in zwei gleich auffällige und ansehnliche Anlagen, in Sklerotom und Muskelplatte (Myotom).

Bei den Selachiern wächst die skelettbildende Schicht, deren Ursprung schon früher (S. 120) beschrieben wurde, zur Seite der Chorda in die Höhe (Fig. 139 *sk* u. 252 *W*). Nach außen von ihr findet man den zur Muskelbildung dienenden Teil des Segments. Dieser besteht aus einer inneren und einer äußeren Schicht, welche durch den Rest der Segmenthöhle (Fig. 139 *h*) voneinander getrennt sind. Die innere Schicht (Fig. 139 *mp*) grenzt an das skelettbildende Gewebe (*sk*) an und setzt sich aus mehrfach übereinander liegenden, spindeligen, längsgerichteten Zellen zusammen, welche quergestreifte Muskelfibrillen abgeben; sie entspricht der bei Amphioxuslarven (Fig. 58) und Cyklostomenlarven (Fig. 243 *mf*) noch direkt an die Chorda anstoßenden inneren Wand des Segments. Die äußere Schicht liegt der Epidermis an und behält noch längere Zeit ihre Zusammensetzung aus kubischen Epithelzellen bei. Dorsal und ventral biegt sie in die innere, muskelbildende Schicht um und trägt hier wie beim Amphioxus und bei den Cyklostomen zu ihrer Vergrößerung 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. 140). 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 beteiligt sich an der Entwicklung der Lederhaut (Fig. 140 *cp*).

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren ist die Wucherung der Rückensegmente, welche das skelettbildende Gewebe liefert, noch mächtiger als bei den Selachiern. Der größere, median und ventral gelegene Teil löst sich allmählich in Gallertgewebe auf, welches um Chorda und Nervenrohr herumwächst; der kleinere, dorsal und lateral davon befindliche Abschnitt, welcher von der Chorda durch die skelettbildende Schicht des Segments weit abgedrängt ist, wird zur Muskelplatte (Fig. 147 *ms*). Über die entsprechenden Verhältnisse bei menschlichen Embryonen geben die Fig. 246 u. 247 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 Rückensegments 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 Embryo tritt die durch die Myotome (*ms*) hervorgerufene Segmentierung des Körpers deutlich hervor, indem man linker Hand fünf, rechter Hand vier vom Schnitt getroffene Muskelsegmente zählt. In einzelnen von ihnen ist noch ein feiner Längsspalt sichtbar, der letzte Rest der auf früheren Stadien etwas größeren Segmenthöhle (*sh*). Dagegen läßt die von den Sklerotomen abstammende Bindegewebshülle um Chorda und Nervenrohr keine Spur einer Segmentierung mehr erkennen. Auch für die höheren Wirbeltiere läßt sich bei genauerer Untersuchung der Nachweis führen, daß die Muskelfasern aus der epithelialen Anlage durch eine

Art Faltungsprozeß entstehen, in ähnlicher Weise, wie es in der Einleitung für die wirbellosen Tiere geschildert wurde. So zeigt der Querschnitt durch das Myotom eines Kaninchens, wie das muskelbildende Epithel (Fig. 248 *m*) 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 Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere erhält man somit folgende zwei Sätze: 1. Die Muskelemente entwickeln sich aus Epithelzellen, die von einem begrenzten, zu den Rückensegmenten sich abschnürenden Bezirk des Epithels der Leibeshöhle abstammen. 2. Die epithelialen Produkte werden in ähnlicher Weise wie die aus dem Epithel hervorsprossenden Drüsengänge und Drüsenbläschen von Bindegewebe umwachsen und allseitig eingehüllt.

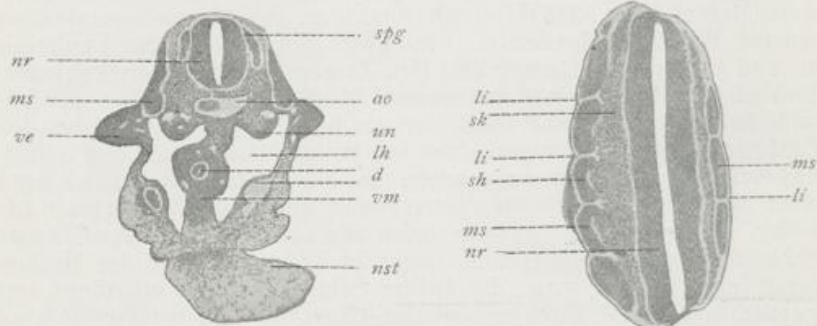


Fig. 246.

Fig. 247.

Fig. 246 u. 247. Querschnitt (Fig. 246) durch den Rumpf in der Gegend der vorderen Extremitätenanlage. Frontalschnitt (Fig. 247) durch die hintere Rumpfhälfte des in Fig. 176 abgebildeten menschlichen Embryo. Nach HERTWIG.

In Fig. 246 sieht man Nervenrohr *nr*, Aorta *ao*, Muskelsegmente *ms*, die Anlage der Vorderextremität *ve*, die Anlage der Urniere *un*, Darmrohr (*d*) mit dorsalem und ventralem Mesenterium *vm*, Ansatzstelle des Nabelstrangs *nst*. Ferner *spg* Spinalganglion, *lh* Leibeshöhle, *li* Ligamentum intermusculare, *sk* skeletogenes Gewebe, *sh* Segmenthöhle.

Betrachten wir jetzt noch etwas genauer die ursprüngliche Anordnung der von den Rückensegmenten gelieferten Muskelmassen. Es bieten sich uns hierin ganz gleichartige Verhältnisse in allen Wirbeltierklassen dar. Überall erscheint als Grundlage ein sehr einfaches System längsverlaufender, kontraktiler 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. 249 *li*) durch schräg zur Wirbelsäule verlaufende, bindegewebige Scheidewände (Ligamenta intermuscularia) in einzelne Segmente oder Myomeren abgeteilt. Bei niederen Wirbeltieren erhält sich dieser Zustand, bei höheren macht er einer komplizierteren Anordnung Platz.

In welcher Weise aus dem ursprünglichen System sich die nach Lage und Form so verschiedenartigen Muskelgruppen der höheren Tiere ableiten, kann im einzelnen nicht näher beschrieben werden, da uns dieses Gebiet der Entwicklungsgeschichte zu sehr in Detailfragen füh-

ren würde; nur auf zwei Punkte, welche bei der Differenzierung der Muskelgruppen in Frage kommen, sei hier aufmerksam gemacht. Ein sehr wichtiger Faktor ist erstens in der Ausbildung des Skeletts gegeben, das mit seinen Fortsätzen Ansatzpunkte für die Muskelfasern bietet. Diese finden hierdurch Gelegenheit, sich von der übrigen Masse abzusondern. Zweitens wirkt die Entwicklung der Gliedmaßen, die als

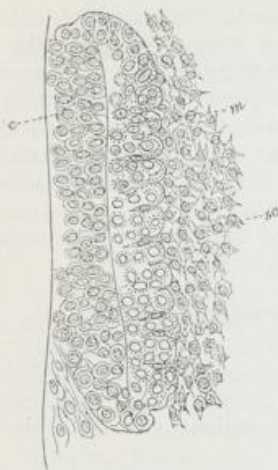


Fig. 248.

Fig. 248. Querschnitt durch das siebente Rückensegment eines Kaninchenembryo von 5,6 mm Nackensteißlänge. Bezirke des Muskelblattes, durch Bindegewebe gesondert. Nach MAURER.

c Cutisblatt, *m* Muskelblatt des Rückensegments, *sc* Sklerotom.

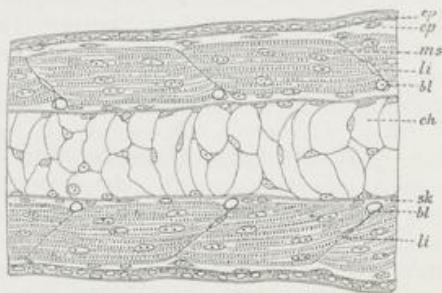


Fig. 249.

Fig. 249. Frontalschnitt durch die Mitte des Rumpfes einer schon längere Zeit ausgeschlüpften Tritonlarve, um die Anordnung der Muskelsegmente *ms* zu zeigen. Nach HERTWIG.

ch Chorda, *ep* Epidermis, *cp* Cutisplatte, embryonales Gallertgewebe, *ms* Muskelsegmente, *li* Ligamenta intermuscularia, *bl* Blutgefäße, *sk* skeletogene Chordascheide.

Höcker zur Seite des Rumpfes entstehen (Fig. 203 u. 246), auf eine größere Differenzierung der Muskulatur hin. Die Gliedmaßen erhalten ihre Muskulatur, welche bei höheren Wirbeltieren sehr kompliziert angeordnet ist, gleichfalls von den Muskelsegmenten. Bei den Selachiern,

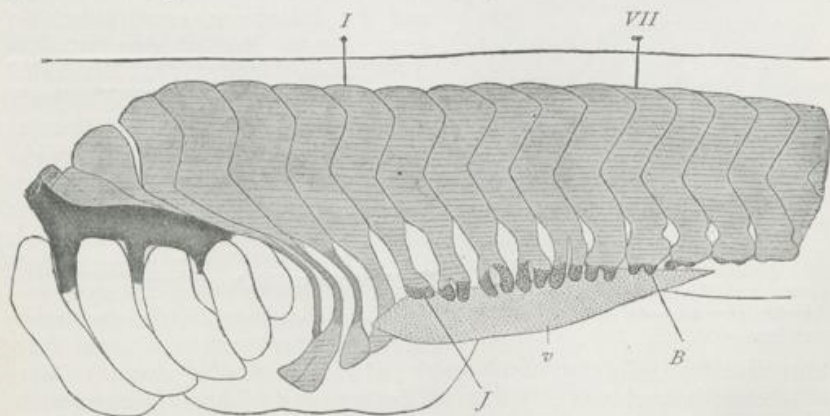


Fig. 250. Vorderer Rumpfmyotome und metotische Muskelsegmente eines 19 mm langen Embryo von *Spinax niger*. Nach BRAUS.

v Brustflosse, *J-B* Muskelknospen der Brustflosse, *I-VII* Rumpfmyotome.

bei welchen die Vorgänge am klarsten zu überschauen sind (Fig. 250), sprossen je zwei Knospen, eine vordere und eine hintere (*J-B*), aus einer größeren Anzahl von Muskelsegmenten (*I-VII*) hervor, wachsen in die Anlagen der paarigen Flossen (*v*) hinein und bilden sich in ihnen in Muskelfasern um. Sie lösen sich bald ganz von den Muskelsegmenten ab und stellen kleine Säckchen dar, die von einem einschichtigen, niedrigen Zylinderepithel ausgekleidet werden und eine kleine Höhle einschließen. Im weiteren Verlauf teilen sie sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, aus denen sich die Muskeln für die entgegengesetzten Flossenseiten herleiten. Auf dem Querschnitt durch einen menschlichen Embryo (Fig. 246) 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.

Harn- und Geschlechtsorgane stehen anatomisch und genetisch in so nahen Beziehungen zueinander, daß sie mit Recht in der Anatomie unter dem gemeinsamen Namen des Urogenitalsystems oder des Harn-Geschlechtsapparates zusammengefaßt werden.

Wir wenden uns hiermit wieder zu einem der interessantesten Abschnitte der Entwicklungsgeschichte, da sich hier wie bei keinem anderen Organsystem viele wichtige Umwandlungen während des embryonalen Lebens vollziehen. So lassen sich bei den höheren Wirbeltieren drei verschiedene Stadien in der Entwicklung der Harnorgane als das Stadium der Vorniere (*Pronephros*), Urnieren (*Mesonephros*) und bleibenden Niere (*Metanephros*) unterscheiden, mit deren Studium wir diesen Abschnitt beginnen wollen.

Ehe ich auf die Darstellung der einzelnen Verhältnisse eingehe, schiebe ich einige einleitende Bemerkungen über die Körperregion

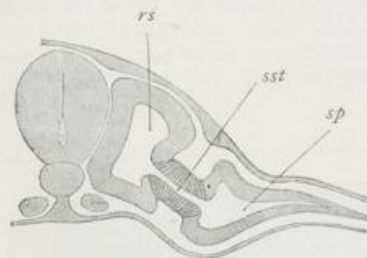


Fig. 251. Schematische Darstellung der Differenzierung des Mesoderm. Nach FELIX.

rs Rückensegment, *sst* Segmentstiel (dunkler schraffiert), *sp* Seitenplatte mit Leibeshöhle. Alle drei Abschnitte sind noch mit Höhlungen versehen.

röhrenförmige Höhlung, durch welche die Segmenthöhle und das Cölon untereinander verbunden werden; bei anderen ist das Lumen geschwunden; die Segmentstiele sind daher solide Zellstränge. Infolge ihrer Abstammung aus den Rumpsegmenten sind sie streng metamere Bildungen. Mit fortschreitender Entwicklung lösen sie sich von den Rückensegmenten

voraus, in welcher sich die drei oben unterschiedenen Abschnitte des Exkretionssystems, nämlich die Harnkanälchen der Vorniere, der Urnieren und der Nachnieren, entwickeln. Ihr gemeinsamer Mutterboden ist das Übergangsgebiet der Rückensegmente in die Seitenplatte. Bevor sich beide Abschnitte vollständig voneinander trennen, entstehen durch allmähliche Abschnürung zwischen ihnen dünnere Verbindungsstränge, die längere Zeit erhalten bleiben und von FELIX als *Ursegmentstiel* resp. *Segmentstiele* bezeichnet werden (Fig. 251 *sst*).

In manchen Wirbeltierklassen zeigen sie vorübergehend eine enge,

ab, während sie mit den Seitenplatten oder dem Epithelüberzug der Leibeshöhle entweder dauernd oder wenigstens noch längere Zeit in Verbindung bleiben. In ersterem Fall entstehen an der Verbindungsstelle die charakteristischen Nierentrichter oder Nephrostomata.

Die einzelnen Segmentstiele sind namentlich bei niederen Wirbeltieren und im vorderen Rumpfabschnitt deutlich voneinander gesondert, bei höheren Wirbeltieren und kaudalwärts verlieren sie gewöhnlich ihre Abgrenzung, indem sie dicht hintereinander zusammengedrängt sind und eine scheinbar einheitliche Zellenmasse bilden, den nephrogenen Gewebsstrang; aus diesem sondern sich dann wieder Kanälchen erst im Laufe der weiteren Entwicklung deutlich ab.

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 Wirbeltiere 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 bei 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 dritten und vierten Rückensegmentes beginnend, nach rückwärts an. Dort, wo der segmentierte in den unsegmentierten Teil des mittleren

Keimblattes übergeht, wachsen aus seinem parietalen Blatt an der Ansatzstelle mehrerer Segmentstiele eine Anzahl segmen-

tal hintereinander angeordneter Zellstränge hervor (Fig. 252 *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 Längskanal, der Vornierengang, entstanden, der sich über mehrere Rückensegmente erstreckt und durch

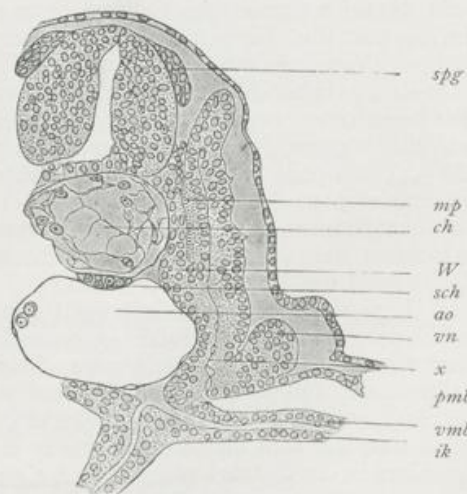


Fig. 252. Querschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus*. Nach RABL.

ch Chorda, *spg* Spinalknoten, *mp* Muskelplatte des Rückensegmentes, *W* skeletogenes Gewebe, das aus der medialen Wand des Rückensegments hervorgewuchert ist, *sch* subchordaler Strang, *ao* Aorta, *ik* inneres Keimblatt, *pmb*, *vmb* parietales, viszerales Mittelblatt, *vn* Vorniere, *x* Spalte im Segment, welches noch mit der Leibeshöhle in Zusammenhang steht.

mehrere hintereinander gelegene Öffnungen, die Vornierentrichter, mit der Leibeshöhle verbunden ist (Fig. 255 *vn*).

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. 255 *vn*), sei es nun, daß, wie WILHE 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 Rückensegment und Seitenplatte aneinander grenzen, dadurch an, daß an dem parietalen Blatt der letzteren einzelne solide, segmental angeordnete Wucherungen entstehen, sich aushöhlen (Fig. 253 *u*) und an ihren, dem äußeren Keimblatt zugewandten Enden zu einem Längskanal verbinden. Der so entstandene Vornierengang (Fig. 253 *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 Säugetieren (RABL) wieder anschließen lassen, ein Vornierenkanal in verkümmerter Form an (Fig. 137 *Wd*) und bleibt durch einzelne Trichter mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen. Er macht sich zuerst bemerkbar bei Hühnerembryonen von acht Rückensegmenten 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).

Eine eigenartige Beschaffenheit gewinnt endlich die Vorniere, wie es scheint, bei allen Wirbeltieren 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 MALPIGHISCHEN Körperchen der Niere in ein Büschel von Kapillaren 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. 254) 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 Wirbeltieren, bei denen die Vorniere vorübergehend wirklich in Funktion tritt, wie bei den Larven der Amphibien, bei den Cyklostomen und Teleostiern, erreicht ihr Glomerulus eine ansehnliche Entwicklung, während er bei den Selachiern und den Amnioten rudimentär bleibt und später ganz zurückgebildet wird. Im ersten Fall wird wahrscheinlich durch diese Einrichtung Flüssigkeit oder Harnwasser ausgeschieden, das dann durch die Öffnungen der Vornierenkanälchen aufgenommen und durch den gleich weiter zu besprechenden Vornierengang nach außen entleert wird. Bemerkenswert

und für die Struktur der Vorniere charakteristisch ist dabei der eine Punkt, daß der Gefäßknäuel sich nicht in der Wand der Vornierenkanälchen selbst, wie es bei den Kanälchen der Urnieren der Fall ist, sondern in der Wand der Leibeshöhle entwickelt hat und daß nur durch ihre Vermittlung das Harnwasser abgeführt werden kann. Zu diesem Zweck hat sich bei vielen Wirbeltieren 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 viszeralem Blatt des Bauchfells Verwachsungen nachträglich zustande gekommen sind und eine Art Vornierenkammer hervorgerufen haben. Bei den Teleostiern ist die Vornierenkammer vollständig abgeschlossen, teilweise dagegen nur bei *Lepidosteus*, *Ichthyophis*, Krokodilen und Cheloniern.

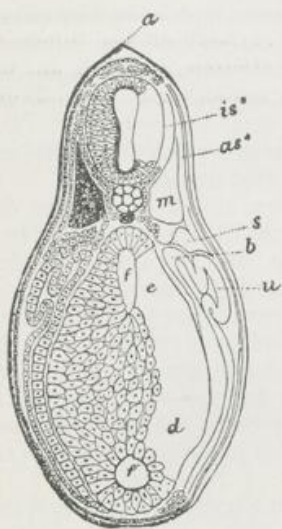


Fig. 253.

Fig. 253. Querschnitt durch eine sehr junge Kaulquappe von *Bombinator* in der Gegend des vorderen Endes des Dottersackes. 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* Übergang des parietalen in das viszerale Mittelblatt, *u* Vorniere, *f* Darmhöhle, *e* Darmblatt, in die Dotterzellenmasse *d* übergehend, *f'* ventraler Blindsack des Darmes, der zur Leber wird.

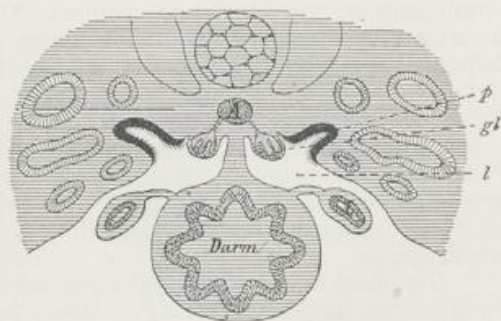


Fig. 254.

Fig. 254. Querschnitt durch die Vorniere von *Triton taeniatus* (6 mm). Nach SEMON.

p Peritonealtrichter, *gl* Glomerulus, *l* Leibeshöhle.

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 Kloake öffnet. Man findet ihn bei allen Wirbeltieren (Fig. 137*Wd*) in der Gegend, wo die Rücken-segmente (*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. 137*Wd*); später entfernt er sich weiter von ihm und rückt in größere Tiefe, indem sich embryonales Bindegewebe dazwischenschiebt (Fig. 147*wed*) u. Fig. 256*ug*). Der Kanal hat eine Anzahl verschiedener Namen erhalten und wird in der Literatur als Vornierengang, Urnierengang, WOLFFScher Gang oder

Segmentalgang aufgeführt. Die verschiedene Benennung erklärt sich daraus, daß der Kanal im Laufe der Entwicklung des Nierensystems seine Funktion wechselt und ursprünglich nur für die Vorniere, später für die Urniere als Ausführungsgang dient.

Über die Entstehung des Kanals haben die Ansichten lange Zeit hin und her geschwankt. Aus den vielen, oft widersprechenden Untersuchungen scheint sich mir jetzt folgender Tatbestand zu ergeben, zu welchem auch FELIX in seiner zusammenfassenden Darstellung der Harnorgane gekommen ist.

Bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme des Amphioxus, entwickelt sich der vordere Abschnitt des Vornierenganges aus dem mittleren Keimblatt in der Weise, daß die früher beschriebenen, in geringer Anzahl segmental entstandenen Vornierenkanälchen sich mit ihren freien Enden nach hinten umbiegen und sich untereinander verbinden. Der mittlere und der hintere Abschnitt dagegen zeigen nach den einzelnen Wirbeltierklassen 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 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 Säugetieren 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. 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.

b) Die Urniere (WOLFFScher Körper). Der Urnieren- oder WOLFFSche Gang.

Nach Entstehung des Vornierensystems entwickelt sich bei allen Wirbeltieren nach Ablauf eines bald kürzeren, bald längeren Zeitintervalls eine noch umfangreichere, zur Harnsekretion dienende Drüse, die Urniere oder der WOLFFSche 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 bei denjenigen Wirbeltieren, bei denen die Vorniere vorübergehend zur Funktion gelangt, wie bei den Amphibien und Teleostiern. Die Urniere legt sich unmittelbar nach hinten von den Vornierenkanälchen an dem folgenden Abschnitt des Vornierenganges an, den man daher von jetzt ab auch als Urnieren- oder WOLFFSchen Gang bezeichnet.

Wenn es heißt, eine Drüse entwickelt sich am Urnierengang, wird man zunächst daran denken, daß aus seiner Wand seitliche Sprossen hervorzunehmen und sich 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 Drüsenkanälchen der Urniere unabhängig vom Urnierengang; ihr Mutterboden sind die Segmentstiele (Fig. 251 *sst*), wie schon in den einleitenden Bemerkungen (S. 246) hervorgehoben wurde. Besonders deutlich ist dies bei den Selachiern zu erkennen. Ihre Segmentstiele sind hohl (Fig. 255) und setzen die Leibeshöhle und die meist gut ausgebildeten Segmenthöhlen in direkte Verbindung untereinander; sie liegen ferner dem schon früher beschriebenen Vornierengang medianwärts dicht an. In die einzelnen Urnierenkanälchen wandeln sie sich darauf in der Weise um, daß ihr eines Ende mit der Leibeshöhle verbunden bleibt, das andere aber sich vom Rückensegment abtrennt (Fig. 256 *uk¹*), sich dicht an den Vornierengang anlegt, mit seiner Wand

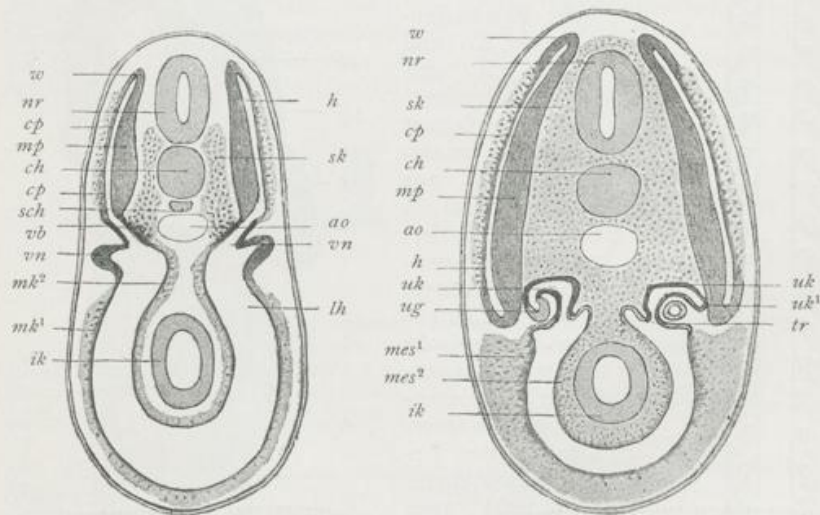


Fig. 255.

Fig. 256.

Fig. 255 u. 256. Schemata von Querschnitten durch jüngere und ältere Selachier-Embryonen. Nach WILHE. Siehe Erklärung S. 124.

verschmilzt und sich in ihn öffnet. Auf dem Schema (Fig. 256) ist rechts die Ablösung des Verbindungsstiels von dem Rückensegment, links die Verschmelzung des abgelösten Endes mit dem Urnierengang dargestellt. Dieser ganzen Entstehungsweise nach ist die Urniere ein von vornherein segmental angelegtes Organ, von welchem eine von RABL ausgeführte Rekonstruktion (Fig. 257) ein anschauliches Bild liefert. Denn wie bei den Selachiern am besten zu verfolgen ist, entwickelt sich je ein Urnierenkanälchen aus je einem Rückensegment. Bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren sind die Verbindungsstiele der Rückensegmente mit der Seitenplatte solide Zellenstränge (Nephrotome, Urnierenstränge); sie sind meist dicht zusammengedrängt, erscheinen wie eine verschmolzene Zellenmasse, die zwischen Rückensegmente und Seitenplatten hinein-

geschoben ist, und bilden so den oben (S. 247) erwähnten nephrogenen Gewebsstrang, den man früher auch Mittelplatte, intermediäre Zell-

masse und Urnierenblastem genannt hat. Später erhalten die Stränge gewöhnlich eine kleine Höhlung (Fig. 147st) und werden als gesonderte Kanäle auch dadurch besser erkennbar, daß sie weiter auseinanderrücken und sich durch schärfere Konturen gegen das umgebende Gewebe absetzen.

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 (Fig. 257) und kann als eine sammelförmige Drüse bezeichnet werden, zusammengesetzt aus einem lateral in einiger Entfernung vom Mesenterium gelegenen, längs verlaufenden Sammelrohr und aus medianwärts ansitzenden, kurzen Querästchen, den Urnierenkanälchen.

Bald nach ihrer Verbindung mit dem Urnierengang beginnen die einzelnen Urnierenkanälchen 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 BOWMANSCHEN KAPSEL

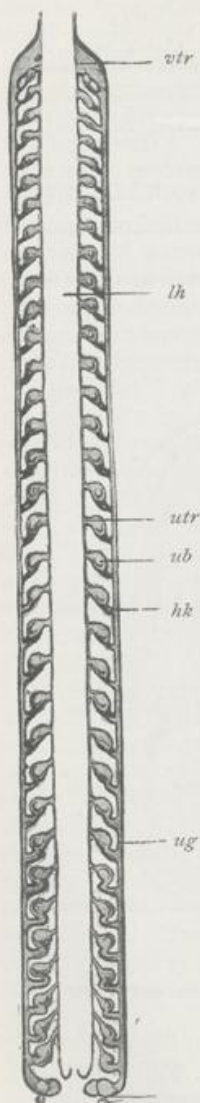


Fig. 257. Rekonstruktion der Urniere eines männlichen Pristiurus von 17 mm Länge. Nach RABL und FELIX.
hk Hauptkanälchen, lh Leibeshöhle, utr Urnierentrichter, ub Urnierenbläschen, ug Urnierengang, vtr Vornierentrichter.

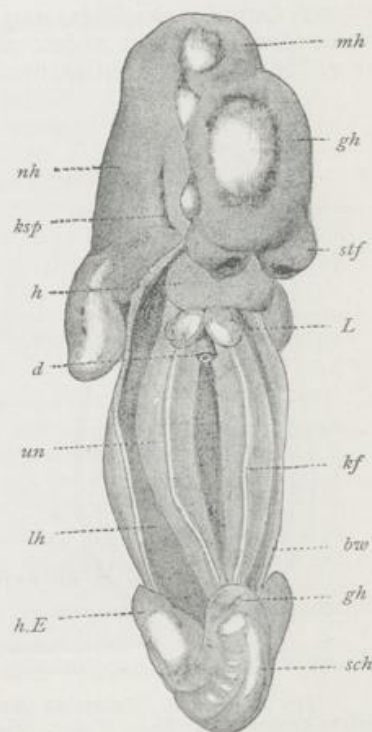


Fig. 258. Totalansicht der Urniere eines menschlichen Embryo. Aus KOLLMANN.

Die Leibeshöhle ist eröffnet, der Darm und seine Drüsen sind entfernt, man sieht von vorn auf die Urnierenfalten, welche sich von der Lungenanlage bis in das kleine Becken erstrecken.

mh Mittelhirn, gh Großhirn, sf Stirnfortsatz, ksp Kiemenspalte, h Herz, l Lunge, d Darm ist abgeschnitten, un Urniere, kf Keimfalte, lh Leibeshöhle, bw Bauchwand, gh Genitalhöcker, h.E hintere Extremität, sch Schwanzende.

um. An diese treten von den in der Nähe der Urniere vorbeiziehenden, primitiven Aorten einzelnen Querästchen heran und lösen sich in ein Büschel von Kapillaren auf, aus denen sich ein abführendes Gefäß sammelt und zu den Kardinalvenen (siehe Kap. XII) begibt. Der Blutgefäßknäuel (Glomerulus) wächst nun in das Epithelbläschen hinein, dessen mediale Wand er vor sich herreibt und in das Innere einstülpt. Hierbei werden am eingestülpten Wandteil die Epithelzellen stark abgeplattet, während sie auf der entgegengesetzten Seite hoch und kubisch bleiben. Ein derartiges Gebilde, das aus einem Gefäßknäuel und der umhüllenden BOWMANSchen Kapsel besteht, nennen wir ein MALPIGHISCHES Körperchen, ein Organ, das für die Urniere und die bleibende Niere der Wirbeltiere überaus bezeichnend ist. Außer dem erweiterten mittleren Teil ist an jedem Urnierenkanälchen 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. Dieses bildet sich in den einzelnen Wirbeltierklassen in verschiedener Weise um. Bei einigen, wie bei Selachiern, behält es seinen Zusammenhang mit der Leibeshöhle auch beim ausgewachsenen Tiere bei und beginnt am Bauchfell mit einer von Flimmerzellen umgebenen Öffnung, die, von SEMPER entdeckt, als Nierentrichter (Nephrostom) bezeichnet worden ist.

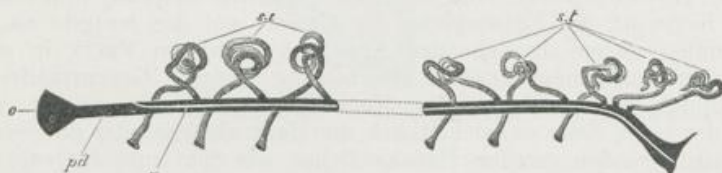


Fig. 259. Schema des ursprünglichen Zustandes der Niere beim Selachier-Embryo. *pd* Urnierengang, der sich bei *o* in die Leibeshöhle und am anderen Ende in die Kloake öffnet, *x* Linie, längs welcher sich vom Urnierengang der am Schema nach unten gelegene MÜLLERSche Gang abteilt, *s, t* Urnierenkanälchen, die einerseits in die Leibeshöhle, andererseits in den Urnierengang münden.

Die Einrichtung erinnert an ähnliche Gebilde, welche die Exkretionsorgane der gegliederten Würmer besitzen. Bei den Amnioten indessen lösen sich die Urnierenkanälchen von dem Epithel der Leibeshöhle ebenso wie von den Rückensegmenten frühzeitig und vollständig ab und verlieren dadurch jede Beziehung zur Leibeshöhle.

Bei den meisten Wirbeltieren entwickelt sich die Urniere zu einem voluminösen Organ. Es beginnen nämlich die zuerst kurzen Urnierenkanälchen stärker in die Länge zu wachsen und sich dabei in zahlreiche Windungen aufzuschlingeln (Fig. 259 *s, t*). Außerdem kommt es zur Entstehung neuer Kanälchen zweiter und dritter Ordnung. Auch diese bilden sich wieder unabhängig vom Urnierengang dorsal von den zuerst entstandenen Querkanälchen; sie nähern sich mit ihrem blinden Ende dem primären Harnkanälchen und vereinigen sich mit seinem Endabschnitt, welcher sich so zu einem Sammelrohr umwandelt. Gleichzeitig legt sich an einem jeden von ihnen auch ein MALPIGHISCHES Körperchen an. Gewöhnlich findet sich bei den meisten Wirbeltieren das Verhältnis durchgeführt, daß der vorderste Teil, der später zu den Geschlechtsdrüsen in Beziehung tritt, einfache Kanälchen behält, und daß nur der hintere Teil durch Bildung sekundärer und tertiärer Äste

in eine zusammengesetztere Form übergeht. — Je mehr die Urniere mit der Schlängelung ihrer Kanälchen und ihrer weiteren Differenzierung an Volum zunimmt, um so mehr grenzt sie sich von ihrer Umgebung ab, wie Fig. 258 von einem menschlichen Embryo lehrt; sie tritt zugleich aus der Rumpfwand als deutlich gesondertes Organ in die Leibeshöhle hervor, wo sie zu beiden Seiten des Darmgekröses ein vorspringendes Band bildet (Fig. 265 WK).

Das fernere Schicksal der Urniere ist in den einzelnen Wirbeltierklassen ein verschiedenes. Bei den Anamnia (Fischen und Amphibien) wird die Urniere zum bleibenden Harnorgan und gewinnt außerdem noch Beziehungen zum Geschlechtsapparat, auf welche später eingegangen werden wird. Bei Vögeln und Säugetieren dagegen fungiert die Urniere nur kurze Zeit während des embryonalen Lebens; bald nach ihrer Anlage erfährt sie schon Rückbildungen und bleibt schließlich nur teilweise erhalten, soweit sie in den Dienst des Geschlechtsapparats tritt und zur Ausführung der Geschlechtsprodukte mitverwendet wird.

c) Die Nachniere (Metanephros).

Die Ausscheidung des Harns übernimmt bei den Amnioten eine dritte, am hinteren Endstück des Urnierenganges sich anlegende Drüse; die bleibende Niere. Sie hat einen doppelten Ursprung und schließt sich hierin an die Entwicklung der Urniere auf das innigste an, wie gegenüber vielen abweichenden Ansichten auch von FELIX in seiner jüngsten zusammenfassenden Bearbeitung unseres Gegenstandes im Handbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte gelehrt wird. Auf der einen Seite entwickelt sich die Marksubstanz oder das System der ausführenden geraden Harnkanälchen aus dem zum Nierenbecken erweiterten Ureter, auf der anderen Seite entstehen getrennt hiervon die sezernierenden oder gewundenen Harnkanälchen aus einem eigenen Blastem, welches sich an das Blastem der Urnierenkanälchen, das nephrogene Gewebe, anschließt, gewissermaßen nur sein hinterster Abschnitt ist und daher als metanephrogenes Gewebe bezeichnet wird.

Im einzelnen gestaltet sich der Entwicklungsgang in folgender Weise: Zuerst bildet sich in der von KUPFFER entdeckten Weise am Ende des Urnierenganges (Fig. 260 *ung*) aus seiner dorsalen Wandung eine Ausstülpung, der Harnleiter oder Ureter (*ur*); dann wächst er nach vorn in die Länge aus und dringt dabei in das zellenreiche metanephrogene Gewebe (*mng*) hinein. In ihm weitet sich sein blindes Ende etwas aus und liefert den bei den Säugetieren als Nierenbecken (*nb*) bezeichneten Abschnitt. Aus ihm gehen durch Sprossung die Nierenkelche und aus diesem durch weiter fortgesetzte Sprossung und Teilung die Ausflußröhren (Ductus papillares) und Sammelröhren hervor.

Indem die Sammelröhren in das metanephrogene Gewebe, die Anlage der Nierenrinde, hineindringen, zerlegen sie es in einzelne Stücke, werden von diesen an ihren Enden, die sich etwas ampullenartig ausweiten, wie von Kappen umhüllt und machen mit ihnen die weiteren Veränderungen, welche zur Entstehung der verschiedenen Generationen von Sammelröhren führen, gemeinsam durch. Wie die Ampulle sich teilt, um einer neuen Ordnung von Sammelröhren den Ursprung zu geben, so wird auch die Kappe in zwei neue zerlegt usw., so daß alle zur Ampulle erweiterten Enden, auch der zuletzt gebildeten Generation von Sammelröhren, ihren Überzug erhalten (Fig. 261 *Sr* u. *mk*). Zu

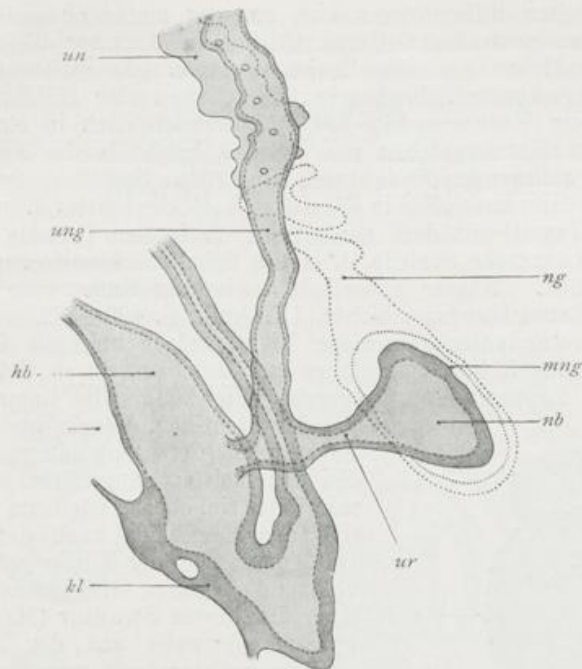


Fig. 260. **Rekonstruktion der Nierenanlage eines menschlichen Embryo aus dem Anfang der 5. Woche.** Nach SCHREINER.

un Urniere, *ung* Urnierengang, *ur* Ureter, *nb* Nierenbecken, *hb* Harnblase, *kl* Kloakenmembran, *mng* metanephrogener Gewebsstrang, *ng* Rest des nephrogenen Gewebsstranges.

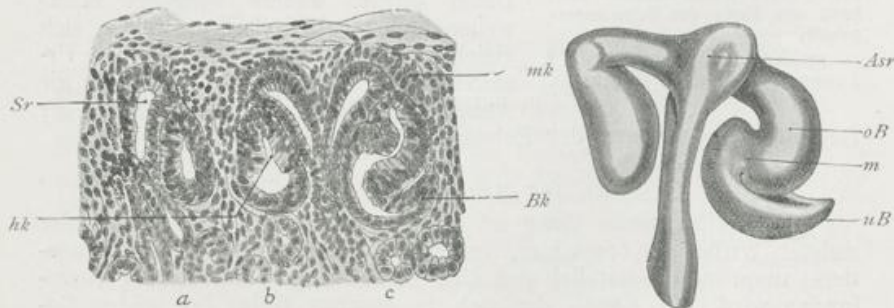


Fig. 261.

Fig. 262.

Fig. 261. **Schnitt durch die Niere eines menschlichen Fötus des 7. Monats.** Nach SCHREINER AUS FELIX.

In dem Schnitte sind zwei Sammelröhren mit ihren metanephrogenen Kappen (*mk*) und zwischen ihnen drei Harnkanälchen (*a*, *b*, *c*) auf verschiedener Entwicklungshöhe zu sehen. Kanälchen *a* beginnt sich zu strecken, *b* hat die Anlage des Hauptkanälchens (*hk*) ausgestülpt, *c* hat sich S-förmig gekrümmt; der untere Bogen des *S* wandelt sich in die BOWMANSche Kapsel (*Bk*) um.

Fig. 262. **Modell eines sich entwickelnden Harnkanälchens der menschlichen Niere.** Nach STOERK AUS FELIX.

Das Harnkanälchen ist S-förmig gebogen. *Asr* Ampulle des Sammelrohres, *oB* oberer Bogen, *uB* unterer Bogen (BOWMANSche Kapsel), *m* Mittelstück.

gewissen Zeiten differenzieren sich aus der metanephrogenen Kappe die einzelnen gewundenen Harnkanälchen in ähnlicher Weise, wie die Urnierenkanälchen aus dem Urnierenblastem. Es differenzieren sich schärfer abgegrenzte Zellenkugeln; sie erhalten eine Höhlung, werden dadurch zum Nachnierenbläschen und wandeln sich in ein S-förmig gekrümmtes Harnkanälchen um. Dieses bricht in die Ampulle mit seinem ihr anliegenden Ende durch (Fig. 262). Später sondert sich das gewundene Harnkanälchen in die definitiven Abschnitte: 1. in die BOWMANSche Kapsel mit dem Glomerulus, 2. in den Tubulus contortus, 3. in die HENLEsche Schleife, 4. in das Schaltstück und 5. in das Verbindungsstück. Nähere Einzelheiten hierüber findet man im Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, IX. Aufl., S. 498—502.

Die voluminöser gewordene Niere, welche bald die Urniere an Größe überflügelt hat, ist anfangs aus einzelnen, durch tiefe Furchen getrennten Lappen zusammengesetzt (Fig. 263). Die Lappung bleibt

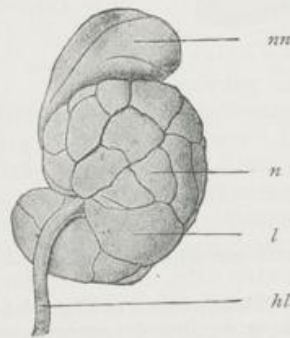


Fig. 263. Niere und Nebenniere eines menschlichen Embryo am Ende der Schwangerschaft.

nn Nebenniere, n Niere, l Lappen der Niere, hl Harnleiter.

bei den Reptilien, Vögeln und einzelnen Säugetieren (Cetaceen) dauernd erhalten. Bei den meisten Säugetieren jedoch verschwindet sie, ebenso wie beim Menschen, (bei dem Menschen nach der Geburt). Die Oberfläche der Niere gewinnt eine vollständig glatte Beschaffenheit; nur noch die innere Struktur (MALPIGHISCHE Pyramiden) weist auf die Zusammensetzung aus einzelnen, ursprünglich auch äußerlich gesonderten Abschnitten hin.

Der Übersichtlichkeit halber wurde die Entwicklung der drei Abschnitte der Urniere, 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 der MÜLLERSchen Gänge, der

Geschlechtsorgane und der Nebenniere.

d) Der MÜLLERSche Gang.

Der MÜLLERSche Gang ist ein Kanal, der bei Embryonen der meisten Wirbeltiere (Selachier, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere) ursprünglich parallel und dicht neben dem Urnierenangang vorgefunden wird, ein Kanal, der sich in gleicher Weise bei beiden Geschlechtern anlegt, aber später in jedem eine verschiedene Verwendung findet. Seine Entwicklung vollzieht sich in den einzelnen Wirbeltierklassen in etwas verschiedener Weise. Bei den Selachiern entsteht er direkt aus dem Urnierenangang (SEMPER, BALFOUR, HOFFMANN, RABL). Dieser weitet sich aus, erhält auf dem Querschnitt (Fig. 264, 4) eine ovale Form und gewinnt an seiner dorsalen (sd) und seiner ventralen Hälfte (od), welche an das Peritonealepithel unmittelbar angrenzt, eine verschiedene Beschaffenheit. An der dorsalen Hälfte münden die Urnierenkanälchen ein, während ventralwärts sich die Wand bedeutend verdickt. Hierauf erfolgt eine Trennung der beiden Teile, die in geringer Entfernung vom vorderen Ende beginnt (Querschnitt 3—1) und nach

hinten bis zur Einmündungsstelle in den Enddarm fortschreitet. Das dorsal gelegene Spaltungsprodukt ist der bleibende Urnierengang (*wd*); er zeigt ursprünglich ein weiteres Lumen und nimmt die Harnkanälchen auf (Fig. 259 *st*). Ventral zwischen ihm und dem Epithel der Leibeshöhle liegt der MÜLLERSche Gang (Fig. 264 *od* u. 259); dieser ist zuerst nur wenig durchgängig, weitet sich aber später viel bedeutender aus. Beim Spaltungsprozeß wird ihm das vordere Anfangsstück des primären Kanals (Fig. 259 *pd*) zugeteilt, welches auf S. 247 als Vorniere beschrieben wurde und durch einen Flimmertrichter (Fig. 259 *o*) in die Leibeshöhle ausmündet. Der Flimmertrichter wird zum Ostium abdominale tubae.

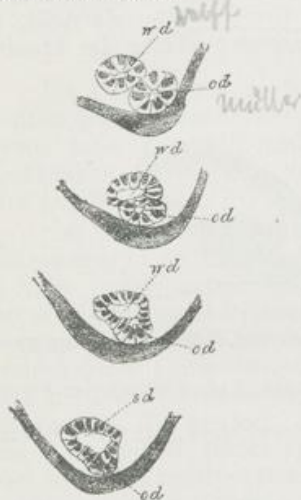


Fig. 264. Vier Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Urnierenganges eines weiblichen Embryo von *Scyllium canicula*. Nach BALFOUR.

Die Abbildung zeigt, wie sich vom Urnierengang *sd* und *wd* der MÜLLERSche Gang *od* abspaltet.

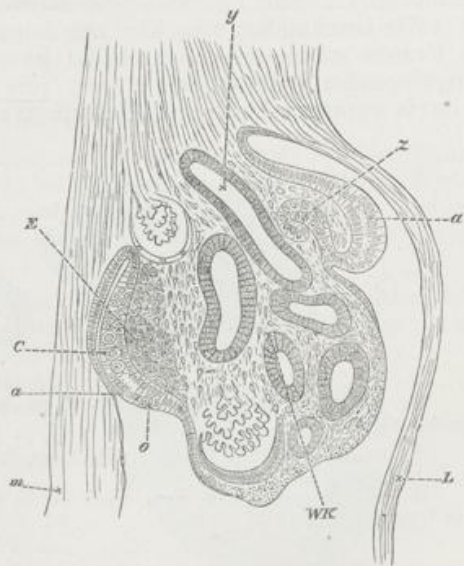


Fig. 265. Querschnitt durch die Urniere, die Anlage des Müllerschen Ganges und die Keimdrüse beim Hühnerembryo vom 4. Tage. Nach WALDEYER. Vergr. 160-fach.

m Mesenterium, *L* Rumpfplatte, *a'* die Gegend des Keimepithels, von welcher sich das vordere Ende des MÜLLERSchen Ganges (*z*) eingestülpt hat, *a* verdickte Partie des Keimepithels, in welcher die primären Keimzellen *C* und *o* liegen, *E* modifiziertes Mesenchym, woraus das Stroma der Keimdrüse gebildet wird, *WK* Urniere, *y* Urnierengang.

Die Spaltung des einfachen Urnierenganges in zwei dicht nebeneinander gelegene Kanäle ist ein eigentümlicher Vorgang, der nur verständlich wird unter der Voraussetzung, daß der Urnierengang eine doppelte Funktion besessen hat. Wahrscheinlich diente er ursprünglich sowohl zur Ausführung des von den Urnierenkanälchen gelieferten Exkretes, als auch nahm er durch seine Vornierentrichter aus der Leibeshöhle die bei der Reife in sie entleerten Geschlechtsprodukte, Eier oder Samenfäden, auf und leitete sie nach außen. Ähnliches beobachtet man häufig bei wirbellosen Tieren, z. B. in verschiedenen Abteilungen der Würmer, bei denen auch die Segmentkanäle, welche die Leibeshöhle durchbohren, sowohl Exkrete des Körpers als auch die Geschlechts-

produkte nach außen befördern. Bei den Wirbeltieren ist dann eine jede der zwei Funktionen auf einen besonderen Kanal übertragen worden, von denen der eine die Verbindung mit der Leibeshöhle verliert, dagegen mit den queren Urnierenkanälchen in Zusammenhang bleibt, der andere die Flimmertrichter der Vorniere zugeteilt erhält und so zur Ausführung der Geschlechtsprodukte (Eier) geeignet wird.

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren ist die Entwicklungsweise des MÜLLERSchen Ganges, besonders im Vergleich zu den bei Selachiern beobachteten Verhältnissen, noch Gegenstand wissenschaftlicher Kontroverse, über welche mein Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte (IX. Aufl., S. 502–507) nähere Auskunft gibt.

Wir beschränken uns hier auf folgende Angaben: Zurzeit, wo die Urniere schon weiter ausgebildet ist und einen in die Leibeshöhle vorspringenden, bandartigen Körper (die Urnierenfalte) darstellt, ist in ihrem vorderen Bereiche und an ihrer lateralen Fläche das kraniale

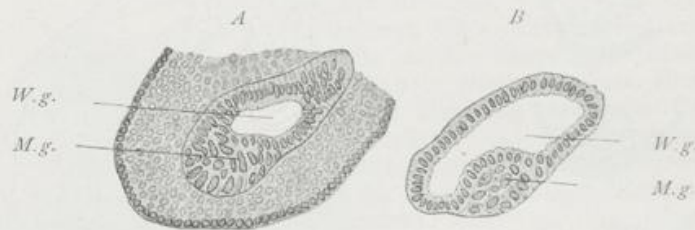


Fig. 266. Querschnitte durch den Wolffschen und Müllerschen Gang zweier menschlicher Embryonen. Nach NAGEL.

A eines menschlichen Embryo von 21 mm Länge, B eines männlichen Embryo von 22 mm Länge.

W.g. WOLFFScher Gang, M.g. Ende des in Entwicklung begriffenen MÜLLERSchen Ganges.

Ende des MÜLLERSchen Ganges als Rinne angelegt, die von Zylinderzellen ausgekleidet wird. 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. 265 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, Säugetieren und vom Menschen (Fig. 266) liefern gleiche Befunde. Die Anlage wächst dann, mit ihrem hinteren Ende immer dem Urnierengang ganz dicht angeschmiegt und ihm folgend, weiter nach hinten, bis sie die Kloake 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.

e) Das Keimepithel.

Zurzeit, wo sich der MÜLLERSche Gang anlegt, sind bei den Wirbeltieren auch die ersten Spuren der Geschlechtsdrüsen nachzuweisen. Ihr Mutterboden ist gleichfalls das Epithel der Leibeshöhle. Dieses gewinnt z. B. beim Hühnerembryo, welcher der Beschreibung zur Grund-

lage dienen soll, in den verschiedenen Bezirken der Leibeshöhle ein verschiedenes Aussehen (Fig. 265): 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 größeren 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 MÜLLERSche Gang entwickelt, und 2. längs eines Streifens (*a*), der an der medialen Seite der Urniere von vorn nach hinten hinzieht und als Keimepithel (WALDEYER) 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 Wirbeltieren; daher kann ich mich einfach auf die Darstellung der Befunde beschränken, welche man von Embryonen des Huhns und der Säugtiere erhalten hat.

Am fünften Bebrütungstag etwa nimmt das Keimepithel beim Hühnerembryo an Dicke bedeutend zu und wird 2–3 Zellenlagen stark. In ihm treten einige Elemente hervor, die sich durch Protoplasma-reichtum und durch große und rundliche Kerne auszeichnen (Fig. 265 C u. o), die sogenannten Ureier (Ovogonien, WALDEYER). Unter dem Keimepithel findet sich zu jener Zeit schon embryonales Bindegewebe mit sternförmigen Zellen (*E*), welche in lebhafter Wucherung begriffen sind. Auf diese Weise entsteht an der medianen Seite der Urniere die Geschlechtsleiste, welche von den Harnkanälchen durch eine dazwischen befindliche geringe Quantität von embryonaler Binde-substanz getrennt ist.

Ähnliche Veränderungen wie beim Hühnerembryo 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 Kernteilungsfiguren aufweist, und zwischen dem unter ihm liegenden Gewebe mehr und mehr an Deutlichkeit. Es rührt dies einfach daher, daß jetzt ein Durchwachungsprozeß des Epithels und des embryonalen Bindegewebes stattfindet (Fig. 267). Mit Absicht sage ich: ein Durchwachungsprozeß, indem ich unentschieden lasse, ob mehr das Keimepithel infolge 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 aktiv beteiligt.

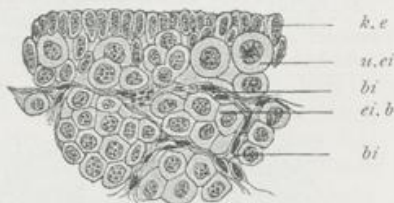


Fig. 267. Querschnitt durch den Eierstock eines 5 Tage alten Kaninchens. Stark vergrößert. Nach BALFOUR. *k.e* Keimepithel, *u.ei* Ureier, *ei.b* Eiballen, *bi* Bindegewebe.

Infolge des Durchwachungsprozesses, welcher lange Zeit während der Entwicklung fort dauert, gehen aus dem Keimepithel dünnere und

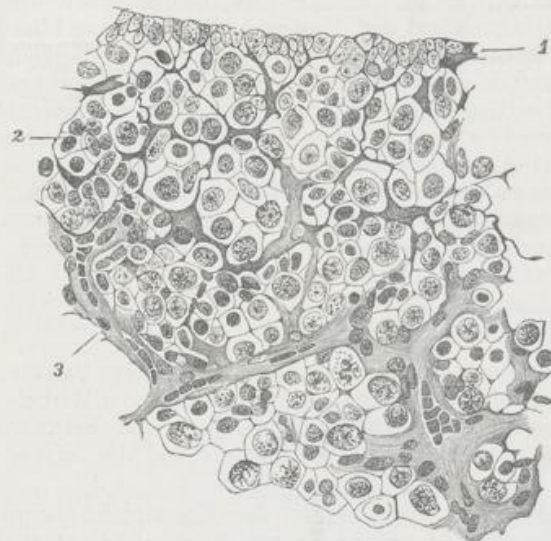


Fig. 268. Schnitt durch den Eierstock eines menschlichen Embryo von 11 cm Rumpflänge. Nach NAGEL.
1 Äußere Schicht der Eierstocksanlage (das spätere Eierstocksepithel), 2 Eifächer, 3 Stromagefäße.

e. sch u. e u. e

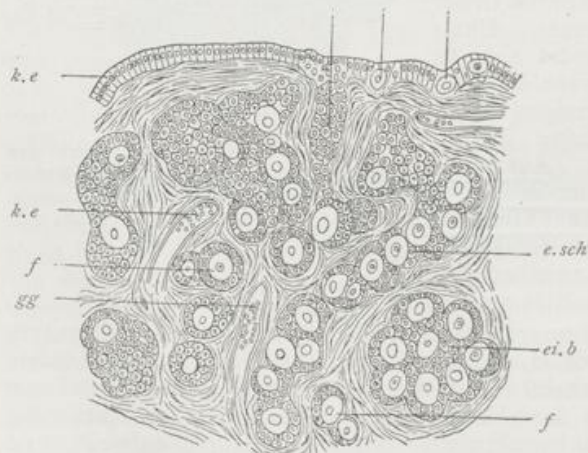


Fig. 269. Teil eines sagittalen Durchschnitts vom Eierstock eines neugeborenen Kindes. Stark vergrößert. Nach WALDEYER.

k.e Keimepithel, *e.sch* PFLÜGERSche Schläuche, *u.e* im Keimepithel gelegene Ureier, *e.sch'* langer, in Follikelbildung begriffener PFLÜGERScher Schlauch, *ei.b* Eiballen, ebenfalls in der Zerlegung in Follikel begriffen, *f* jüngste, bereits isolierte Follikel, *gg* Gefäße.

In den Schläuchen und Eiballen sind die Primordialeier und die kleineren Epithelzellen, das spätere Follikel-epithel, zu unterscheiden.

stärkere Zellenstränge und Ballen (Fig. 267 und 268) hervor, welche nach ihrem Entdecker den Namen der PFLÜGERSchen Schläuche erhalten haben.

Zuweilen treten sie hier und da durch seitliche Äste in Verbindung miteinander. Zusammen mit dem sie trennenden Bindegewebe bilden sie die Grundlage für die Rinde des Eierstockes. In den PFLÜGERSchen Schläuchen werden allmählich zweierlei Arten von Zellen besser unterscheidbar: Follikel- und

Eizellen, wie man an der Abbildung eines älteren Stadiums (Fig. 269) deutlich sieht. Während nun die Follikelzellen durch fortwährende Teilungsprozesse zahlreicher und kleiner werden, nehmen die Eier (Oocyten) an Größe immer

mehr zu und erhalten sehr ansehnliche, bläschenförmige

Kerne mit einem deutlich entwickelten Faden-netz. Sie liegen selten einzeln in den Strängen und Ballen der Fol-

likelzellen, sondern gewöhnlich in Gruppen, in förmlichen „Einestern“, zusammen (Fig. 269 *ei.b*).

Während der Vergrößerung der Eizellen leitet sich ein zweites Stadium des Durchwachstumsprozesses von Epithel und Bindegewebe ein: das Stadium der Bildung von Primärfollikeln (Fig. 269). An der Grenze zwischen der Mark- und Rindenzone des Eierstocks wuchert das blutgefäßführende Bindegewebe der Umgebung in die PFLÜGERSCHEN Schläuche (*e.sch*) und Nester (*ei.b*) hinein und teilt sie in lauter kugelige Körper, in die einzelnen Primärfollikel (*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 PFLÜGERSCHES Schläuche, die mit ihm durch dünne Epithelstränge (*e.sch*) in Zusammenhang bleiben und in Entwicklung begriffene Eier einschließen.

Die Neubildung von PFLÜGERSCHEN Schläuchen und von jungen Eiern ist ein Prozeß, der bei niederen Wirbeltieren während des ganzen Lebens vor sich geht, bei höheren dagegen nur auf die Periode der embryonalen Entwicklung oder die ersten Lebensjahre beschränkt zu sein scheint. Im ersten Falle, bei einer uneingeschränkten Neubildung, kann man auch am ausgewachsenen Tiere 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 Bildung von Ureiern im Keimepithel wohl um so frühzeitiger, je geringer das gesamte, 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 außerordentliche große. Man hat sie bei einem geschlechtsreifen Mädchen auf 36000 geschätzt. Bei anderen Säugetieren (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 Wirbeltieren, mit Ausnahme der Säugetiere, eine sehr ähnliche. Bei den meisten Wirbeltieren besteht der Follikel zuerst aus einer kleinen, zentral gelegenen Eizelle und aus einer einfachen Lage einhüllender, kleiner Follikelzellen. Beide grenzen sich bald schärfer durch eine Dotterhaut oder Membrana vitellina gegeneinander ab. An älteren Follikeln haben beide Teile an Größe zugenommen. Die Follikelzellen wachsen gewöhnlich zu längeren Zylindern aus und scheinen bei der Ernährung des Eies eine nicht unwesentliche Rolle zu spielen. Bei vielen Tieren, z. B. bei Haien und Dipneusten, 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 transportieren. Eine derartige Ernährung wird dadurch erleichtert, daß die Dotterhaut von Kanälchen durchbohrt ist, durch welche die Follikelzellen 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 Wirbeltieren werden die reifen Eizellen gewöhnlich in großer Masse auf einmal, 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 den Fischen und den meisten Amphibien. Nach der Entleerung ist der Eierstock, welcher vorher außerordentlich groß war, auf einen ganz kleinen Strang zusammengeschrumpft und schließt jetzt nur noch junge Eikeime ein, die zum Teil bis zum nächsten Jahre heranzureifen bestimmt sind.

In etwas anderer Weise verläuft bei den Säugetieren und dem Menschen die Bildung der Follikel. Diese enthalten ursprünglich, wie bei den übrigen Wirbeltieren, auch nur ein kleines Ei und eine einfache Lage von Follikelzellen, die zuerst platt sind, darauf kubische, dann zylindrische Form annehmen (Fig. 269 f u. 270). Sie heißen jetzt die Primärfollikel. Eine Zeitlang umhüllen die Follikelzellen das Ei in einfacher Lage, dann aber wuchern sie, teilen sich und wandeln sich in eine dicke, zuerst zweischichtige (Fig. 271), dann vielschichtige (Fig. 272)



Fig. 270.

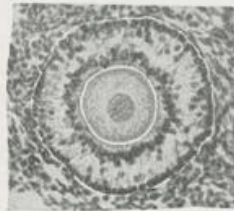


Fig. 271.



Fig. 272.

Fig. 270—272. Drei Entwicklungsstadien von Primärfollikeln eines Säugetieres aus Schnitten durch den Eierstock der Katze. Nach HERTWIG.

Fig. 270, Ei, von einer einfachen Lage zylindrischer Follikelzellen umgeben. Fig. 271, von einer doppelten Lage, Fig. 272, von einer mehrschichtigen Lage umgeben. Im Follikelepithel der Fig. 272 sind mehrere mit Liquor folliculi erfüllte Spalten entstanden.

Hülle um. Noch größer aber wird der Unterschied von dem oben beschriebenen Entwicklungsgang dadurch, daß eine Flüssigkeit, der Liquor folliculi, welcher sich neben dem Ei in einer kleinen Höhlung ansammelt (Fig. 272), von den gewucherten Follikelzellen abgeschieden wird.

Infolge beträchtlicher Zunahme der Flüssigkeit wird der ursprünglich solide Primärfollikel schließlich in ein mehr oder minder großes Bläschen (Fig. 273 u. 274) umgewandelt, welches von dem Holländer REGNIER DE GRAAF vor zwei Jahrhunderten entdeckt und für das Ei der Säugetiere erklärt worden ist. Die Bildung hat auch nach ihm den Namen des GRAAFSchen Bläschens erhalten. Ein solches besteht nunmehr (Fig. 274): 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 Zentrum des Follikels lag, jetzt aber an die Peripherie gedrängt worden ist. Hier bedingt es, in eine große Menge von Follikelzellen (*fz*¹) 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 GRAAFSchen 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 Eihügel (Discus proligerus) mit heraus. Das Ei gerät 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.

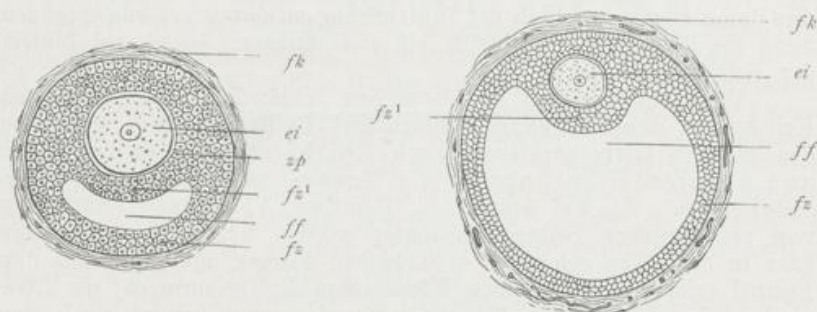


Fig. 273.

Fig. 274.

Fig. 273–274. Zwei Entwicklungsstadien von Graaf'schen Bläschen. Fig. 273 mit beginnender Entwicklung von Follikelflüssigkeit, Fig. 274 mit größerer Ansammlung derselben.

ei Ei, fz Follikelzellen, fz' Follikelzellen, welche das Ei einhüllen und den Discus proligerus bilden, ff Follikelflüssigkeit (Liquor folliculi), fk Follikelkapsel (Theca folliculi), zp Zona pellucida.

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 Säugetiere ist. An der Wucherung beteiligen 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 Sprossen in den gelben Körper hinein, wobei gleichzeitig ein massenhaftes Auswandern von weißen Blutkörperchen erfolgt, welche später ebenfalls verfetten und körnig zerfallen (Fig. 170, 171).

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 ersten Falle erhält er eine viel bedeutendere Größe, deren Maximum im 4. Monat der Schwangerschaft erreicht wird. Er stellt dann eine fleischige, rötliche Masse dar. Vom 4. Monat an beginnt der Rückbildungsprozeß. Es werden die Zerfallsprodukte, die aus der körnigen Metamorphose der Follikelzellen und Leukozyten sowie aus dem Blutgerinnsel hervorgegangen sind, von den Blutgefäßen aufgesaugt. Aus dem zersetzten

Blutfarbstoff sind Hämatoidinkristalle entstanden, welche dem Körper jetzt eine orangerote Färbung verleihen. Das ursprünglich zellenreiche Bindegewebe beginnt wie bei der Narbenbildung zu schrumpfen; als Folge dieser verschiedenen Rückbildungsprozesse 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. Im zweiten Fall, wenn keine Befruchtung erfolgt ist, treten zwar dieselben Metamorphosen und Wucherungsprozesse ein, nur bleibt der falsche gelbe Körper viel kleiner. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, daß der Blutzudrang zu den Geschlechtsorganen, wenn die Befruchtung ausbleibt, ein viel geringerer ist als bei Eintritt der Schwangerschaft.

Abgesehen von den PFLÜGERSchen Schläuchen, welche aus dem Keimepithel ihre Entstehung nehmen und die Urëier liefern, gehen bei den meisten Wirbeltierklassen noch Epithelstränge anderer Art und anderen Ursprungs in die Zusammensetzung des Eierstocks ein. Wie bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren von verschiedenen Seiten beobachtet worden ist, wachsen aus dem ganz in der Nähe gelegenen WOLFFSchen Körper, und zwar aus dem Epithel seiner MALPIGHISchen Körperchen, Epithelsprossen, die „Geschlechtsstränge der Urniere“, hervor und dringen nach dem sich entwickelnden Eierstock hin, schon zu einer Zeit, in welcher der Durchwucherungsprozeß zwischen Keimepithel und Bindesubstanz eben beginnt. An der Basis der als Leiste in die Leibeshöhle vorspringenden Anlage des Eierstocks treten sie darauf bei den Säugetieren, bei denen ihr weiteres Schicksal bisher am genauesten verfolgt ist, miteinander zu einem Netzwerk in Verbindung, schlängeln sich und wachsen den PFLÜGERSchen Schläuchen entgegen. Während nun aus den letzteren bei den Säugetieren die Rinde des Eierstocks sich entwickelt, nehmen erstere an der Zusammensetzung der späteren Marksubstanz teil 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 zylindrischen Zellen umgeben wird.

g) Der Hoden.

Auch die männlichen Geschlechtsprodukte nehmen, ebenso wie die weiblichen, ihren Ursprung von dem Keimepithel der Leibeshöhle. Auch im männlichen Geschlecht ist in der Gegend der Urniere ein besonderer, verdickter Streifen höherer Epithelzellen nachzuweisen, in welchem größere Zellen mit bläschenförmigen Kernen, die Ursamenzellen (Spermatogonien), eingebettet sind. Auch hier wachsen diese, mit anderen Epithelzellen vermischt, in das unterliegende Bindegewebe hinein und bilden unregelmäßige Zellstränge. Im weiteren Verlauf der Entwicklung machen sich bei den einzelnen Klassen der Wirbeltiere zwei verschiedene Bildungsweisen geltend. Bei Selachiern, geschwänzten Amphibien usw. trennen sich die Zellstränge (die Vorkeimzellen SEMPERS), indem Bindegewebe aus der Umgebung in sie hineinwächst und sie zerlegt, gleich den Eisträngen, in kleine, kugelige, follikelartige Körper. Während nun aber beim Eierstock in jedem Follikel eine Zelle an Größe gewinnt 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 Epithel-

zellen zum kleineren Teil zu Follikelzellen, zum größeren Teil zu Spermatogonien (Ursamenzellen) werden, die dann mehrere Generationen von Spermatozyten (Samenmutterzellen) und von Spermatiden (Samenzellen) erzeugen. Der zweite Bildungsmodus, welcher der häufigere ist, findet sich auch bei den Säugetieren und beim Menschen. Aus den unregelmäßigen Zellsträngen mit eingebetteten großen Ursamenzellen bilden sich die Tubuli seminiferi hervor. Betreffs der Histogenese der Samenfäden wird auf die Lehrbücher der Histologie verwiesen.

Während der Hoden, gleich dem Eierstock, seine spezifischen Gewebsbestandteile direkt vom Keimepithel bezieht, erhält er seine ausführenden Wege von der Urniere geliefert. Wie im weiblichen, so wachsen auch im männlichen Geschlecht Epithelsprossen, die Geschlechtsstränge (Genitalkanäle HOFFMANN'S), von der Urniere dem Hoden entgegen. An der Basis der Hodenleiste angekommen, vereinigen sie sich untereinander zu einem Längskanal, von welchem feine Röhren noch weiter in die Hodensubstanz hineingesandt werden, um sich mit den aus dem Keimepithel entstehenden Bildungen, entweder den Samenampullen oder den Tubuli seminiferi, zu vereinigen. Bei den Säugetieren usw. erfolgt die Vereinigung der Tubuli seminiferi mit den Ausführtröhrchen schon sehr frühzeitig. Letztere werden zu den Tubuli recti und dem Rete testis.

Über einige Streitfragen der Oogenese und Spermatogenese findet man Näheres in HERTWIG'S Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, IX. Aufl., S. 514–517.

h) Umwandlung der verschiedenen Anlagen des Urogenitalsystems in den fertigen Zustand.

Auf den vorhergehenden Blättern sind wir mit der ersten Entwicklung der verschiedenen Teile, welche die Grundlage für das Urogenitalsystem bilden, bekannt geworden. Diese sind (Fig. 275) drei Kanäle: 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 (*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 allmeinen wohl bekannte Verhältnisse handelt.

Bei einem 8 Wochen alten menschlichen Embryo (Fig. 276) 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 unverhältnismäßig 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. Ferner bemerkt man noch bei sorgsamer Untersuchung am unteren Ende der Urniere eine zweite Bauchfellfalte, welche von ihr

zur Leistengegend verläuft (Fig. 275 u. 276 *gh*). Sie schließt einen derberen Bindegewebsstreifen, eine Art von Band, ein, das in der Entwicklung der weiblichen und der männlichen Geschlechtsorgane eine Rolle zu spielen bestimmt ist: das Leistenband der Urniere. Es wird später beim Mann zum HUNTERSchen 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, 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.

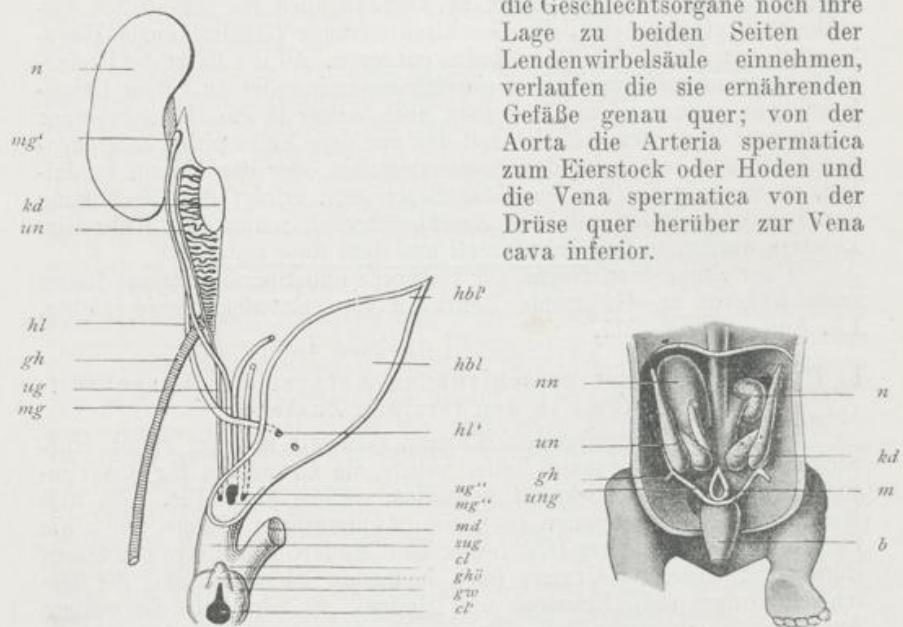


Fig. 275.

[Fig. 276.]

Fig. 275. Schema der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems eines Säugetiers auf frühem Stadium.

n Niere, *kd* Keimdrüse, *un* Urniere, *ug* Urnierengang, *mg* MÜLLERScher Gang, *mg'* vorderstes Ende desselben, *gh* Gubernaculum Hunteri (Urnierenleitenband), *hl* Harnleiter, *hl'* Einmündung desselben in die Blase, *ug''*, *mg''* Einmündungen der Urnierengänge und der MÜLLERSchen Gänge in den Sinus urogenitalis *sug*; *md* Mastdarm, *cl* Kloake, *ghö* Geschlechtshöcker, *gw* Geschlechtswülste, *cl'* Ausmündung der Kloake, *hbl* Harnblase, *hbl'* Verlängerung der Harnblase in den Urachus (später Lig. vesico-umbilicale medium).

Fig. 276. Harn- und Geschlechtsorgane eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo. Nach KÖLLIKER. Etwa dreimal vergrößert.

nn Rechte Nebenniere, *un* Urniere, *n* Niere, *ung* Urnierengang, *gh* HUNTERSches Leitband oder Leistenband der Urniere (Gubernaculum Hunteri oder Ligam. uteri rotundum seu teres), *m* Mastdarm, *b* Blase, *kd* Geschlechtsdrüse.

Die verschiedenen Ausführungsgänge liegen zu dieser Zeit an dem Rande der Urnierenfalte dicht zusammen (Fig. 275), und zwar am meisten nach vorn der MÜLLERSche Gang (*mg*). Weiter nach abwärts nach dem Becken zu nähern sie sich von beiden Seiten der Median-

ebene (Fig. 275), wobei der MÜLLERSche Gang (*mg*) eine 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 (Fig. 275 *hbl* u. Fig. 285) zu einem Bündel dem Genitalstrang, zusammen; sie werden in ihm 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 Paket zusammengeschnürt. Auf einem Durchschnitt durch den Genitalstrang (Fig. 286) finden wir etwas mehr nach vorn und zugleich am weitesten auseinandergelegen die Urnierengänge (*ug*) und etwas hinter ihnen und in der Medianebene ganz dicht zusammengerückt die MÜLLERSchen 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 Teilen 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 zugrunde. 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. 277 u. 278) durch Aufknäuelung der Samenkanälchen zu einem ansehnlichen Organ (*h*) wird, bleibt die Urniere (*nh + pa*) in ihrem Wachstum mehr und mehr zurück und bildet sich dabei in ihrem vorderen und in ihrem hinteren Abschnitt in verschiedener Weise um. Der vordere oder Geschlechtsteil der Urniere (*nh*), der sich in der schon früher beschriebenen Weise durch einzelne Kanälchen 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 Kanälchen, welche jetzt als Vasa efferentia testis zu bezeichnen sind. Die einzelnen Kanälchen vereinigen sich in dem gleichfalls noch gerade verlaufenden Urnierengang (Fig. 278), 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 Zeitlang kleine, gewundene, meist beiderseits blind endende Kanälchen, zwischen welchen auch verödete MALPIGHISCHE Körperchen vorkommen. Das Ganze bildet einen kleinen, gelblich gefärbten Körper. Beim Erwachsenen sind diese Reste noch mehr verkümmert; sie liefern einerseits die Vasa aberrantia

Epididymis

*früher Geschlecht
teil der Niere*

des Nebenhodens, andererseits das von GIRALDÈS entdeckte Organ, die Paradidymis.

Die MÜLLERSchen Gänge (Fig. 278 *mg*) gewinnen im männlichen Geschlecht keine Funktion und gehen daher als bedeutungslose Gebilde zugrunde, und zwar verschwinden sie in ihrem mittleren Abschnitt meist spurlos, nachdem sie während des embryonalen Lebens eine Zeitlang als Epithelstränge nachweisbar gewesen sind; von den beiden Endabschnitten dagegen erhalten sich auch beim erwachsenen Menschen

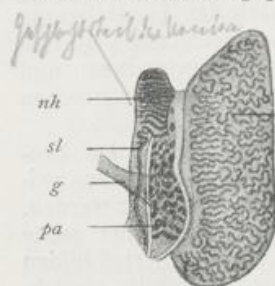


Fig. 277.

Fig. 277. Die inneren Geschlechtsteile eines männlichen menschlichen Embryo von 9 cm Länge. Nach WALDEYER. Vergrößerung 8fach.

h Hoden, *nh* Nebenhoden (Epididymis, Geschlechtsteil der Urniere), *pa* Paradidymis (Rest der Urniere), *sl* Samenleiter (Urnierengang), *g* gefäßführendes Bindegewebsbündel.

Fig. 278. Schema zur Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane eines Säugetieres aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems, welche in Fig. 275 schematisch dargestellt ist.

Die bestehenbleibenden Teile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Teile 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 MÜLLERSche Gänge, *um* Uterus masculinus, Rest der MÜLLERSchen Gänge, *gh* HUNTERSches 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.

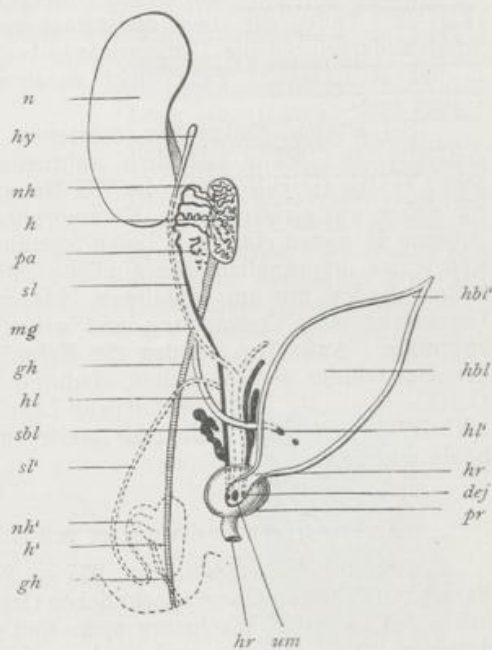


Fig. 278.

Utriculus prostaticus

einige Rudimente, die in der deskriptiven Anatomie als Uterus masculinus (*um*) und ungestielte Hydatide des Nebenhodens (*hy*) beschrieben werden. Zum Uterus masculinus (*um*) wandeln sich die unteren Endstücke der beiden MÜLLERSchen Gänge um, die, in den Genitalstrang eingeschlossen, dicht nebeneinander liegen. Durch Schwund der sie trennenden Scheidewand vereinigen sie sich zu einem unpaaren, kleinen Schlauch, welcher zwischen der Ausmündung der beiden Samen-

leiter in der Prostata gelegen ist und daher auch noch den Namen des Sinus prostaticus führt. Beim Menschen außerordentlich unscheinbar, gewinnt er bei manchen Säugetieren, bei Carnivoren und Wiederkäuern (WEBER) eine bedeutende Größe und sondert sich in ähnlicher Weise wie beim Weibe in einen Scheiden- und einen Gebärmutterteil. Beim Menschen entspricht er hauptsächlich der Scheide (TOURNEUX). — Die ungestielte Hydatide (*hy*) entwickelt sich aus dem anderen Ende des MÜLLERSchen Ganges; sie ist ein kleines Bläschen, das dem Nebenhoden aufsitzt, im Innern von flimmerndem Zylinderepithel ausgekleidet wird und sich in einen kleinen, gleichfalls flimmernden Kanal fortsetzt. An einer Stelle besitzt sie eine trichterförmige Öffnung, 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. 278 *h* und Fig. 276 *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. 279). Infolge dieser Lageveränderungen haben auch die ernährenden Gefäße, die erst quer verliefen, ihre Richtung verändert und steigen nun, da ihr ursprünglicher Ansatz an der Bauchorta und an der unteren Hohlvene derselbe bleibt, in schräger Richtung von unten nach oben empor. Wie erklärt sich dieser Ortswechsel?

Ich erwähnte bereits das Leistenband oder das Gubernaculum Hunteri (Fig. 278 u. 279 *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 Kopfe 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 zustande gekommen sein. Mit Recht sucht man daher die Wirksamkeit des Bandes in einer anderen Weise, ohne Annahme einer aktiven Verkürzung oder eines durch Muskelkraft ausgeübten Zuges, zu erklären. Es handelt sich hierbei einfach um ungleiche Wachstumsvorgänge. Wenn von mehreren in einer und derselben Körperregion ursprünglich nebeneinander 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 Teilen vorbeischieben. Wenn nun in unserem Falle die in der Lenden- und Beckengegend gelegenen Skeletteile mit ihrer Muskulatur sich strecken, während das HUNTERSche 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 Teil

*Gubernacul.
Hunteri*

notwendigerweise nach unten herabziehen; es zieht ihn zuerst in die Beckenhöhle, und schließlich, wenn die anderen Teile noch größer geworden sind, wenn auch die Bauchwand um ein Vielfaches dicker geworden ist, in die Nähe des inneren Leistenringes (Fig. 279).

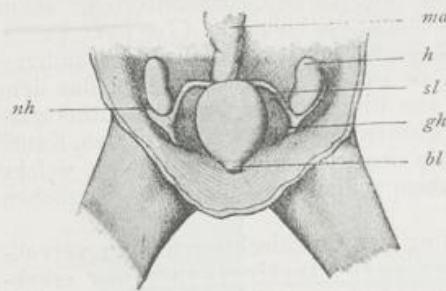


Fig. 279. Männlicher menschlicher Embryo aus dem 5. Monat. Natürl. Größe. Nach BRAMANN.

md Mastdarm, h Hoden, nh Nebenhoden, sl Samenleiter, gh HUNTERSches Leitband, (Gubernaculum Hunteri) mit Processus vaginalis peritonei, bl Blase mit Lig. vesico-umbilicale medium.

Noch bedeutender wird der Ortswechsel des Hodens infolge eines zweiten Vorganges, welcher schon im 3. Monat beginnt. Es bildet sich nämlich an der Stelle, wo das HUNTERSche Band die Bauchwand durchsetzt, eine Ausstülpung des Bauchfells, der Scheidensfortsatz oder Processus vaginalis peritonei (Fig. 280). 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. 293gw). Die Öffnung der bruchsack-

artigen Ausstülpung, welche in die Leibeshöhle führt, nennt man den inneren Leistenring (*lr*), den die Bauchmuskulatur durchbohrenden Abschnitt den Leistenkanal und das in der Hautfalte sich ausweitende, blinde Ende die Höhle des Hodensacks. Bei seiner Wanderung senkt sich der Hoden (Fig. 281) auch noch in diese Bauchfelltasche hinein,

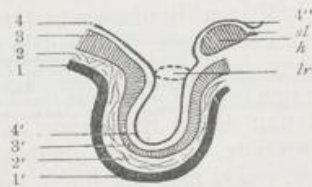


Fig. 280.



Fig. 281.

Fig. 280 u. 281. Zwei Schemata zur Veranschaulichung des Descensus und der Bildung der Hüllen des Hodens.

Fig. 280. Der Hoden liegt in der Nähe des inneren Leistenringes. Fig. 281. Der Hoden ist in den Hodensack eingetreten.

1 Bauchhaut, 1' Scrotum mit Tunica dartos, 2 oberflächliche Bauchfascie, 2' COOPERSche 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 viszerales Blatt der Tunica vaginalis propria, lr Leistenring, h Hoden, sl Samenleiter.

wobei es dahingestellt sein mag, ob das HUNTERSche Band hierauf einen Einfluß ausübt oder nicht. Im 8. Monat erfolgt gewöhnlich der Eintritt in den Leistenkanal, im 9. in den Hodensack, so daß am Ende des embryonalen Lebens der Descensus in der Regel vollendet ist. Es schließt sich dann der Leistenkanal 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 Teil der Leibeshöhle, so versteht es sich von selbst, daß sie vom Bauchfell ausgekleidet wird (Fig. 281, 4). Die dem Bauchfelle 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 viszerales 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 Faszienschicht (3) der Bauchwand. Sie enthält infolgedessen 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 testicularum*, der sich normalerweise 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 Leistenkanal. Infolgedessen fühlt sich der Hodensack klein, welk und schlaff an. Man bezeichnet derartige Anomalien als *Hemmungsmissbildungen*, 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 Teile, die hier Verwendung finden, dort rudimentär werden, und umgekehrt (vergleiche Schema 275, 278 und 282 untereinander!). Während beim Manne der Urnierengang zum Samenleiter wird, übernimmt beim Weibe der *Müllersche Gang* (Fig. 282 *t, ut, sch*) die Funktion, 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 Mutterbände und zur Seite der Gebärmutter nachzuweisen; beim Erwachsenen ist er in der Regel ganz geschwunden bis auf den Endabschnitt, der als außerordentlich enges Kanälchen am Hals der Gebärmutter in ihre Substanz eingeschlossen und nur auf Querschnitten nachweisbar ist (BEIGEL, DOHRN). Bei manchen Säugetieren, wie bei den Wiederkäuern und Schweinen, bleiben die Urnierengänge auch später noch in verkümmertem Zustande bestehen und sind hier unter dem Namen der *GARTNERSCHEN Kanäle* bekannt.

An der verkümmerten Urniere ist, wie beim Manne, ein vorderer und ein hinterer Abschnitt zu unterscheiden.

Der vordere Abschnitt (Fig. 282 *ep*, Fig. 283 *ep*) oder der Geschlechtsteil der Urniere, der beim Manne zum Nebenhoden wird, erhält sich auch beim Weibe als ein Organ ohne Funktion und wird hier zu dem *Nebeneierstock* (*ep*) (*Parovarium* oder *Epoophoron*)

WALDEYERS). Er liegt im breiten Mutterband (Fig. 283) zwischen dem Eierstock (*ei*) und dem MÜLLERSchen Gang (*t*) und besteht aus einem Längskanal (*ug*), dem Rest vom oberen Ende des Urnierenganges, und aus 10–15 quer verlaufenden Kanälchen (*ep*). Diese sind anfangs geradegestreckt, knäueln sich später (Fig. 284 *ep*) in ähnlicher Weise auf wie die Kanäle beim Manne, welche sich zu den Coni vasculose umgestalten. Der Vergleich zwischen Nebeneierstock und Nebenhoden läßt sich noch

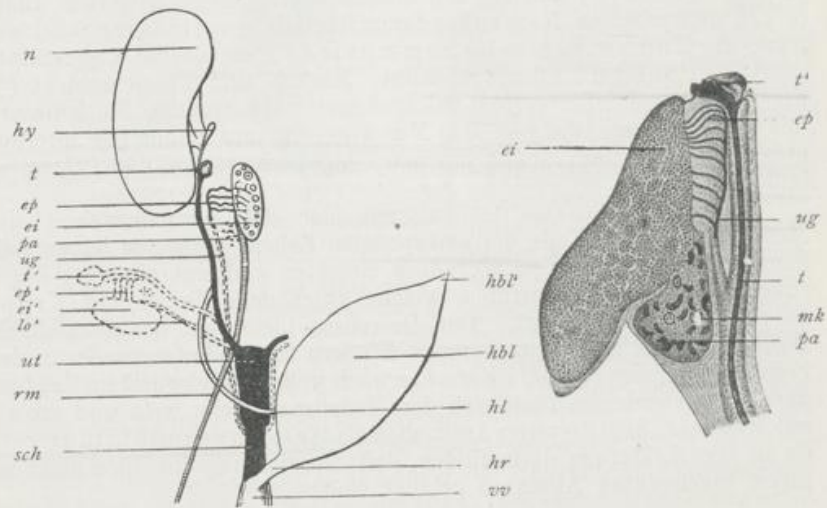


Fig. 282.

Fig. 283.

Fig. 282. Schema zur Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane eines Säugetieres aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems, welche in Fig. 275 schematisch dargestellt ist.

Die bestehenbleibenden Teile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Teile durch Punkte angegeben. Die Lage, welche später nach vollendetem Descensus die weiblichen Geschlechtsteile 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. 283. Innere Geschlechtsteile eines weiblichen menschlichen Embryo von 9 cm Länge. 10mal vergrößert. Nach WALDEYER.

ei Eierstock, *t* MÜLLERScher Gang oder Eileiter (Tube), *t'* Ostium abdominale tubae, *ep* Epoophoron (= Nebenhoden des Mannes; Geschlechtsteil der Urniere), *ug* Urnierengang (Samenleiter des Mannes), *pa* Paroophoron (Paradidymis des Mannes, Rudiment der Urniere), *mk* MALPIGHIScher Körper.

weiter durchführen. Wie aus dem Nebenhoden beim Manne Kanälchen in die Hodensubstanz gewuchert sind, die sich in das Rete testis und die Tubuli testis sondern, so finden sich auch im weiblichen Geschlecht Kanäle, die vom Parovarium ausgehen, in die Marksubstanz des Eierstocks selbst eintreten und hier die früher beschriebenen, bei manchen Säugetieren stark entwickelten Markstränge bilden (siehe S. 264).

Der hintere Abschnitt der Urniere, der beim Manne (Fig. 277 u. 278 *pa*) die Paradidymis und die Vasa aberrantia liefert, verkümmert

beim Weibe (Fig. 282 *pa*) in ganz ähnlicher Weise zum Paroophoron und ist beim menschlichen Embryo längere Zeit noch als ein gelblicher Körper (Fig. 283 *pa*) zu erkennen; er ist medianwärts vom Nebeneierstock (*ep*) im breiten Mutterband gelegen und aus kleinen, gewundenen, flimmernden Kanälchen (*pa*) und aus einzelnen, in Rückbildung begriffenen Gefäßknäueln (*mk*) zusammengesetzt. Beim Erwachsenen sind auf ihn einzelne Kanäle und cystenartige Bildungen zurückzuführen, die in dem breiten Mutterband oft dicht an der Gebärmutter aufgefunden werden.

Sehr einschneidende Umbildungen erfahren die beiden MÜLLERSchen Gänge (Fig. 275 *mg* u. Fig. 285 *uw*), 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 mit den Urnierengängen (*ug*) zum Genitalstrang vereinigen. Wir können daher jetzt an den MÜLLERSchen Gängen zwei verschiedene Abschnitte unterscheiden, den im Genitalstrang eingeschlossenen und den im Rand des breiten Mutterbandes gelegenen.

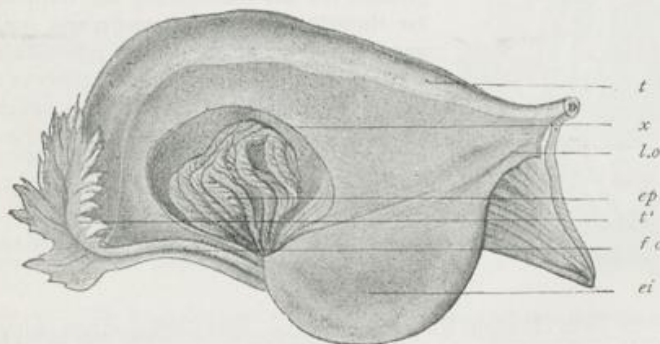


Fig. 284. Breites Mutterband mit Eierstock und Eileiter im ausgebildeten Zustand, von hinten gesehen.

ei Eierstock, *t* Eileiter, *t'* Ostium abdominale tubae mit Fimbrien, *f.o* Fimbria ovarii, *l.o* Ligamentum ovarii, *x* ein Stück des Bauchfellüberzuges ist wegpräpariert, um das Epoophoron *ep* (Nebeneierstock) zu sehen.

Der letztere wird zum Eileiter mit dem Tubentrichter (der Tuba Fallopiae, Fig. 282 *t*, Fig. 283, 284 *t*, *t'*). Hierbei scheint das vordere Ende des MÜLLERSchen Ganges, das beim Embryo weit nach vorn reicht und hier in das Zwerchfellband der Urniere eingeschlossen ist, rückgebildet zu werden, während die bleibende Öffnung (Fig. 282 *t* u. Fig. 283 *t'*) wahrscheinlich ganz neu entsteht. Auf den vorderen, rückgebildeten Teil ist vielleicht — es handelt sich hier um noch nicht ganz klargelegte Verhältnisse — die MORGAGNISCHE Hydatide zurückzuführen (Fig. 282 *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 Teil (Fig. 275 *mg* u. Fig. 285 *uw*) der MÜLLERSchen Gänge bilden sich die Gebärmutter und die Scheide (Fig. 282 *ut* u. *sch*). Es geschieht durch einen Verschmelzungsprozeß, der beim Menschen im 2. Monat beginnt. Wenn die MÜLLERSchen Gänge (Fig. 285 *uw* u. 286 *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 Prozesses ein einfacher Schlauch, der Uterovaginalkanal, welcher auch im männlichen Geschlecht als rudimentäres Organ angelegt wird und der bereits erwähnte Sinus prostaticus oder Uterus masculinus ist (Fig. 278 u. m). Beim Weibe sind am Uterovaginalkanal sehr frühzeitig ein proximaler größerer und ein distaler kleinerer Abschnitt zu unterscheiden, wie von NAGEL nachgewiesen worden ist. Der eine zeigt auf dem Querschnitt eine querovale Höhlung und wird von einem Epithel aus hohen, schmalen Zylinderzellen ausgefüllt, er wird zur Gebärmutter; der andere Abschnitt wird zur Scheide. Im 6. Monat beginnen sich Gebärmutter und Scheide schärfer voneinander zu sondern. Der obere, die Eileiter aufnehmende Abschnitt erhält sehr dicke und muskulöse Wandungen und eine enge Höhlung und grenzt 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.

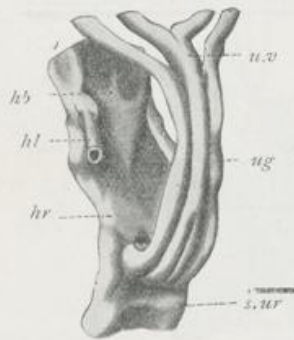


Fig. 285. Rekonstruktionsbild des Sinus urogenitalis mit dem Einmündung der Harnblase und der Harnröhre des Geschlechtsstranges von hinten und etwas von links gesehen, rekonstruiert von einem menschlichen weiblichen Embryo von 29 mm. St.-N.-L. nach KEIBEL aus FELIX BÜHLER, Entwickl. d. Geschlechtsorgane in HERTWIGS Handbuch der vergl. Entwicklungslehre, Bd. III.

hbl Harnblase, hl Harnleiter, hr Harnröhre, sug sinus urogenitalis, ug Uterovaginalkanal vereinigten MÜLLERschen Gänge.

Gleich dem Hoden haben auch die Eierstöcke einen nicht unbeträchtlichen Ortswechsel durchzumachen: den Descensus ovariorum (Fig. 282 *ci*, *i*). Zurzeit, 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. Während des ganzen embryonalen Lebens, besonders aber unmittelbar nach ihrem Herabtreten in das große Becken, sind sie verhältnismäßig weit größer als später (Fig. 287) und füllen den größten Teil des Beckens aus. Noch beim Neugeborenen liegen sie auf dem Rande des Beckeneingangs. Wahrscheinlich wirkt auch auf diese Lageveränderung das schon oben beschriebene, dem weiblichen Geschlecht gleichfalls nicht fehlende Leistenband der Urniere hin (Fig. 282 *rm*). Es sondert sich hierbei in drei verschiedene Abschnitte dadurch, daß es eine feste Verbindung mit den MÜLLERschen Gängen an der Stelle gewinnt, wo sie sich zum Geschlechtsstrang aneinander legen. Der oberste Abschnitt wird zu einem Zug glatter Muskelfasern, der, vom Parovarium ausgehend, im Hilus des Eierstockes 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). Dieses, aus dem dritten, am mächtigsten entwickelten Abschnitt des Leistenbandes hervorgegangen, reicht vom oberen Ende des Genitalstrangs bis zur Leistengegend. Hier findet sich, wie im männ-

lichen Geschlecht, 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 Bauchwand hindurch und endet in der äußeren Haut der großen Schamlippe.

*Diverticulum
Nuckii*

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 MÜLLERSche 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

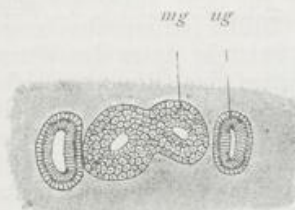


Fig. 286.

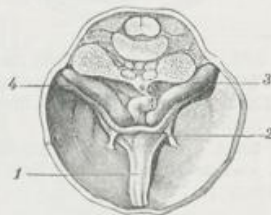


Fig. 287.

Fig. 286. Querschnitt durch den Genitalstrang. Nach TOURNEUX und LEGAY. Der Querschnitt zeigt die Verschmelzung der MÜLLERSchen Gänge *mg.* *ug* Urnierengänge.

Fig. 287. Die Beckenorgane eines weiblichen menschlichen Embryo von 4 cm in situ, Ansicht von oben. Nach NAGEL.

1 Urachus mit den beiden Art. umbilicales, 2 Ligamentum teres uteri (Gubernaculum Hunteri), 3 Ovarium, 4 Tuba Fallopii.

scheint vielmehr dadurch, daß der untere Abschnitt der MÜLLERSchen 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 Leistenkanal 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 Ähnlichkeit mit dem Hodensack des Mannes.

i) Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsteile.

Das Kapitel, welches über Harn- und Geschlechtsorgane handelt, ist wohl der geeignetste Ort, um gleich auf die Entwicklung der äußeren

Geschlechtsteile mit einzugehen, obwohl sie nicht aus dem mittleren, sondern teils aus dem äußeren, teils 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 WOLFFSchen und MÜLLERschen 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 Kloake ein, welche zu dieser Zeit noch durch die schon früher (S. 198) besprochene Aftermembran gegen die Außenwelt abgeschlossen ist (Fig. 288).

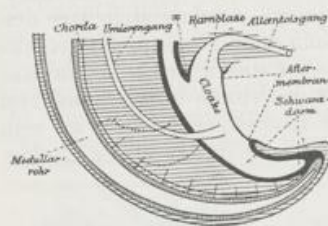


Fig. 288. Profilkonstruktion nach einem Plattenmodell eines menschlichen Embryo von 4 mm Länge. Nach KEIBEL.

××× zeigt die kaudale Grenze des Cöloms, --- zeigt die kaudale Grenze der unteren Extremitäten an.

Fäkalmassen, aus den Nieren der Harn und aus den Geschlechtsdrüsen die männlichen und die weiblichen Geschlechtsprodukte. Auch bei den niedrigsten Säugetieren, den Monotremen, bleibt die Kloakenöffnung während des ganzen Lebens erhalten; bei den übrigen Säugetieren findet sie sich nur am Anfang der Entwicklung; dann schwindet das „Monotremenstadium“, indem die Kloake in gleich näher zu beschreibender Weise in zwei hintereinander gelegene Räume mit gesonderten Öffnungen zerlegt wird.

Die Zerlegung der Kloake in einen dorsalen und einen ventralen Raum geht während der Entwicklung allmählich vor sich und wird dadurch herbeigeführt, daß die Substanzbrücke, welche den Harnsack und das Darmrohr bei ihrer Einmündung in die Kloake gegeneinander 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 Kloake von oben nach unten herablaufen und, indem sie immer weiter nach innen vorwachsen und einspringen, die frontale Scheidewand vervollständigen helfen (Fig. 289). Der sich aus der Kloake 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 Trennungsprozeß hat auch noch wichtige Veränderungen in den Einmündungen der Urnierengänge zur Folge. Da

Unter Kloake verstehen wir den hinter der After- oder der Kloakenmembran, wie man auch sagen kann, gelegenen, einheitlichen Raum, in welchen Enddarm, Schwanzdarm und Harnsack zusammen 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 Öffnung, welche sich als solche bei niederen Wirbeltieren, wie bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln, dauernd erhält. Durch sie werden dann die verschiedenartigsten Abscheidungsprodukte des Körpers nach außen entleert, aus dem Enddarm die

diese sich von Anfang an in der Nähe des Harnsacks in dem ventralen Abschnitt der Kloake finden, so müssen sie später mit dem Vorrücken der Scheidewandbildung bald in den durch Zuwachs aus der Kloake entstandenen untersten Abschnitt des Harnsacks mitaufgenommen werden.

Noch eine zweite wichtige Lageveränderung spielt sich bald darauf an den Urnierengängen ab. Wie schon auf S. 254 beschrieben wurde, wächst aus ihrem Endstück dicht an der Einmündung in die Allantois der Harnleiter (Nierenknospe) hervor (Fig. 289). Vorübergehend münden daher beide Kanäle 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 Kanäle getrennt wird, oder daß es beim Wachstum in die Blasenwand miteinbezogen wird. Weiterhin rücken die beiden so getrennten Einmündungen auf eine weite Entfernung auseinander, was wohl dadurch zu erklären ist, daß durch eigentümliche Wachstumsvorgänge die zwischen ihnen gelegene Wandstrecke sich

unverhältnismäßig rasch vergrößert (Fig. 290). Auf diese Weise kommen die Harnleiter an der hinteren Wand des Harnsacks viel höher zur Einmündung als die Urnierengänge. Den letzteren entlang sind jetzt auch die MÜLLERSchen Gänge bis nach hinten gewachsen und münden zwischen

ihnen in die Allantois ein. Alle vier Kanäle zusammen bilden, in Bindegewebe eingehüllt, den Genitalstrang (S. 267).

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. 290): 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 MÜLLERSchen Gänge aufnimmt, und welcher sich durch das oben beschriebene Vorwachsen einer Scheidewand von dem anfänglich größeren Kloakenraum abtrennt hat. Er mündet vor dem Enddarm in den Rest der Kloake (Fig. 290 *cl*) ein, die sich nach Schwund der Aftermembran nach außen geöffnet hat.

Zur Harnblase im engeren Sinne wird der Teil, welcher an 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. 289), weitet

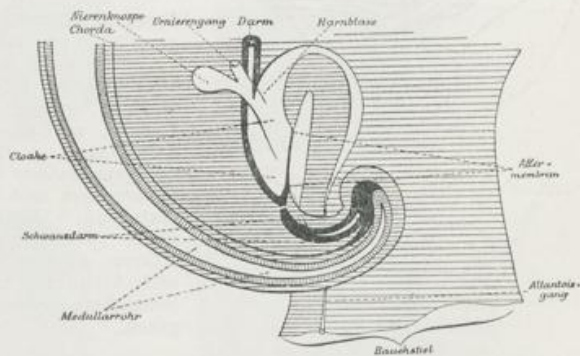


Fig. 289. Profilkonstruktion nach einer Serie durch einen menschlichen Embryo von 8 mm St.-N.-L. Nach KEIBEL.

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. Diese ist der Urachus, der sich bis zum Nabel erstreckt und sich dort in den äußerembryonalen Teil des Allantoisrohrs fortsetzt, das frühzeitig beim Menschen rückgebildet wird. (Siehe S. 171, 185.) 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. 275 *hbl*) bis zum Nabel führt und im 1. Lebensjahre häufig noch einen Epithelstrang, einen Rest der ursprünglichen Epithelröhre, einschließt.

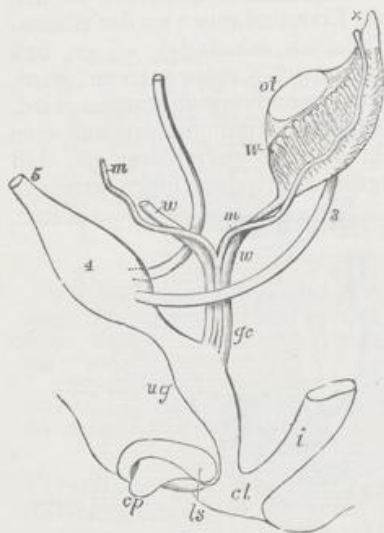


Fig. 290. Schema der Urogenitalorgane eines Säugetieres aus frühem Stadium. Nach ALLEN THOMSON, aus BALFOUR.

Die Teile sind vorzugsweise im Profil, der MÜLLERSche und der Urnieren-gang aber von vorn gesehen dargestellt.

3 Ureter, 4 Harnblase, 5 Urachus, ol Keimdrüse (Eierstock oder Hoden), W linke Urniere, x Zwerchfellsband der Urniere, w Urnierengang, m MÜLLERScher Gang, gc Genitalstrang, aus den von gemeinsamer Scheide umschlossenen WOLFFSchen und MÜLLERSchen Gängen bestehend, i Mastdarm, ug Urogenital-sinus, cp Geschlechtshöcker, der zur Klitoris oder zum Penis wird, ls Geschlechtswulste, aus denen die großen Schamlippen oder der Hodensack hervorgehen.

Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsteile beginnt sich in der Umgebung der Kloake schon sehr frühzeitig bemerkbar zu machen. Bei menschlichen Embryonen, welche 11–13 mm lang sind (NAGEL), entsteht am vorderen Rande der Kloake, die zu dieser Zeit noch durch die zu einer Rinne vertiefte Kloakenmembran verschlossen ist, durch Wucherung des Bindegewebes ein kleiner, nach außen vorspringender Hügel, der Geschlechtshöcker (Fig. 292 *gh*). An seiner unteren Fläche befindet sich eine seichte Rinne (*gr*), die sich nach abwärts bis zur Kloakenmembran 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 tritt der Höcker noch mehr nach außen hervor und gestaltet sich dabei zu dem Geschlechts-glied um, welches ursprünglich in beiden Geschlechtern gleich beschaffen ist. Dabei weicht die oben erwähnte Epithelleiste ihrer ganzen Länge nach in zwei Epithellamellen auseinander; infolgedessen wird die ursprünglich seichte Rinne an der unteren Fläche des Geschlechts-gliedes zu einer tiefen Spalte umgewandelt, die links und rechts von scharfen, vorspringenden Rändern der Geschlechtssalten (*gf*) eingeschlossen wird.

Um die Kloake und den an ihrem vorderen Rande sich erhebenden Geschlechtshöcker ist zu dieser Zeit noch eine ringförmige Falte, der Geschlechtswulst, immer deutlicher erkennbar geworden (Fig. 292 *gw*).

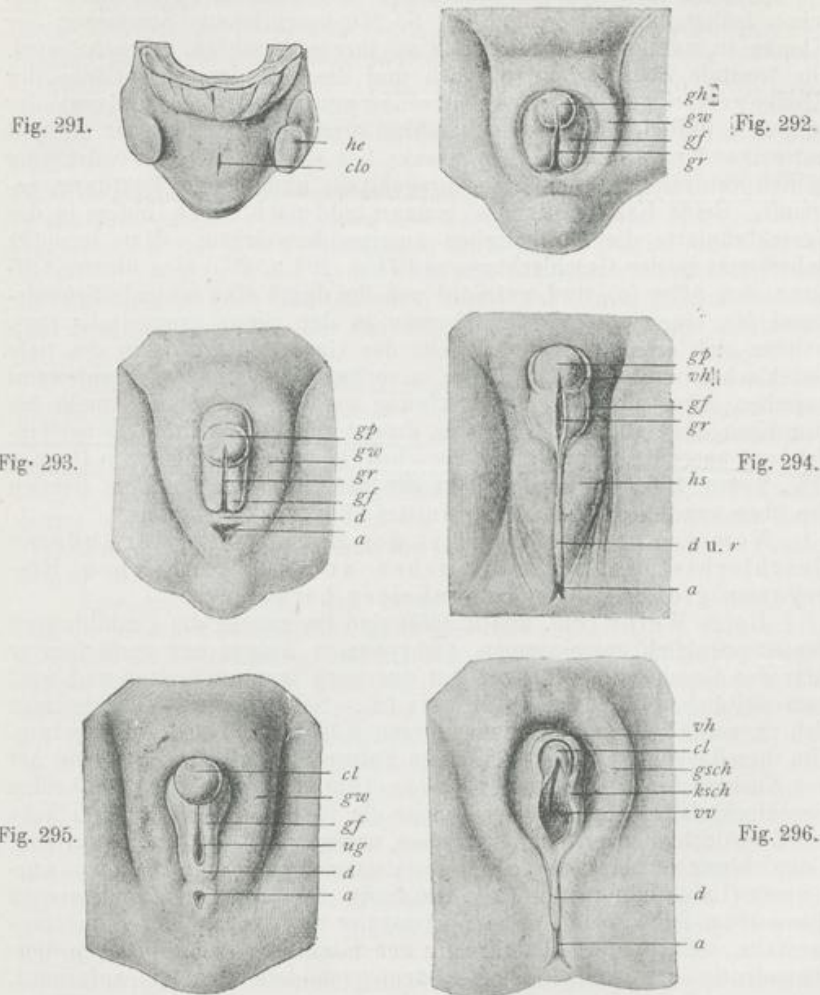


Fig. 291–296. Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane im männlichen und im weiblichen Geschlecht. Nach ECKER-ZIEGLERSCHEN Wachsmodellen.

Obwohl in neueren Abhandlungen Abbildungen gegeben sind, welche die fraglichen Verhältnisse genauer darstellen, sind die vorliegenden Figuren doch beibehalten worden, da die ECKER-ZIEGLERSCHEN 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. 291 u. 292 sind zwei Stadien, in denen eine Geschlechtsverschiedenheit noch nicht zu erkennen ist. Fig. 292 von einem 8 Wochen alten Embryo. Die beiden Figg. 293 u. 294 von $2\frac{1}{2}$ und 3 Monate alten Embryonen zeigen die Umbildung der ursprünglichen Anlage im männlichen Geschlecht. Die Figg. 295 u. 296 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 Gliedmaße, *clo* Kloake, *gh* Geschlechtshöcker, *gf* Geschlechtsfalte, *gr* Geschlechtsrinne, *gw* Geschlechtswülste, *gp* Glans penis (Eichel), *cl* Klitoris, *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).

Endlich sind auch Veränderungen zu erwähnen, durch welche die schon früher eingeleitete und auf S. 276 beschriebene Sonderung der Kloake in zwei getrennte Kanäle zu ihrem Abschluß gebracht wird. Die frontale Scheidewand nämlich und die von der Seitenfläche der Kloake vorspringenden Falten wachsen so weit nach abwärts und einander entgegen, daß sie die Kloakenmembran erreichen und sich mit ihr und untereinander verbinden. Die Kloake hat sich somit jetzt vollständig in den ventral gelegenen Sinus urogenitalis und in den Mastdarm getrennt. Beide Kanäle öffnen sich dann bald nach außen, indem in der Verschußplatte die Epithelzellen auseinanderweichen. Man bemerkt daher jetzt in der Geschlechtsgegend (Fig. 293 u. 295) eine hintere Öffnung, 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 Geschlechtsglieds in die tiefe Geschlechtsrinne fortsetzt. Die ursprünglich schmale Scheidewand zwischen After und Geschlechtsöffnung verdickt sich immer mehr bis zum Ende des embryonalen Lebens, drängt die beiden Öffnungen schließlich weit auseinander und bildet zwischen ihnen den sogenannten Damm (Fig. 294 u. 296 *d*). Hierbei rückt der After (*a*) ganz aus dem Bereich des oben erwähnten Geschlechtswulstes (Fig. 292 *gw*) heraus.

Vom 4. Monat an treten in der Entwicklung der äußeren Geschlechtsteile bei männlichen und bei weiblichen Embryonen größere Verschiedenheiten hervor.

Beim Weibe (Fig. 295 u. 296) 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 Klitoris (*cl*). Sein vorderes Ende beginnt sich zu verdicken und von dem übrigen Körper als Eichel abzusetzen. Um dieselbe schlägt sich durch einen Faltungsprozeß der Haut eine Art von Vorhaut (das Praeputium clitoridis) (Fig. 296 *vh*) herum. Die beiden Geschlechtsspalten (Fig. 295 *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. 296 *ksch*). Der Zwischenraum zwischen ihnen (Fig. 295 *ug*) und seine Fortsetzung nach innen, der Sinus urogenitalis, welcher den Ausführgang der Harnblase und die durch Verschmelzung der MÜLLERSchen Gänge gebildete Scheide aufnimmt, heißt nun Scheidenvorhof oder Vestibulum vaginae (Fig. 296 *vv*). Die Geschlechtswülste (Fig. 295 *gw*) werden beim Weibe durch Einlagerung von Fettgewebe sehr voluminös und gehen auf diese Weise in die großen Schamlippen (Labia majora) über (Fig. 296 *gsc*).

Viel tiefgreifendere Umwandlungen haben die entsprechenden Anlagen beim männlichen Geschlecht durchzumachen (Fig. 293 u. 294). Durch ein außerordentlich starkes Längenwachstum gestaltet sich der Geschlechtshöcker zum männlichen Glied oder dem Penis um, welcher der Klitoris des Weibes entspricht. Wie diese besitzt er eine vordere, knopfartige Anschwellung: die Eichel (Fig. 293 *gp*), welche von einer Hautfalte, dem Präputium (Fig. 294 *vh*), umfaßt wird. Der Sinus urogenitalis, der beim Weibe als Scheidenvorhof kurz und weit bleibt, verlängert sich beim Manne in einen langen, engen Kanal: die Harnröhre. Es geschieht dies dadurch, daß die Furche an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers (Fig. 293 *gr*) sich bei der Entwicklung desselben mit in die Länge auszieht und gleichzeitig vertieft, und daß

die sie umfassenden Geschlechtshöcker (*gf*) sich schon im 4. Monat mit ihren Rändern eng aneinander legen (Fig. 294) und nach und nach verschmelzen, bis auf eine kleine, an der Spitze der Eichel übrig bleibende Öffnung.

Der Anfang der Harnröhre erfährt vom 3. Monat an Veränderungen, durch welche die Vorsteherdrüse oder Prostata gebildet wird (Fig. 278 *pr*). Die Wandungen nämlich verdicken sich beträchtlich, erhalten glattes Muskelgewebe und stellen einen ring-förmigen Wulst dar. In ihn dringen noch vom Epithel des Rohrs mehrere Ausstülpungen hinein und liefern durch ihre Verästelungen die drüsigen Partien des Organes. 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 MÜLLERSchen Gängen entstanden ist (siehe S. 268).

Eine zweite Verwachsung gehen beim Manne die Geschlechtswülste (Fig. 293 *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. 294 *r*) angedeutet wird. In den so gebildeten Hodensack (*hs*) wandern dann, wie schon oben (S. 270) erwähnt, die Hoden gegen Ende des embryonalen Lebens hinein.

Aus der Tatsache, daß ursprünglich die äußeren Geschlechtsteile in beiden Geschlechtern ganz gleichartig beschaffen sind, erklärt sich auch die Erscheinung, daß bei Störung des normalen Entwicklungsganges Formen zustande kommen, bei denen unter Umständen außerordentlich schwer zu unterscheiden ist, ob man es mit männlichen oder mit weiblichen äußeren Geschlechtsteilen zu tun hat. Es sind diese Fälle in früheren Zeiten fälschlicherweise als Zwitterbildung oder Hermaphroditismus bezeichnet worden. Sie können eine doppelte Art der Entstehung haben. Entweder sind sie darauf zurückzuführen, daß im weiblichen Geschlecht der Entwicklungsprozeß in ähnlicher Weise wie beim Manne weiter als normal fortschreitet, oder darauf, daß beim Manne die Entwicklungsprozesse frühzeitig einen Stillstand erfahren und dadurch zu Bildungen führen, die den weiblichen Geschlechtsteilen ähnlich sind.

Was die erste 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 Übereinstimmung kann noch größer werden, wenn die Eierstöcke anstatt ins kleine Becken nach der Leistengegend hinwandern (vergleiche S. 274), durch die Bauchwand hindurchdringen und sich in die großen Schamlippen einbetten. Infolgedessen legen sich die letzteren über die Wurzel der mächtigen Klitoris herüber und täuschen eine Art von Hodensack vor.

Häufiger sind die Mißbildungen im männlichen Geschlecht, die zur Annahme des Hermaphroditismus Veranlassung gegeben haben. Sie sind darauf zurückzuführen, daß die Verwachsungsprozesse, die normalerweise 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 Ähnlichkeit mit den großen Schamlippen des Weibes.

III. Die Entwicklung der Nebenniere und der chromaffinen Organe.

a) Die Nebenniere.

Bei den Säugetieren und dem Menschen sind bekanntlich die Nebennieren aus zwei Substanzen, der Rinde und dem Mark, zusammengesetzt, die sich sowohl nach ihren histologischen Eigenschaften als auch nach ihrer Lage zueinander scharf unterscheiden lassen. Die Rinde besteht aus Balken von Zellen, die reichlich fettähnliche Körnchen (Lipoidkörnchen) einschließen, sich mit Osmiumsäure schwarz und mit Sudan und Scharlach nach Art der Fettzellen intensiv färben lassen. Im Mark dagegen finden sich außer sympathischen Ganglienzellen in Strängen angeordnete Zellen, welche nach Behandlung mit chromsauren Salzen eine dunkelbraune Chromfärbung annehmen und hiernach chromaffine oder chrombraune (phäochrome) Zellen benannt werden. Ebenso heißen die aus ihnen zusammengesetzten größeren Teile die chromaffinen Körperchen. Sie gehören in die Reihe der

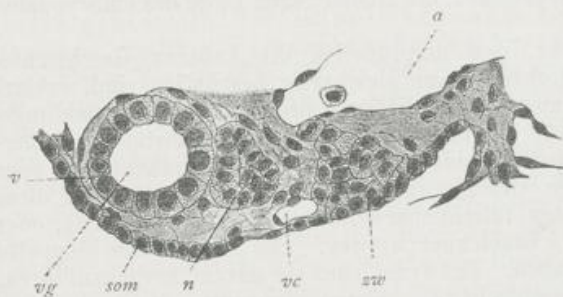


Fig. 297. Schnitt durch einen 15 mm langen Embryo von *Hypogeophis rostratus*. Nach BRAUER.

Zwischennierenknospen (*zw*) im Cölomepithel (*som*), *a* Aorta, *n* Nephrotom, *v* Vena, *c* Vena cardinalis, *vg* Vornieren-gang.

Organe mit innerer Sekretion und scheiden eine in ihrer physiologischen Wirkung sehr wichtige Substanz, das Adrenalin, aus. Dieses regt die glatte Muskulatur zur Kontraktion an und übt dadurch eine regulierende Wirkung auf den Blutdruck aus.

Auch in bezug auf ihre Entwicklung unterscheiden sich Rinde und Mark ganz wesentlich voneinander. Sie haben beide einen örtlich getrennten Ursprung und treten erst sekundär bei den Säugetieren und dem Menschen zu einem einheitlichen Organ, der Nebenniere, zusammen. Bei niederen Wirbeltieren, bei den Cyclostomen, Selachiern und Telostiern, bleiben sie dauernd räumlich getrennt und werden mit besonderen Namen als Interrenalorgan (Zwischenniere) und Suprarenalorgan bezeichnet. Jenes gleicht in seinen histologischen und physiologischen Eigenschaften der Rinde, dieses dem Mark der Säugetiere.

Das Studium der Entwicklungsgeschichte hat demnach drei Aufgaben zu erfüllen: 1. wie entwickeln sich die Interrenalorgane oder die Rindensubstanz der Nebenniere, 2. wie entwickeln sich die Suprarenal- oder chromaffinen Körperchen, welche dem Mark entsprechen, und 3. in welcher Weise vereinigen sich bei den höheren Wirbeltieren, besonders bei dem Menschen, beide Bestandteile zu einem einheitlichen Organ, der Nebenniere.

Wie die Keimdrüsen nehmen auch die Interrenalorgane ihren Ursprung aus dem Epithel der Leibeshöhle, aus welchem sich kleine Wucherungen, die Zwischenierenknospen, unmittelbar zu beiden Seiten des Darmgekröses entwickeln. Während bei niederen Wirbeltieren die Knospen sehr zahlreich sind und sich in metamerer Anordnung von der Gegend der Vorniere bis zur Kloake finden, sind sie bei den Säugetieren auf einen kleineren Bezirk in der Lendenregion beschränkt. Fig. 297 zeigt eine Zwischenierenknospe, die vom Keimepithel wie von der Urniere vollständig getrennt ist, auf einem Querschnitt durch einen Gymnophionen-embryo, ebenso Fig. 298 von einem 25 Tage alten menschlichen Embryo.

In einer zweiten Phase der Organogenese lösen sich die Zwischenierenknospen vom Epithel der Leibeshöhle ab und bilden sich zum Teil zurück, zum Teil verschmelzen sie untereinander zu größeren Körpern. Bei den Säugetieren entsteht aus ihnen jederseits ein einziges Organ, das sich vom Cöloepithel vollständig abgelöst hat. Schon bei 8 mm langen menschlichen Embryonen ist es nachweisbar; es bildet zwischen dem oberen Drittel des WOLFFSchen Körpers und dem Mesenterium einen Vorsprung in die Leibeshöhle, die Nebennierenleiste.

Die Suprarenalorgane oder die phäochromen Körperchen entwickeln sich, wie seit der grundlegenden Entdeckung BALFOURS (1877), vielfach bestätigt worden ist, in allerengster Beziehung zum Grenzstrang des Sympathicus. In ihrer frühesten Anlage unterscheidet POLL zwei Arten von Zellen als Sympathoblasten und Chromaffinoblasten; er

läßt sie sich allmählich gruppenweise voneinander sondern und sich dabei histologisch differenzieren, indem die einen zu sympathischen Ganglienzellen, die anderen zu chrombraunen Zellen werden. Diese lösen sich bei den höheren Wirbeltieren, wenn nicht vollständig, so doch in ihrer Mehrzahl von den sympathischen Ganglien ganz ab, lagern sich alsdann den Interrenalorganen an und bilden mit ihnen zusammen jetzt die Nebennieren.

Die Aneinanderlagerung beider Bestandteile ist auf dem Schnitt durch die Nebennierenanlage eines 17 mm langen menschlichen Embryo

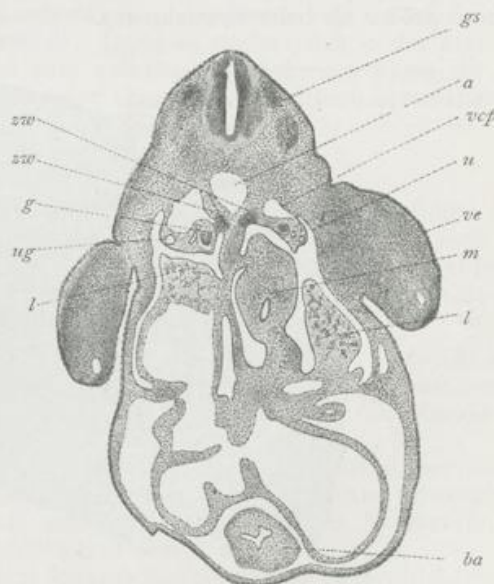


Fig. 298. Schnitt durch einen 25 Tage alten, 6 mm langen, menschlichen Embryo. Nach SOULIÉ.

Zwischenierenknospen (zw) im Cöloepithel an der Wurzel des Gekröses zwischen Aorta (a) und Urniere (u), ug Urnierengang, g Glomerulus, vcp Vena cardinalis posterior, ve vordere Extremität, m Magen, l Leber, ba Bulbus aortae, gs Spinalknoten.

(Fig. 299) schon zu sehen. Im weiteren Verlauf wird das chromaffine Gewebe von der Interrenalsubstanz ringsum eingeschlossen und so die typische Sonderung in Mark und Rinde herbeigeführt. Die Rinde beginnt sich schon vom zweiten Fötalmonat an in die bekannten drei Zonen (*Z. reticularis, fasciculata und glomerulosa*) zu differenzieren.

Während ihrer Entwicklung ist die Nebenniere eine Zeitlang von recht ansehnlicher Größe. Bei den Säugetieren verdeckt sie vorübergehend die viel kleinere Niere, so bei dem in Fig. 276 abgebildeten menschlichen Embryo der 8. Woche. Hier ist links die Nebenniere (*nn*) in normaler Lage zu sehen, während sie rechts entfernt ist, um die Niere (*n*) bloßzulegen. Später bleibt sie hinter der Niere im Wachstum zurück, ist aber beim Neugeborenen (Fig. 263), wo sie schon als halbmondförmiger Körper (*nn*) der Niere (*n*) aufsitzt, im Verhältnis zu ihr immer noch größer als beim Erwachsenen.

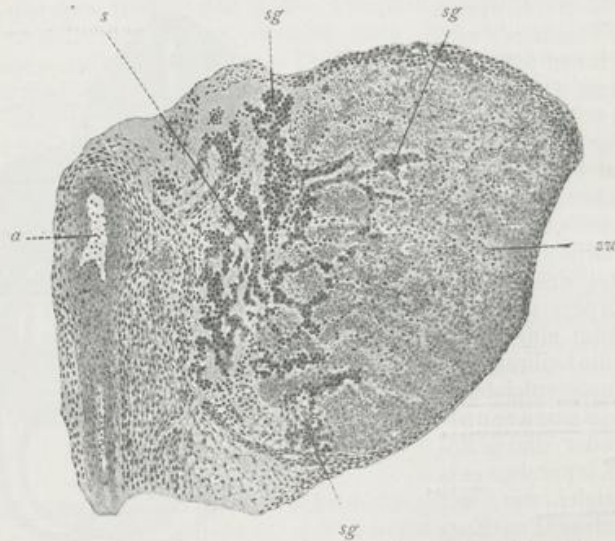


Fig. 299. Schnitt durch die Nebennierenanlage eines 17 mm langen menschlichen Embryo. Nach WIESEL.
sg Chromaffines Gewebe, *s* Sympathicus, *zw* Rinde der Nebenniere, *a* Aorta.

Während der Entwicklung scheinen zuweilen kleine Partien sich von der Nebennierenrinde abzutrennen und in der Nachbarschaft der Geschlechtsorgane zu bleiben, deren Lageveränderungen sie mitdurchmachen. So erklären sich wohl die von MARCHAND u. a. beobachteten akzessorischen Nebennieren im breiten Mutterband.

b) Die chromaffinen Körperchen.

Außer in den Suprarenalkörpern der Selachier und dem Mark der Nebenniere von den höheren Wirbeltieren finden sich aus chromaffinen Zellen zusammengesetzte Bildungen auch noch an manchen anderen Stellen des Körpers; sie werden als die chromaffinen Organe oder als das chromaffine System zusammengefaßt. Ihre Genese läßt sich ebenfalls wie beim Suprarenalorgan und dem Mark der Nebenniere auf den Grenzstrang des Sympathicus oder genauer auf die Chromaffinoblasten seiner embryonalen Anlage zurückführen.

Zum chromaffinen System sind die Glandula intercarotica und verschiedene chromaffine Plexuskörper der Bauchhöhle hinzuzurechnen. Die Glandula intercarotica legt sich als kleines Knötchen chrombrauner Zellen in der Adventitia der Carotis interna an und ist bei 28 mm langen, menschlichen Embryonen schon gut entwickelt.

Chromaffine Körperchen finden sich in der dorsalen Hälfte der sympathischen Ganglien des Grenzstrangs als rundliche Massen eingebettet. Zwei mächtige chromaffine Körper liegen auch an der vorderen Fläche der Bauchaorta. Mit ihrem vorderen Ende an der Abgangsstelle der Art. mesenterica sup. beginnend, reichen sie bis zur kaudalen Teilung der Aorta abdom. herunter.

Zu ihnen gesellen sich vier chromaffine Körperchen im Plexus hypogastricus; andere werden im Plexus coeliacus und suprarenalis und an anderen Örtlichkeiten aufgefunden. Am besten sind sie bei Embryonen bis zur Geburt entwickelt. Dagegen machen sich in der postfötalen Periode, ohne daß es zum vollständigen Schwund käme, Erscheinungen von Rückbildung an den chromaffinen Körpern bemerkbar (ZUCKERKANDL).

Repetitorium zu Kapitel X.

Als Bildungsprodukte des mittleren Keimblattes sind aufzuführen: das Epithel der Leibeshöhle (des Herzbeutels, der Brust- und Bauchhöhle, der Höhle des Hodensackes), die willkürliche, quergestreifte Muskulatur, die Samen- und Eizellen, das Epithel der Geschlechtsdrüsen, der Nieren und ihrer Ausführwege, die Rinde der Nebenniere.

I. Die Entwicklung der Muskulatur. 1. Am Rumpf entwickelt sich die Muskulatur aus der an Chorda und Nervenrohr angrenzenden Schicht der Körpersegmente, welche durch Abscheidung von Muskelfibrillen sich zu einer Muskelplatte (Myotom) umgestaltet.

2. Die Muskelplatte vergrößert sich dorsal und ventral, wo sie in die äußere (laterale) Epithelschicht der Körpersegmente übergeht (Wachstumszone), und breitet sich nach oben über das Nervenrohr, nach abwärts in die Bauchwandungen hinein aus.

3. Die Muskulatur besteht anfangs aus Segmenten längsverlaufender Fasern (Myomeren), welche durch bindegewebige Scheidewände (Ligamenta intermuscularia) voneinander getrennt sind, und ruft so die erste Gliederung des Körpers der Wirbeltiere in Metameren hervor.

4. Von den Muskelplatten wachsen Knospen in die Anlagen der Gliedmaßen hinein und liefern so die ganze Extremitätenmuskulatur.

II. Die Entwicklung des Urogenitalsystems. 1. Die erste Anlage ist in beiden Geschlechtern ein und dieselbe; sie besteht a) aus drei Paar Kanälen, dem Vor- und Urnierengang, dem MÜLLERSchen Gang und dem Harnleiter; b) aus vier Paar Drüsen, der Vorniere, der Urnieren, 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 querrer Richtung verlaufenden Zellstränge werden, indem sie eine Höhlung erhalten, zu den Vornierenkanälchen und bleiben durch Flimmertrichter (Nephrostome) mit der Leibeshöhle in Verbindung. In unmittelbarer Nähe der Flimmertrichter entwickelt sich zur Seite des Mesenteriums ein MALPIGHIScher Gefäß-

knäuel (Glomerulus, Glomus), der bei Teleostiern in einen abgekapselten Teil der Leibeshöhle (Vornierenkammer) zu liegen kommt.

4. Der im Zusammenhang mit den Vornierenkanälchen gebildete Längsstrang wird zum vordersten Teil des Vornieren- oder Urnierengangs. Er verlängert sich allmählich nach hinten, bis er die Kloake (letztes Stück des Enddarms) erreicht, mit ihrer Wand verschmilzt und dadurch seine hintere Ausmündung erhält. Das Auswachsen nach hinten geschieht in einer zweifach verschiedenen Weise:

a) Bei Säugetieren verbindet sich das hintere Ende des vorn entstandenen, kurzen Längskanals mit dem äußeren Keimblatt und wächst ihm entlang nach hinten, bis es die Kloake erreicht.

b) Bei den übrigen Wirbeltieren 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 Kloakenwand verbindet.

5. Hinter der Vorniere entsteht die Urniere dadurch, daß bei der Abschnürung der Rückensegmente von den Seitenplatten segmental angeordnete Zellschläuche oder Zellstränge gebildet werden (Nephrotome, Segmentstiele, FELIX), welche an ihrem einen Ende mit der Leibeshöhle zusammenhängen und mit ihrem anderen Ende sich mit dem seitlich gelegenen Urnierenang in Verbindung setzen und zu den Urnierenkanälchen werden. (Entwicklung von MALPIGHISCHEN Körperchen, von sekundären und tertiären Urnierenkanälchen.)

6. Bei den höheren Wirbeltieren ist die Entwicklung der Urniere eine gewissermaßen abgekürzte, insofern die bei der Abschnürung der Rückensegmente entstehenden, getrennten Zellenstränge ganz dicht zusammenliegen und eine scheinbar ungesonderte Zellenmasse, die Mittelplatte oder das Urnierenblastem, bilden, aus welchem sich die Urnierenkanälchen späterhin, wenn sie deutlich unterscheidbar werden, gleichsam herausdifferenziert zu haben scheinen.

7. Bei einigen Selachiern, Amphibien usw. bleibt die Urniere mit der Leibeshöhle durch Flimmertrichter (Nephrostome) in offener Verbindung, während bei allen Amnioten die Urnierenkanälchen ihren Zusammenhang mit der Leibeshöhle durch Schwund der Flimmertrichter frühzeitig aufgeben.

8. Die bleibende Niere (Nachniere oder Metanephros) entsteht zuletzt am hintersten Abschnitt des Urnierengangs.

Nach neueren Untersuchungen geht die Niere aus zwei verschiedenen Anlagen hervor: 1. aus einer Ausstülpung vom Ende des Urnierengangs, welche den Harnleiter, das Nierenbecken und die geraden Harnkanälchen (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 Harnkanälchen mit den MALPIGHISCHEN Körperchen (also in den sekretorischen Nierenteil) umwandelt.

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 Urnierenang ablöst und auf die hintere Fläche der Harnblase wandert.

10. Bei niederen Wirbeltieren entsteht durch Abspaltung vom Urnierenang der ihm parallel laufende MÜLLERSCHE Gang.

11. Bei den Amnioten ist die Beziehung des MÜLLERSchen 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 Teile 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 Teil der Urniere dem Keimepithel entgegenwachsen.

13. Vom Keimepithel (mit seinen Ureiern und Ursamenzellen) stammen die spezifischen Bestandteile der Geschlechtsdrüsen: die Eier und die Samenzellen, ab.

14. Im weiblichen Geschlecht entstehen infolge eines Durchwachungsprozesses des Keimepithels und des unterliegenden Stroma PFLÜGERSche Schläuche und Eiballen und aus diesen schließlich junge, eine einzige Eizelle enthaltende Primärfollikel; im männlichen Geschlecht bilden sich infolge eines entsprechenden Vorgangs Samenampullen (Selachier, einige Amphibien) oder Samenkanälchen (Tubuli seminiferi) mit ihren Samenmutterzellen.

15. Die Geschlechtsstränge der Urniere beteiligen sich an der Zusammensetzung der Marksubstanz des Eierstocks als Markstränge; am Hoden setzen sie sich entweder mit den Samenampullen oder den Samenkanälchen in Verbindung und liefern die Tubuli recti und das Rete testis, also den Anfangsteil der Ausführwege des Samens.

16. Die Primärfollikel setzen sich aus dem zentral gelegenen Ei, aus einer Hülle von Follikelzellen und aus einer blutgefäßführenden Bindegewebskapsel (Theca folliculi) zusammen.

17. Bei Säugetieren wandeln sich die Primärfollikel dadurch, daß die Follikelzellen an Menge zunehmen und Follikelflüssigkeit ausscheiden, in GRAAFSche Bläschen um. (Eihügel, Membrana granulosa.)

18. Die GRAAFSchen 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 Urogenitalsystems finden später im männlichen und im weiblichen Geschlecht eine verschiedene Verwendung unter teilweiser Rückbildung.

21. Im männlichen Geschlecht wird der Urnierengang zum Samenleiter, beim Weibe verkümmert er (GARTNERSche Gänge).

22. Der MÜLLERSche Gang übernimmt beim Manne keine Funktion 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 Kanal der anderen Seite, soweit er in den Genitalstrang eingeschlossen ist, verschmilzt.

23. Die Urniere bleibt beim Manne in ihrem vorderen Abschnitt, welcher sich durch die Geschlechtsstränge mit den Samenkanälchen verbunden hat, als Epididymis bestehen, der Rest verkümmert zur Pa-

radidymis; beim Weibe verkümmern beide Teile zum Epoophoron und Paroophoron, die der Epididymis und Paradidymis 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 Leisten-
gegend zieht, durch die Bauchwand tritt und in der Haut der die Kloake umgebenden Geschlechtswülste endet. (Gubernaculum Hunteri beim Mann. 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 Leistenkanals 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 Übersicht lehrt:

Hüllen des Hodens.	Bauchwand.
Scrotum mit Tunica dartos.	Bauchhaut.
COOPERSche Faszie.	Oberflächliche Bauchfaszie.
Tunica vaginalis communis mit Cremaster.	Muskelschicht und Fascia transversa abdominis.
Tunica vaginalis propria (parietales und viszerales Blatt).	Bauchfell.

28. Die äußeren Geschlechtsteile entwickeln sich beim Manne und beim Weibe aus einer gleichartigen Anlage in der Umgebung der Kloake.

29. Als Kloake 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 nebeneinander die MÜLLER-
schen Gänge und die Urnierengänge aufgenommen hat.

30. Die Kloake wird durch vorwachsende Falten, welche sich zum Damm verbinden, in eine vordere und eine hintere Abteilung zerlegt, von denen die vordere die Verlängerung des Sinus urogenitalis, die hintere Abteilung die Verlängerung des Darmes ist (After).

31. Am vorderen Rande der Kloake, später des Sinus urogenitalis, findet sich in beiden Geschlechtern der Geschlechtshöcker, welcher an seiner unteren Fläche eine von den zwei Geschlechtshöckern begrenzte Rinne trägt; er wird nebst der unter ihm gelegenen Kloake (resp. Sinus urogenitalis) von den Geschlechtswülsten umfaßt.

32. Im weiblichen Geschlecht bleibt der Geschlechtshöcker klein und wird zur Klitoris, die Geschlechtshöcker werden 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 MÜLLERschen Gänge) und die Ausmündung der Allantois oder Harnblase, die weibliche Harnröhre, aufnimmt.

33. Im männlichen Geschlecht wächst der Geschlechtshöcker zum männlichen Gliede aus; die Geschlechtshöcker an seiner unteren Fläche schließen sich zu einem Kanal, 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.

34. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die vergleichbaren Teile der äußeren und der inneren Geschlechtsorgane in beiden Geschlechtern und über ihre Ableitung von der ursprünglich indifferenten Anlage des Urogenitalsystems bei den Säugetieren.

Männliche Geschlechtsteile.	Gemeinschaftliche Ausgangsform.	Weibliche Geschlechtsteile.
Samenampullen und Samenkanälchen.	Keimepithel.	Eifollikel, GRAAFSche Bläschen. <i>mit 8 Pfeilen nach hinten</i>
a) Nebenhoden. Epididymis mit Rete testis und Tubuli recti.	Urnere.	a) Epoophoron mit Marksträngen des Eierstocks.
b) Paradidymis.	a) Vorderer Teil mit den Geschlechtssträngen (Geschlechtsteil).	b) Paroophoron.
Samenleiter mit Samenbläschen.	b) Hinterer Teil (eigentlicher Urnierenteil).	GARTNERSche Kanäle einiger Säugetiere.
Niere und Ureter.	Urnierengang.	Niere und Ureter.
Hydatide des Nebenhodens.	Niere und Ureter.	Eileiter und Fimbrien.
Sinus prostaticus. (Uterus masculinus).	} MÜLLERScher Gang. }	Gebärmutter und Scheide.
Gubernaculum Hunteri.	Leistenband der Urnere.	Rundes Mutterband und Ligamentum ovarii.
Männliche Harnröhre (Pars prostatica und membranacea).	Sinus urogenitalis.	Vorhof der Scheide.
Männliches Glied.	Geschlechtshöcker.	Klitoris.
Pars cavernosa urethrae.	Geschlechtsschwellen.	Kleine Schamlippen.
Hodensack.	Geschlechtswülste.	Große Schamlippen.

III. Die Entwicklung der Nebenniere und des chromaffinen Systems.

1. Die Nebenniere des Menschen und der Säugetiere setzt sich aus zwei genetisch und histologisch verschiedenen Bestandteilen, dem Mark und der Rinde, zusammen, die bei niederen Wirbeltieren (Cyclostomen, Selachiern, Teleostiern) auch räumlich getrennt bleiben und als Suprarenalorgan (Mark) und Interrenalorgan (Rinde) bezeichnet werden.

2. Das Mark (das Suprarenalorgan), zusammengesetzt aus Ganglienzellen und chrombraunen (chromaffinen) Zellen, stammt vom Grenzstrang des Nervus sympathicus ab.

3. Die Rinde (Interrenalorgan) entwickelt sich zu beiden Seiten des Mesenteriums aus einzelnen Wucherungen des Peritonealepithels, welche früh zu einem einheitlichen Körper verschmelzen.

4. Die an verschiedenen Orten getrennt entstandenen Substanzen wachsen einander entgegen, lagern sich zusammen und verschmelzen zur Nebenniere.

5. Die Nebenniere ist eine Zeitlang größer als die Niere.

6. Chromaffine Körperchen bilden sich aus den Chromaffinoblasten der Anlage des sympathischen Grenzstranges noch an vielen anderen Stellen des Körpers aus. Die wichtigsten sind: 1. die Glandula carotica, 2. chromaffine Zellhaufen in den Ganglien des Grenzstrangs, 3. die chromaffinen Körper der Aorta abdom., das Plexus hypogastr., coeliacus, suprarenalis usw.

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 Produkten, 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 funktionellen Bestandteile der Sinnesorgane: die Seh-, Hör- und Riechzellen, herleiten.

I. A. Die Entwicklung des Zentralnervensystems.

Da das Zentralnervensystem der Wirbeltiere 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 (S. 70 u. 83) eingegangen werden: 1. auf die Sonderung des äußeren Keimblattes in zwei Bezirke: in das dünnere Hornblatt und in die dickere, median gelegene Nerven- oder Medullarplatte (Fig. 73 *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 (Fig. 73—75).

Als eine einheitliche Anlage erhält sich das Nervenrohr nur beim *Amphioxus lanceolatus*, bei allen übrigen Wirbeltieren dagegen sondert es sich in Rückenmark und Gehirn.

Prof. Dr. v. Koenigstein, 1891. Entwicklungsstadien des Amphioxus lanceolatus, Kopfteil.

I. Die Entwicklung des Rückenmarks.

Der Teil des Nervenrohrs, der sich zum Rückenmark umbildet, zeigt auf dem Querschnitt eine ovale Form (Fig. 137). Von Anfang an läßt er eine Sonderung in eine linke und eine rechte Hälfte erkennen (Fig. 300). Denn seine beiden Seitenwandungen sind stark verdickt und bestehen aus mehreren Lagen langer, zylindrischer Zellen, während oben und unten seine Wand längs eines schmalen Streifens dünn bleibt und als vordere und hintere Kommissur oder als Boden- und Deckplatte (*bp* und *dp*) (His) unterschieden werden.

So bleibt in der Zusammensetzung des Nervenrohrs aus zwei größeren, dicken und zwei schmalen, dünneren Streifen, welche Anordnung ebenso auf den Bau des fertigen Organs übergeht, die paarige Entstehung aus zwei längsverlaufenden Nervenplatten, welche einstmals den spaltförmigen, längsgestreckten Urmund begrenzten, auf das

deutlichste erhalten. Die Bodenplatte oder vordere Kommissur, 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 Kommissur dagegen ist die später entstehende Nahtlinie, welche sich bei der Umwandlung der Nervenrinne zum Rohr ausbildet.

In den beiden verdickten Seitenhälften (Fig. 300) kommt es nachträglich noch zu einer weiteren Sonderung in eine dorsale (*fp*) und eine 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*), voneinander 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 Kommissur oder Bodenplatte, welche der Nahtlinie der Urmundränder entspricht;
4. die hintere Kommissur 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. 301). Bei der lebhaften Vermehrung ihrer Zellen ist leicht die interessante Tatsache festzustellen, daß alle Kernteilungsfiguren immer dicht an der inneren, dem Zentralkanal zugewandten Fläche des Nervenrohrs, zuweilen in überraschender Menge, liegen, eine Erscheinung, die auch bei der Entwicklung der Hirnblasen wiederkehrt. Nervenrohr und Epidermis haben also infolge der verschiedenen Bedingungen, unter welche sie beim Entwicklungsprozeß geraten sind, verschieden orientierte Zuwachsflächen zur Vermehrung ihrer Elementarteile erhalten.

Die Zellen des Nervenrohrs sondern sich frühzeitig in zwei verschiedene histologische Gruppen: 1. in Elemente, welche das Stützgerüst liefern: das den Zentralkanal (Fig. 301 *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 Prozeß kommt es noch zu einer neuen Sonderung. Die an Zahl immer mehr zunehmenden Nervenfasern lagern sich nämlich der Zellenmasse von außen auf; sie sind bei ihrem ersten Auftreten marklos (Fig. 301 *ws* u. Fig. 326) und umgeben sich erst nachträglich teils früher, teils später mit einer Markhülle. Auf diese Weise entsteht eine zentral gelegene, die Ganglienzellen enthaltende, graue Substanz (*gs*) und eine ihr oberflächlich wie ein Mantel aufgelagerte, weiße Substanz (*ws*), an welcher dann wieder eine Einteilung in vordere, seitliche und hintere Rückenmarksstränge vorzunehmen ist.

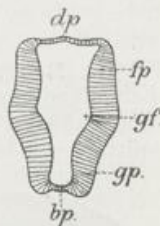


Fig. 300. Schematischer Durchschnitt durch die Anlage des Nervenrohrs zur Unterscheidung einzelner Regionen. Einteilung nach His. Schema nach FRORIEP.
bp Bodenplatte, dp Deckplatte, gp Grundplatte, fp Flügelplatte, gf Grenzfurche.

Da die Boden- und die Deckplatte an der mächtigen Volumzunahme nicht beteiligt sind, wie sie auch keine Ganglienzellen bilden, so kommen sie immer mehr in die Tiefe, an den Grund einer vorderen und einer hinteren Längsfurche (Fig. 301) zu liegen. Schließlich setzt sich das ausgebildete Rückenmark aus zwei mächtigen Seitenhälften zusammen, die durch eine vordere und eine hintere, tiefe Längsspalte voneinander getrennt und nur in der Tiefe durch eine dünne Querbrücke, die Rückenmarkskommissur, verbunden werden. Da diese sich von der im Wachstum zurückgebliebenen Deck- und Schlußplatte ableitet, birgt sie in ihrer Mitte den ebenfalls klein gebliebenen Zentralkanal.

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 Achsenskelett 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 konisch verjüngte Stelle ab, die in der deskriptiven Anatomie als Conus medullaris beschrieben wird.

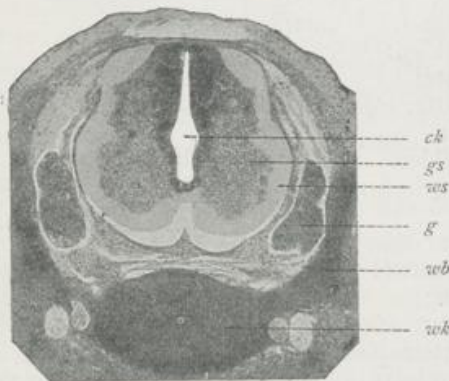


Fig. 301. Querschnitt durch Rückenmark und knorpelige Wirbelsäule eines menschlichen Embryo. Nach HERTWIG.

ck Zentralkanal, gs graue Substanz, ws weiße Substanz des Rückenmarks, g Spinalganglion mit hinterer Wurzel, wk Wirbelkörper mit Chordarest, wb Wirbelbogen.

kanal 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 Wirbelkanal 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 Wirbelkanal von unten nach oben emporsteigen. Im 6. Monat findet sich der Conus medullaris im Anfang des Sakralkanals, bei der Geburt in der Gegend des dritten Lendenwirbels und einige Jahre später am 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 Zylinderzellen umgeben wird und eine Fortsetzung vom Zentralkanal des Rückenmarks ist. Weiter nach abwärts setzt er sich dann in Form eines Bindegewebsstranges bis zum Steißbein fort.

Eine zweite Folge des Emporsteigens des Rückenmarks ist eine Änderung in der Verlaufsweise der Anfänge der peripheren Nervenstämmen. Da ihre Ursprünge zugleich mit dem Rückenmark im Wirbelkanal 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 Wirbelkanal 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 Kreuzbeingegegend ein steil nach abwärts gerichteter. Hierdurch kommen die vom letzten Teil des Rückenmarks ausgehenden Nervenstämmen eine große Strecke weit in den Wirbelkanal zu liegen, ehe sie zu den zum Durchtritt dienenden Löchern im Kreuzbein 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.

Die Ausgangsform für das Gehirn wie für das Rückenmark ist ein einfaches Rohr. Dasselbe erfährt frühzeitig, sogar schon ehe es überall geschlossen ist, durch größeres Wachstum einzelner Strecken und durch geringeres Wachstum anderer eine Gliederung; durch zwei Einschnürungen an seinen Seitenwandungen zerfällt es in die drei primären Hirnblasen (Fig. 304 P., M., R.), die durch weite Öffnungen miteinander in Verbindung bleiben und als Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen (Prosencephalon, Mesencephalon, Rhombencephalon) 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. 302 au), die nach einiger Zeit sich von ihrem Mutterboden bis auf dünne, hohle Verbindungsstiele (Fig. 303 au) abzuschneiden 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. 303). Auf diese Weise wird das primäre Vorderhirnbläschen (Prosencephalon) noch in zwei weitere Abteilungen zerlegt: in die Anlagen für das Großhirn (*gh*) Telencephalon, Endhirn und für das Zwischenhirn (*zh*) (Diencephalon, Thalamencephalon), mit dessen Basis die beiden Sehnerven verbunden bleiben.

*spätere Geh-
nerven*

Die Großhirnanlage beginnt bald durch ein sehr rasches Wachstum alle übrigen Teile des Gehirns an Größe zu überflügeln. Dabei wird sie 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 Wand nach abwärts tief ein. Die beiden so entstandenen, an der Basis verbundenen Hälften (Fig. 306 *hms*) zeigen eine mehr flache mediane und eine konvexe äußere Fläche und heißen die beiden Hemisphärenbläschen, da sie die Grundlagen für die beiden Großhirnhemisphären abgeben. Am dritten Hirnbläschen, welches auf frühen Embryonalstadien den längsten Abschnitt des ganzen Hirnrohrs darstellt und, allmählich sich verjüngend, in das Rückenmarksröhre übergeht, erfährt

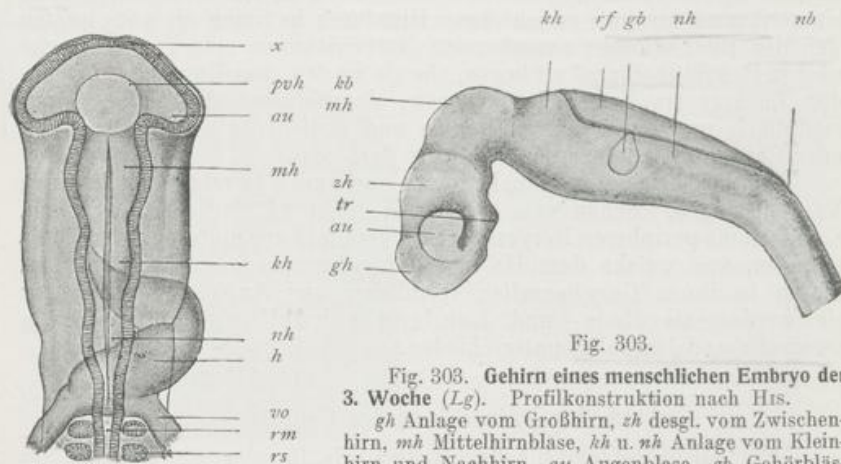


Fig. 302.

Fig. 302. Kopf eines 58 Stunden bebrüteten Hühner-Embryo in der Rückenlage bei durchfallendem Licht. 40fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

x Vordere Wand des primären Vorderhirnbläschen, 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, rs Rückensegment.

die obere Wand in großer Ausdehnung eine erhebliche Verdünnung (Fig. 303 *rf*) mit Ausnahme eines kleinen Bezirks (*kh*) unmittelbar hinter der Einschnürung, durch welche es vom Mittelhirnbläschen (Mesencephalon, *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 (Metencephalon, Hinterhirn, Fig. 303 *kh*), und 2. die Anlage für das verlängerte Mark (Myelencephalon, Nachhirn, *nh*).

Über die Sonderungen des embryonalen Hirnrohrs der Wirbeltiere in drei und darauf in fünf Abschnitte hat KUPFFER im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre zwei lehrreiche Schemata gegeben (Fig. 304 u. 305), an welchen man sich über die oben besprochenen Verhältnisse sowie über die gleich zu beschreibenden Krümmungen des Hirnrohrs noch weiter unterrichten möge.

Fig. 303.

Fig. 303. Gehirn eines menschlichen Embryo der 3. Woche (Lg). Profilkonstruktion 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.

Die einzelnen durch Einschnürung und Ausstülpung sowie durch ungleiche Verdickung der Wandungen hervorgerufenen Abschnitte des Hirnröhres setzen sich in der Folgezeit noch schärfer voneinander ab, indem sie ihre Lage verändern. Anfangs lagern die drei Hirnbläschen, wenn die Einschnürungen an ihnen eben entstanden sind, in einer geraden Linie hintereinander (Fig. 134) über der Chorda dorsalis, welche aber nur bis zum vorderen Ende des Mittelhirnbläschens reicht und hier zugespitzt aufhört. Später, und zwar von dem Augenblick an, wo sich die Augenblasen abzuschneiden beginnen, verstellen sich die 3 Hirnblasen so, daß die sie verbindende Längsachse starke, charakteristische Krümmungen er-

fährt, welche als Kopf-, Brücken- und Nackenbeuge unterschieden werden (Fig. 303 *kb, nb*, Fig. 305). Die Ursache für die Entstehung der Krümmungen, die für die Hirnanatomie gleichfalls von grundlegender Bedeutung sind, ist wohl in erster Linie in einem stärkeren

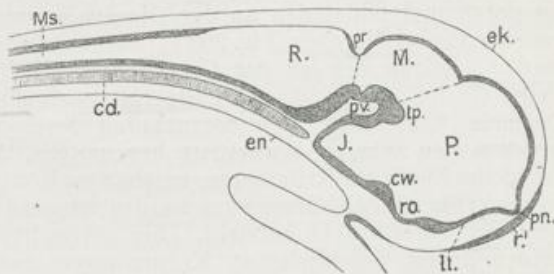
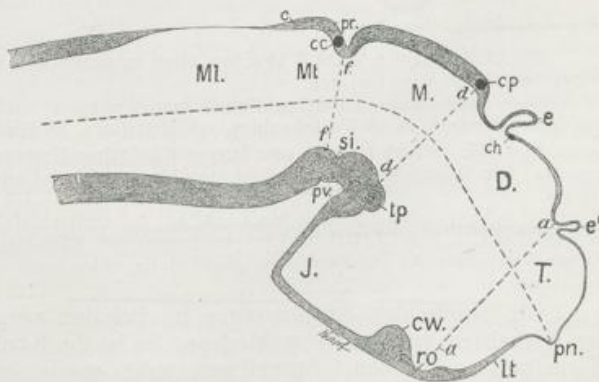


Fig. 304. Schema von der Dreigliederung des Nervenrohrs. Nach KUPFFER.

P. Prosencephalon, M. Mesencephalon, R. Rhombencephalon, pn. Processus neuroporicus, lt. Lamina terminalis, ro. Recessus opticus, J. Infundibulum, tp. Tuberculum posterius, pv. Plica encephali ventralis, pr. Plica rhombo-mesencephalica, Ms. Medulla spinalis, r. unpaare Riechplakode.

Fig. 305. Schema von dem fünfgliedrigen Stadium des Nervenrohrs. Nach KUPFFER.

T. Telencephalon, D. Diencephalon, M. Mesencephalon, Mt. Metencephalon, Mi. Myelencephalon, e' Paraphysis, e Epiphysis, c Cerebellum, si. Sulcus intraencephalicus posterior, ch Commissura habenu-laris, cp Commissura posterior, cc. Commissura cerebellaris, aa. Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon, dd. Grenze zwischen Diencephalon und Mesencephalon, ff. Grenze zwischen Mesencephalon und Metencephalon. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 304.



Längenwachstum zu suchen, durch welches sich das Hirnröhr namentlich in seiner dorsalen Wand vor den umgebenden Teilen auszeichnet. Wie His durch Messungen festgestellt hat, nimmt die Gehirnanlage um mehr als das Doppelte an Länge zu, während das Rückenmark sich nur um den sechsten Teil seiner Länge vergrößert.

Die Kopfbeuge (Fig. 303 *kb*, Fig. 304, 305) entwickelt sich am frühzeitigsten. Der Vorderhirnboden senkt sich ein wenig nach abwärts, um das vordere Ende der Chorda dorsalis (Fig. 199 *ch*) herum und bildet zuerst einen rechten, später sogar einen spitzen Winkel (Fig. 303 u. 316) mit dem dahinter gelegenen Teil der Hirnbasis. Infolgedessen kommt jetzt das Mittelhirnbläschen (Fig. 303 *mh*, 305 *M* u. 307 *mh*) am höchsten zu liegen und bildet den an der Oberfläche des Embryo weit hervorragenden Scheitelhöcker (Fig. 203 *s*). Weniger bedeutend ist die Nackenbeuge, welche sich an der Grenze zwischen Nachhirn und Rückenmark einstellt (Fig. 303 *nb*). Sie ruft auch eine nach außen hervortretende Krümmung, den sogenannten Nackenhöcker, bei den Embryonen der höheren Wirbeltiere hervor (Fig. 303). Sehr hochgradig ist wieder die dritte Krümmung, welche von KÖLLIKER als die Brückenbeuge (Fig. 307 *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 Konvexität 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 Markes aus und stellt einen ventralwärts weit hervorragenden Wulst dar, an welchem sich später die queren Fasern der Varolsbrücke anlegen.



Fig. 306.



Fig. 307.

Fig. 306. 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. 307. Gehirn eines 16 mm langen Kaninchen-Embryo in der linken Seitenansicht. Die äußere Wand des linken Großhirnmantels ist entfernt. Nach MIHALKOVICS.

sn Sehnery, *ML* MONROSCHES Loch, *agf* Adergeflechtfalte, *amf* Ammonsfalte, *zh* Zwischenhirn, *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge), *kh* Kleinhirn, *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels, *bb* Brückenbeuge, *mo* Medulla oblongata.

Die Größe der Krümmungen ist bei den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere eine sehr verschiedene. So ist die Kopfbeuge bei niederen Wirbeltieren (Fischen, Amphibien) sehr wenig ausgesprochen, viel stärker dagegen bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren; 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 Einteilung 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 Hohlraume des 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 mannigfachste ineinander. 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 Richtungen differenzieren. An einigen Stellen behalten die Zellen ihren epithelialen Charakter bei und liefern: 1. an der Decke des Zwischen- und Nachhirns den epithelialen Überzug der Adergeflechte, 2. das die Ventrikel des Hirns auskleidende Ependym, 3. follikelartige Gebilde, wie die Zirbel (Fig. 313). Am größten Teil der Wandung vermehren sich die Zellen in außerordentlichem Maße und wandeln sich zu kleineren und größeren Lagern von Ganglienzellen und Nervenfasern um. Die Verteilung der so entstehenden grauen und weißen Substanz zeigt an den Hirnblasen nicht mehr das gleichförmige Verhalten wie am Rückenmark. Eine Übereinstimmung gibt sich nur darin kund, daß sich in jedem Hirnteil graue Kerne finden, die, wie die vorderen und die hinteren grauen Rückenmarkssäulen, von einem Mantel weißer Substanz umhüllt werden. Dazu gesellen sich an den zwei zur größten Entfaltung gelangten Gehirnteilen graue, ganglienzellenhaltige Schichten, die einen Überzug, die graue Rinde des Groß- und Kleinhirns, liefern. Hierdurch wird an einzelnen Hirnpartien die weiße Substanz zum Markkern, die graue zur Rinde, ein Verhältnis, in welchem sich ein wichtiger Unterschied vom Aufbau des Rückenmarks ausspricht.

Die morphologische Sonderung des Gehirns beruht auf dem sehr ungleichen Wachstum sowohl der einzelnen 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 Bruchteil der gesamten Hirnmasse aus (Fig. 308 u. 310). Sie werden als *Hirnstamm* zusammengefaßt, im Gegensatz zu den Hemisphärenbläschen, die, ins 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 Wachstum der Hirnwandungen äußert sich ferner in dem Auftreten verdickter und verdünnter Stellen, in der Ausbildung besonderer Nervenstränge (*Pedunculi cerebri, cerebelli* usw.) und in der Ausbildung größerer und kleinerer Lager von Ganglienzellen (*Thalamus opticus, Corpus striatum*). Hierbei tritt uns auch das im V. Kapitel ausführlich besprochene Prinzip der Faltenbildung wieder in eigenartiger Weise entgegen, und zwar an den Großhirn- und Kleinhirnhemisphären mit Einschluß des Wurms. Es sind dies gerade die beiden Hirnteile, 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 semi-ovale) breite Leisten (Gyri), welche, in mäandrischen Windungen verlaufend, das charakteristische Relief der Oberfläche erzeugen (Fig. 322). Am Kleinhirn sind die zahlreichen, vom Markkern ausgehenden Leisten

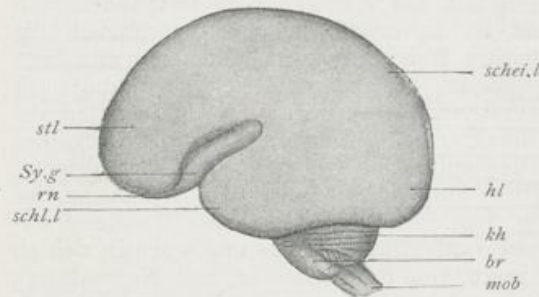


Fig. 308. Seitliche Ansicht vom Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des 5. Monats. Natürl. Größe. Nach MIHALKOVICS. *stl* Stirnrippen, *schei.l* Scheitellappen, *hl* Hinterhauptslappen, *schl.l* Schläfenlappen, *Sy.g* SYLVISCHE Grube, *rn* Riechnerv, *kh* Kleinhirn, *br* Brücke, *mob* Medulla oblongata.

Decke und Seitenteile unterscheiden und mit dem letzten Bläschen beginnen, da es sich in seinem Bau am meisten an das Rückenmark anschließt. Behufs genauer 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 (Rhombencephalon).

Das Hinterhirnbläschen zeigt am Anfang seiner Entwicklung (beim Hühner-Embryo am 2. und 3. Tage) sehr regelmäßige und recht charakteristische Einfaltungen seiner Seitenwandungen und wird durch sie vorübergehend in mehrere kleine, hintereinander gelegene Abteilungen geschieden. In ihnen erblicken manche Forscher eine Segmentierung des Hirnrohrs, die zum Austritt gewisser Hirnnerven in Beziehung stehe und für die Frage nach der Segmentierung 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 Klassen der Wirbeltiere gebildet werden. Schön ausgeprägt sind sie in den Fig. 309 u. 340 zu sehen. Die eine ist (Fig. 309) ein Frontalschnitt durch das Hinterhirnbläschen von einem Hühnerembryo, die andere (Fig. 340) von einem sehr jungen menschlichen Embryo. Die nach dem vierten Ventrikel gekehrte innere Kontur der Hirnwand zeigt fünf Ausbuchtungen, die kleine Abschnitte einer Kreislinie darstellen und durch scharf vorspringende Kämme (*k*) gegeneinander abgesetzt sind. Der zwischen zwei Kämmen gelegene Abschnitt der Hirnwand wird jetzt gewöhnlich mit einem von ORR eingeführten Namen als Neuromer bezeichnet.

Neuromer
des Hinterhirns

schmal, parallel zueinander 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 durchgeführt hat, vier Abschnitte als Boden,

An der äußeren Oberfläche sind die Neuromeren nur wenig gegeneinander abgegrenzt durch seichte Furchen (*f*) in der Gegend, wo sich nach innen die Kämme erheben. Auch in der Hirnwand selbst macht sich eine 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 angeordneten Zellenkerne fehlen. Die Segmentierung (Neuomerie) ist auf die Seitenwände beschränkt, an der Decke und dem Boden fehlt sie.

Aus dem primären Hinterhirnbläschen sondern sich im Laufe der Entwicklung das verlängerte Mark und das Kleinhirn mit der Brücke.

Das verlängerte Mark (Myelencephalon, Fig. 305 *MI*) entwickelt sich aus dem hinteren, längeren Abschnitt des Hinterhirnbläschens. Frühzeitig treten hier Boden und Seitenwände in einen Gegensatz zur Decke (Fig. 310 u. 311); denn sie verdicken sich beträchtlich durch Anbildung von Nervensubstanz und sondern sich (beim Menschen im 3.-6. Monat) jederseits in äußerlich erkennbare, weil durch Furchen geschiedene Stränge, welche mit gewissen Modifikationen die Fortsetzung der bekannten drei Stränge des Rückenmarks sind. Die Decke des Bläschens (Fig. 303 *rf* und 312 *Dp*) erzeugt dagegen keine Nervensubstanz, behält ihre epitheliale Struktur bei, verdünnt sich noch mehr und stellt beim Erwachsenen eine einfache Lage platter Zellen dar. Diese bildet den einfachen Verschuß 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. Seitlich geht die Deckplatte oder das Epithel des Adergeflechts in die zu Nervenmassen umgewandelten Teile der Hirnbläschen über. Der Übergang wird durch dünne Lamellen weißer Nervensubstanz vermittelt, welche den Rand der Rautengrube als Obex, Taenia, hinteres Marksegel und Flockenstiel umsäumen. Wenn man mit

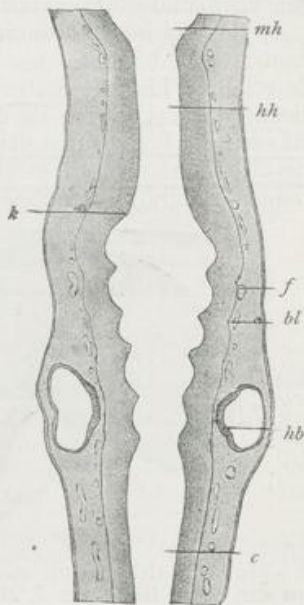


Fig. 309. Frontalschnitt durch den hinteren Teil des Hirnröhrs eines jungen Hühner-Embryo. Nach HERTWIG.

mh Hohlraum des Mittelhirnbläschens, *hh* vorderer engerer Abschnitt der Höhlung des Hinterhirnbläschens, das in seinem dahinter gelegenen weiteren Abschnitt die Neuomerie zeigt, *k* Kante, durch welche ein Neuomer vom anderen an der inneren Oberfläche abgegrenzt wird, *f* Grenzfurche der Neuomeren an der Außenfläche und davon ausgehende helle Linie, *hb* Hörbläschen, *bl* Blutgefäße, *c* Übergang des vierten Ventrikels in den Zentralkanal des Rückenmarks.

Tela chorioidea des IV Ventrikels

• Ringel

der weichen Hirnhaut auch das hintere Adergeflecht von dem verlängerten Mark abzieht, so wird natürlich die daran haftende Epitheldecke des vierten Ventrikels mitentfernt, und es entsteht der hintere Hirnschlitz älterer Autoren, durch welchen man in das Hohlraumssystem von Hirn und Rückenmark eindringen kann.

Das Kleinhirn (Metencephalon) sondert sich aus dem kleineren vordersten Abschnitt des Hinterhirnbläschens (Fig. 303 *kh*, 305 *Mt*). 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 Nervelementen gebildeten dicken Substantring, welcher einen kleinen Hohlraum umschließt, der zum vorderen Teil der Rautengrube

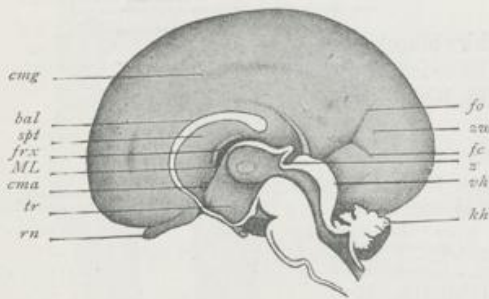


Fig. 310. Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des 5. Monats, in der Medianebene halbiert. Ansicht der rechten Innenseite. Natürl. Größe. Nach MIHALKOVICS.

vn Riechnerv, *tr* Trichter des Zwischenhirns, *cma* Commissura anterior, *ML* Monrosches Loch, *fx* Fornix, Gewölbe, *spt* Septum pellucidum, durchsichtige Scheidewand, *bal* Balken (Corpus callosum), welcher nach abwärts am Balkenknie in die embryonale Schlußplatte übergeht, *cmg* Sulcus callosus marginalis, *fo* Fissura occipitalis, *zw* Zwickel (Cuneus), *fc* Fissura calcarina, *z* Zirbel, *vh* Vierhügel, *kh* Kleinhirn.

durch Einsenkung der Gefäßhaut vier tiefe Querfurchen (Fig. 311) und setzt sich so als Wurm gegen die noch glatt erscheinenden Seitenteile (*kh*) ab. Diese eilen von jetzt ab im Wachstum dem Mittelteil voraus, wölben sich als zwei Halbkugeln zu beiden Seiten hervor, und werden, indem sie vom 4. Monat an Querfurchen erhalten, zu den voluminösen Kleinhirnhemisphären. Wo Wurm und Hemisphären in die Deckenteile 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 Übergang vermitteln, das hintere und das vordere Marksegel.

2. Umwandlung des Mittelhirnbläschens (Mesencephalon).

Das Mittelhirnbläschen (Fig. 312, 313 *mh*, 314 u. 315 *M*, 310, 311 *vh*) ist der konservativste Abschnitt des embryonalen Nervenrohrs, der sich am wenigsten verändert; es läßt beim Menschen nur einen kleinen Hirnteil aus sich hervorgehen. Seine Wandungen

wird (Fig. 311, 312). Das Kleinhirn entwickelt sich demnach (SCHAPER) aus einer bilateral-symmetrischen Anlage. Der Boden des Substantringes liefert die Brücke (Fig. 312 *bb*), deren Querfaserung im 4. Monat deutlich wird. Namentlich aber wuchert die obere Hälfte des Ringes in ganz außerordentlichem Maße und verleiht dem Kleinhirn sein eigenartiges Gepräge. Zuerst stellt sie einen dicken, quergelagerten Wulst dar (Fig. 311, 312 *kh*), der nach hinten die verdünnte Decke des verlängerten Marks überragt. Im 3. Monat erhält der mittlere Teil des Wulstes

verdicken sich ziemlich gleichmäßig um den Hohlraum, der eng und zur SYLVISCHEN Wasserleitung 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. 311 *vh*) wird zu den Vierhügeln; im 3. Monat erscheint eine Medianfureche und im 5. eine sie

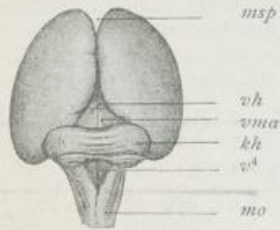


Fig. 311.

Fig 311. 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, *v⁴* vierter Ventrikel (Rautengrube), *mo* Medulla oblongata.

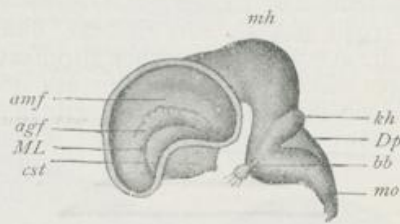


Fig. 312.

Fig. 312. Gehirn eines 5 cm langen Rinds-Embryo in seitlicher Ansicht. Die seitliche Wand des Hemisphärenmantels ist abgetragen. Vergrößerung $\frac{3}{4}$. Nach MIHALKOVICS.

cst Streifenhügel, *ML* MONROSCHES Loch, *agf* Adergeflechtfalte (Plexus chorioideus lateralis), *amf* Ammonsfolde, *kh* Kleinhirn, *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels, *bb* Brückenbeuge, *mo* Medulla oblongata, *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge).

rechtwinklig kreuzende Querfurche. — Während am Beginn der Entwicklung das Mittelhirnbläschen (Fig. 303 u. 312 *mh*) infolge der Krümmungen des Nervenrohrs die höchste Stelle einnimmt und am Kopf den Scheitelhöcker (Fig. 203 *s*) hervorruft, wird es später von oben her von den anderen voluminöser werdenden Hirnteilen, vom Kleinhirn und Großhirn überwachsen und in die Tiefe an die Basis des Gehirns gedrängt (vgl. Fig. 303 *mh* mit Fig. 310 *vh*)

3. Umwandlung des primären Vorderhirnbläschens (Prosencephalon).

Infolge von Metamorphosen, die schon früh einsetzen und auf S. 293 bereits ihre Darstellung gefunden haben, sondert sich das primäre Vorderhirnbläschen in die Augenblasen, deren Entwicklung in einem besonderen Abschnitt später verfolgt werden wird, und in die Anlagen für das Zwischenhirn und das Großhirn.

Das Zwischenhirn (Diencephalon, Fig. 305 *D*) entwickelt sich aus dem Abschnitt des Vorderhirnbläschens, aus dessen Seitenwandungen sich die Augenblasen ausgestülpt haben. Wie das Mittelhirnbläschen wird es nur zu einem verhältnismäßig kleinen Hirnteil, geht aber eine Reihe interessanter Veränderungen ein, da zwei Anhänge von rätselhafter Bedeutung, die Zirbeldrüse oder Epiphyse und die Hypophyse, an ihm zur Entwicklung kommen. (Wegen der Paraphyse vergleiche man HERTWIGS Lehrbuch d. Entwicklungsgesch., IX. Aufl., S. 560.)

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 Bödenteil bleibt dünn und wird frühzeitig nach unten ausgestülpt; er gewinnt so die Form eines kurzen Trichters (Infundibulum, Fig. 305 J, 303 u. 310 tr), mit dessen Spitze sich die gleich näher zu beschreibende Hypophyse verbindet.

Die Decke zeigt in ihrer Umbildung (Fig. 310) mit dem entsprechenden Teile des Hinterhirnbläschens eine auffällige Übereinstimmung. 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

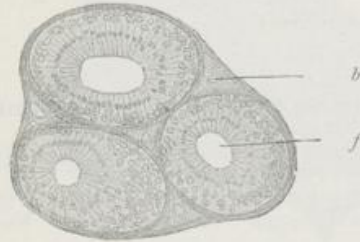


Fig. 313. Schnitt durch die Zirbel des Truthahns. 180-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

f Follikel der Zirbel mit ihren Höhlungen, b Bindegewebe mit Blutgefäßen.

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 Übereinstimmung 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 Vermittlung der Ansatz an der Seite der Rautengrube erfolgt, so befestigt sich auch hier das Epithel des Adergeflechtes auf der Oberfläche der

Sehhügel mittels dünner, aus markhaltigen Nervenfasern bestehender Streifen (Taeniae thalami optici). *Ursprung des Zwischenhirnbläschens*

Aus dem hintersten Teil der Deckplatte des Zwischenhirnbläschens nimmt endlich sehr frühzeitig, beim Menschen im Laufe des 2. Monats, die Zirbeldrüse (Glandula pinealis s. Conarium) ihren Ursprung, ein eigentümliches Gebilde, das bei keinem Wirbeltiere, den Amphioxus lanceolatus ausgenommen, vermisst wird. Am Übergang in die Decke des Mittelhirns (Lamina quadrigemina) entsteht eine Ausstülpung (Fig. 305 e, 310 z), welche die Form eines Handschuhfingers besitzt, der Processus pinealis oder Zirbelfortsatz; seine Spitze ist anfänglich nach vorn, später nach hinten gerichtet. In seinen weiteren Umbildungen zeigen sich, soweit unsere heutigen Kenntnisse reichen, nicht unerhebliche Verschiedenheiten. Bei den Vögeln und Säugetieren geht der Zirbelfortsatz Umwandlungen ein, welche ein Organ von drüsiger, follikulärer Struktur 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. 313 f). Diese bestehen aus mehreren Lagen von Zellen, zu äußerst aus kleinen, rundlichen, zu innerst aus zylindrischen, flimmernden Zellen. Der Anfangsteil des Zirbelfortsatzes wird von der follikulären Umbildung nicht mitbetroffen und erhält sich als eine trichterförmige Aussackung an der Decke des Zwischen-

hirns; mit seinem oberen Ende sind die einzelnen, vom Mutterboden abgeschnürten, follikulären Bläschen durch Bindegewebe verbunden. Bei den Säugetieren findet die Entwicklung in ähnlicher Weise wie beim Hühner-Embryo 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 Ähnlichkeit mit Lymphkörperchen besitzen. Beim Erwachsenen kommt es im Innern der einzelnen Follikel zur Abscheidung von Konkrementen, 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

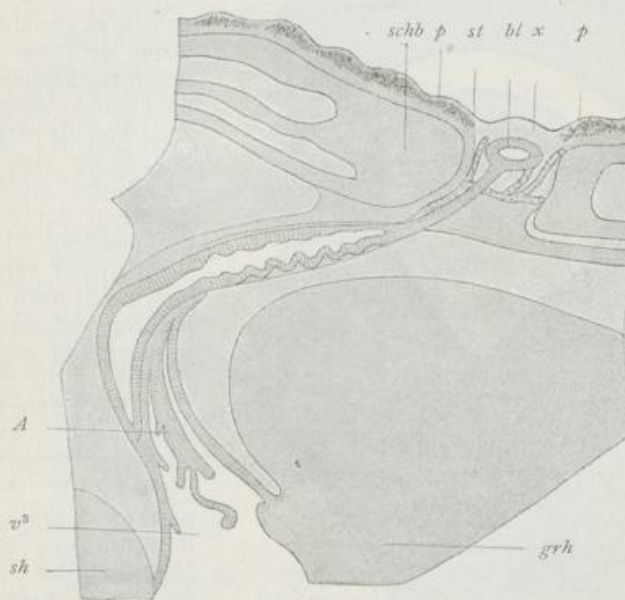


Fig. 314. Schematischer Längsschnitt durch das Gehirn von *Chamaeleo vulgaris* mit der Zirbel, die in drei Abschnitte, einen blasenartigen, strangartigen und schlauchartigen, gesondert ist. Nach B. SPENCER.

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* Schhügel, *v³* dritter Ventrikel, der sich nach oben in den schlauchartigen Anfangsteil (*A*) der Zirbel fortsetzt.

(Fig. 314) ausgewachsen, welcher durch eine im Scheitelbein (*schb*) gelegene Öffnung, das Foramen parietale, durch die Schädeldecke nach außen tritt und sich mit seinem blasenartig erweiterten Ende (*bl*) weitab vom Zwischenhirn unter die Epidermis einbettet. Hier läßt sich seine Lage am Kopf des lebenden Tieres leicht daran erkennen, daß die Hornschuppen (*x*) eine besondere Form zeigen und vor allen Dingen pigmentfrei und durchsichtig sind. — Bei den meisten Reptilien bleibt die Zirbel ein kleines, von flimmernden Zylinderzellen 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 Endteil der Zirbel eine auffallende Umbildung ein, durch welche er mit dem Auge mancher

wirbellosen Tiere eine gewisse Ähnlichkeit erhält. Bei *Hatteria* (Fig. 315) 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 Wandteil dagegen zu einer retinaähnlichen Bildung (*r*) umgestaltet worden. Die Linse (*l*) ist dadurch entstanden, daß sich an der vorderen Wand der Blase die Epithelzellen zu Zylinderzellen und einkernigen Fasern verlängert und dabei einen mit konvexer Fläche in die Höhle der Blase vorspringenden Hügel hervorgerufen haben.



Fig. 315. Längsschnitt durch die Bindegewebskapsel mit dem Pinealauge von *Hatteria punctata*. Schwach vergrößert. Nach BALDWIN SPENCER. Der vordere Teil der Kapsel füllt das Scheitelloch (Foramen parietale) aus.

K bindegewebige Kapsel, *l* Linse, *h* mit Flüssigkeit gefüllte Höhle des Auges, *r* retinaähnlicher Teil der Augenblase, *M* Molekularschicht der Retina, *g* Blutgefäße, *x* Zellen im Stiel des Pinealanges, *st* dem Sehnerv vergleichbarer Stiel des Pinealanges.

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, Wärmeeindrücke 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 Wirbeltieren gemeinsame Einrichtung darstellt. In diesem Falle müßten weit verbreitete

den Hügel hervorgerufen haben. Am hinteren Abschnitt sind die Epithelzellen in verschiedenen Schichten gesondert, von denen sich die innerste durch reichlichen Gehalt an Pigment auszeichnet. Zwischen die pigmentierten Zellen sind andere eingebettet, die sich den Stäbchen der Sehzellen des paarigen Auges bei Wirbeltieren vergleichen lassen und nach abwärts mit Nervenfasern in Zusammenhang zu stehen scheinen.

Viele Forscher sind der Ansicht, daß wir die Zirbel in diesen Fällen als ein unpaariges Parietalauge bezeichnen müssen. Denn 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, infolge der Durchsichtigkeit der Hornschuppen Lichtstrahlen

Parietalauge

Rückbildungsprozesse angenommen werden. Denn bis jetzt ist in den höheren Wirbeltierklassen etwas Ähnliches, 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 Hypophysis hat einen doppelten Ursprung, welcher sich später auch noch in ihrem ganzen Aufbau zu erkennen gibt; bekanntlich ist sie ja aus einem größeren, vorderen und aus einem kleineren, hinteren Lappen zusammengesetzt, die beide in ihren histologischen Eigenschaften grundverschieden sind. Um ihre erste Anlage zu beobachten, ist es notwendig, auf ein sehr frühes Stadium (Fig. 199) zurückzugehen, in welchem die Mundbucht eben erst entstanden und durch die Rachenhaut (*rh*) von der Kopfdarmhöhle noch getrennt ist. In dieser 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 Produkt des äußeren Keimblattes und nicht, wie früher immer angegeben wurde, als ein Erzeugnis der Kopfdarmhöhle.

Die ersten einleitenden Schritte zur Bildung der Hypophyse geschehen bald nach dem Durchreißen der Rachenhaut (Fig. 316 u. 317 *hy*), von welcher noch einige unbedeutende Reste an der Schädelbasis

als die sogenannten 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, H18) eine kleine Ausstülpung, die der Basis des Zwischenhirns (*tr*) entgegenwächst, die RATHKESCHE 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 Zylinderzellen zusammengesetzt ist (Fig. 318). 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 Wirbeltieren gelöst, indem das embryonale Bindegewebe, welches die Grundlage für die Entwicklung des Kopfskeletts hergibt, sich verdickt und das Säckchen von der Mundhöhle

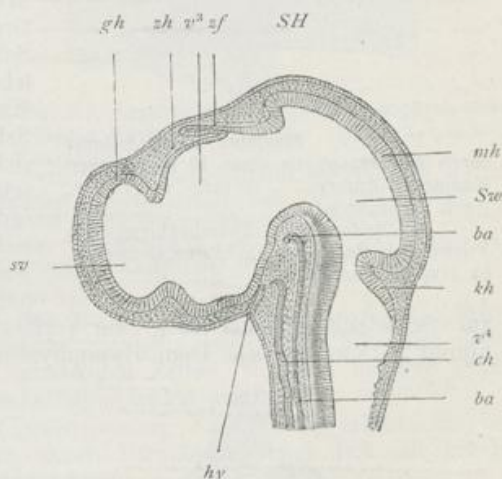


Fig. 316. Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines $4\frac{1}{2}$ Tage bebrüteten Hühnchens. Nach MIHALKOVICS.

SH Scheitelhöcker, sv Seitenventrikel, v^3 3. Ventrikel, v^4 4. Ventrikel, Sw SYLVISCHE Wasserleitung, gh Großhirnbläschen, zh Zwischenhirn, mh Mittelhirn, kh Kleinhirn, zf Zirbelfortsatz, hy Hypophysentasche (RATHKESCHE TASCHE), ch Chorda, ba Basilararterie.

weiter abdrängt (Fig. 318, 319). Wenn dann in dem Bindegewebe der Verknorpelungsprozeß 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.

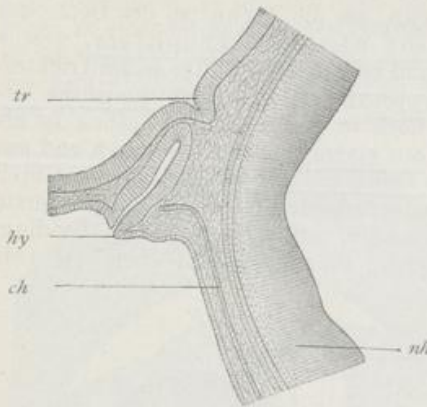


Fig. 317. Medianer Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 12 mm langen Kaninchen-Embryo. 50-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *nh* Boden des Nachhirns, *ch* Chorda, *hy* Hypophysentasche.

zur Schädelbasis führt und eine Verlängerung der Hypophyse aufnimmt (SUCHANNECK). Dem Hypophysensäckchen ist frühzeitig vom

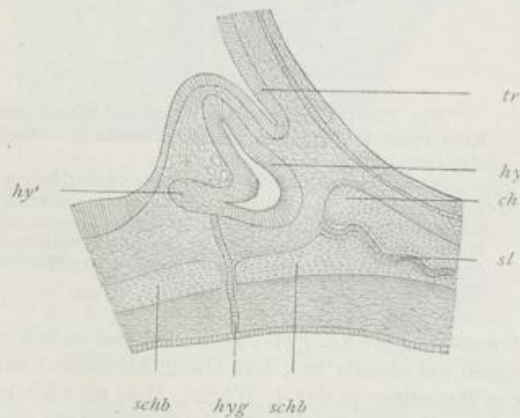


Fig. 318. Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 20 mm langen Kaninchen-Embryo. 55-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *hy* Hypophysis, *hy'* Teil der Hypophysis, an welchem die Bildung der Drüsenschläuche beginnt, *hyg* Hypophysengang, *schb* Schädelbasis, *ch* Chorda, *sl* Sattelrinne.

Schläuche zu treiben. Die Hypophysenschläuche (Fig. 318, 319 *hy'*) lösen sich dann von der Säckchenwandung ab, indem sie

von der unteren 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. 318, 319); bei vielen Wirbeltieren indessen, wie bei den Selachiern, erhält er sich zeit lebens und stellt einen hohlen Kanal dar, der die knorpelige Schädelbasis durchbohrt und sich mit dem Epithel der Mundschleimhaut verbindet. In außerordentlich seltenen Fällen findet sich auch beim Menschen ein Kanal im Keilbeinkörper erhalten, der von der Sattelrinne

Zwischenhirn (Fig. 317 bis 319) her eine Ausstülpung, der Trichter (*tr*) genannt, entgegenwachsen 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

ringsum von blutgefäßreichem Bindegewebe eingeschlossen werden. So gleicht der Entwicklungsgang im großen und ganzen dem der Schilddrüse, nur daß hier die Stelle der kugligen 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 Wirbeltieren zu einem kleinen Hirnlappen um, in welchem sich auch Ganglienzellen und Nervenfasern nachweisen lassen. Bei den höheren Wirbeltieren dagegen zeigt der hintere Lappen der Hypophyse keine Spur von solchen Gewebsteilen; vielmehr besteht er hier aus dicht nebeneinander gelagerten, spindeligen Zellen, wodurch er eine große Ähnlichkeit mit einem Spindelzellensarkom gewinnt.

Die Großhirnanlage (Telencephalon, Fig. 305 T) erfährt die bedeutendsten Veränderungen, deren Verständnis zum Teil mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Schon bald nach ihrer ersten Absonderung vom primären Vorderhirnbläschen (siehe S. 293) zerfällt sie in eine linke und eine rechte Abteilung (Fig. 306) 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 Abteilungen oder die

Hemisphärenbläschen (*hms*) stoßen mit ihren medialen Flächen dicht aneinander, nur getrennt durch die von der Sichel ausgefüllte, schmale Mantelspalte (*msp*); sie platten sich gegenseitig ab, während ihre seitlichen und unteren Flächen konvex sind. Plane und konvexe Fläche gehen an der scharfen Mantelkante ineinander über. Die Hemisphärenblasen haben zuerst dünne, von mehreren Lappen spindeliger

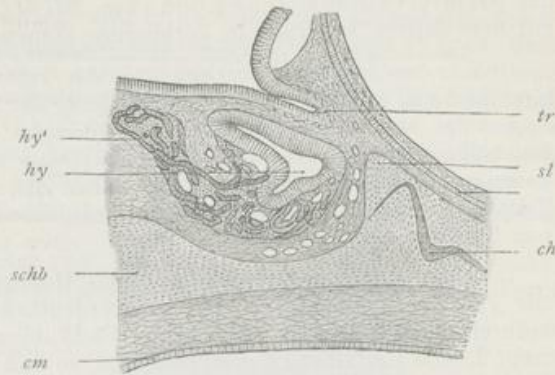


Fig. 319. Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 30 mm langen Kaninchen-Embryo. 40-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *hy* ursprünglicher, taschenartiger Teil der Hypophysis, *hy'* die aus der Hypophysentasche hervorgesproßten Drüsen-schläuche, *sl* Sattellehne, *ch* Chorda, *schb* knorpelige Schädelbasis, *cm* Epithel der Mundhöhle.

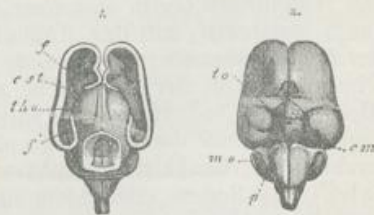


Fig. 320. Gehirn eines dreimonatigen menschlichen Embryo in natürlicher Größe. Nach KÖLLIKER.

1. Von oben, mit abgetragenen Hemisphären und geöffnetem Mittelhirn. 2. Dasselbe von unten. *f* vorderer Teil des abgeschnittenen Randbogens des Großhirns, *f''* hinterer Teil des Randbogens (Ammonshorn), *tho* Schhügel, *cst* Streifenhügel, *to* Tractus opticus, *cm* Corpora mammillaria, *p* Varolsbrücke.

Zellen gebildete Wandungen (Fig. 320 1) und schließen weite Hohlräume, die Seitenventrikel, ein, die sich aus dem Zentralkanal des Nervenrohrs herleiten und in den ersten Monaten durch eine weite Öffnung, das primitive MONROsche Loch (Fig. 307 ML u. 321 ML), jederseits mit dem dritten Ventrikel in Verbindung stehen.

Vor dem MONROschen Loch liegt der Teil 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 Prozesse ineinander: 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 zustande kommen, 3. die Entstehung eines Kommissurensystems, durch welches rechte und linke Hemisphäre in engere Verbindung gebracht werden (Balken und Gewölbe), 4. die Bildung von Furchen, welche von außen in die Großhirnrinde mehr oder minder weit einschneiden, aber keine entsprechenden Hervorragungen an der Innenwand der Ventrikel veranlassen.

Was das embryonale Wachstum der Hemisphärenbläschen im allgemeinen anbelangt, so macht es sich besonders in einer Vergrößerung nach rückwärts geltend. Im 3. Monat überlagert der hintere Lappen den Sehhügel (Fig. 311), im 5. Monat beginnt er sich über die Vierhügel auszudehnen (Fig. 310), die er im 6. Monat ganz bedeckt. Von hier schiebt er sich über das Kleinhirn herüber (Fig. 322).

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 voneinander abgrenzen, die Totalfurchen oder Fissuren (Hrs). 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 SYLVISCHE 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 SYLVISCHE Grube an (Fig. 308 Sy.g). Sie erscheint als ein flacher Eindruck an der konvexen äußeren Fläche, etwa in der Mitte der unteren Kante jeder Hemisphäre. Der hierdurch in die Tiefe gerückte Wandteil verdickt sich bedeutend (Fig. 312 u. 320 *est*) und bildet einen am Boden des Großhirns jederseits nach innen vorspringenden Hügel, das Corpus striatum; in ihm kommen

mehrere Kerne grauer Substanz, der Nucleus caudatus, N. lentiformis und das Claustrum zur Entwicklung. Da der Hügel an der Basis des Hirns liegt und die unmittelbare Fortsetzung der Sehhübel nach vorn und nach der Seite zu bildet, wird er noch mit zum Hirnstamm hinzugerechnet und als Stammteil der Großhirnhemisphären dem übrigen als dem Mantelteil entgegengestellt. Die äußere Oberfläche des Stammteils ist eine Zeitlang beim Embryo, solange die SYLVISCHE Grube noch flach ist, von außen zu sehen (Fig. 308 Sy.g), wird dann aber bei fortschreitender Vertiefung der Grube von deren Rändern ganz umwachsen und verdeckt; später erhält er mehrere Rindenfurchen und wird zur REILSchen Insel (Insula Reilii) oder dem Stammlappen.

Um die Insel breitet sich, gleichsam wie um einen festen Punkt, der Mantelteil bei seiner Vergrößerung aus und umgibt sie in Form

eines nach unten geöffneten Halbrings (Fig. 308); 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 konvexe Oberfläche jeder Hemisphäre einteilt. Das nach vorn gerichtete und über der SYLVISCHEN 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 Übergangsstelle beider ist der Scheitellappen (*schei.l.*). Ein Höcker, der sich vom Ringlappen aus nach hinten entwickelt, wird zum Hinterhauptlappen (*h.l.*).

Der äußeren Form jeder Hemisphäre entsprechend, hat sich auch der Seitenventrikel verändert (Fig. 312). Auch er stellt einen Halbring dar, welcher den Streifenkörper (*c.st.*), den durch die SYLVISCHE Grube nach innen gedrängten Wandteil der Blase, von oben umfaßt. Später, wenn die einzelnen Lappen der Hemisphären schärfer voneinander gesondert sind, erfährt auch der Seitenventrikel eine den Lappen entsprechende Gliederung. An seinen beiden Enden weitet 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 Hinterhauptlappen eindringt,

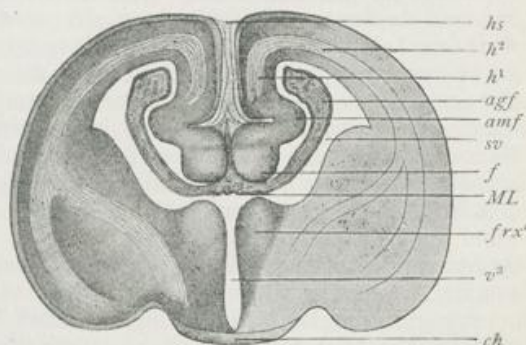


Fig. 321. Querschnitt durch das Gehirn eines 3,8 cm langen Kaninchen-Embryo. Vergr. $\frac{1}{1}$. Nach MIHALKOVICS. Der Schnitt geht durch die MONROSCHEN Löcher.

hs große Hirnsichel, welche die Mantelspalten ausfüllt, *h¹*, *h²* plane Innenwand, konvexe Außenwand der Großhirnhemisphäre, *agf* Adergeflechtfalte, *amf* Ammons-falte, *f* Gewölbe (Fornix), *sv* Seitenventrikel, *ML* MONROSCHES Loch, *v³* dritter Ventrikel, *ch* Chiasma (Sehnervenkreuzung), *frx¹* absteigende Wurzel des Gewölbes.

das Hinterhorn. Die zwischen den Hörnern befindliche Strecke verengt sich und wird zur *Cella media*.

Die außer der *Sylvischen* Grube bereits oben aufgezählten Totalfurchen kommen alle an der planen Fläche der Hemisphärenblase zur Entwicklung. Sehr frühzeitig (beim Menschen in der 5. Woche, *His*) 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 umfassen gleich ihm von oben her halbmondförmig den Stammteil des Großhirns, den Streifenhügel. Sie beginnen am *Monroschen* 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 Kommissurensystems eine Rolle spielt. Die durch die Fissuren bedingten Einstülpungen der medianen Ventrikelwand, die Ammonsfalte 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. 312). Man sieht dann die Höhle zum Teil ausgefüllt durch eine rötliche, gekräuselte Falte (*agf*), welche, halbmondförmig gekrümmt, von oben her dem Streifenhügel (*c.st*) aufliegt. Im Bereich der Falte erfährt die Hirnwand ähnliche Veränderungen (Fig. 321 *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. 321 *agf*), das später beim Erwachsenen einen Teil der *Cella media* und des Unterhorns ausfüllt. Am *Monroschen* Loche (Fig. 321 *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 *Monroschen* Loche bis zur Spitze des Schläfenlappens reicht und in den Seitenventrikel von außen hineinführt.

Parallel zum Adergeflecht und in geringer Entfernung von ihm sieht man bei der oben angegebenen Präparationsweise die Ammonsfalte, welche (Fig. 312 u. 321 *amf*) beim ausgebildeten Gehirn das Ammonshorn (*Cornu Ammonis* oder *Pes hippocampi*) liefert.

Da sich der Hinterhauptslappen mit seiner Höhle als eine Ausstülpung des Ringlappens anlegt, so wird auch die ihm angehörende *Fissura calcarina* etwas später entwickelt als die Bogenfurche (Fig. 310 *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 das Hinterhorn in derselben Weise, wie das Ammonshorn das Unterhorn einengt. Am Anfang

des 4. Monats gesellt sich dann noch zu ihr die *Fissura occipitalis* (Fig. 310/0). Sie steigt vom vorderen Anfang der *Fissura calcarina* in vertikaler Richtung zur Mantelkante empor und grenzt Hinterhaupt- und Scheitellappen scharf voneinander ab.

Ein dritter Faktor von großer Bedeutung in der Entwicklung des Großhirns ist die Bildung eines Kommissurensystems, 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 Monroschen Loch innerhalb eines dreiseitigen Gebietes. Indem sie hier nur in der Peripherie erfolgt, in der Mitte aber unterbleibt, entstehen drei Hirnteile 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 aneinander grenzenden, hier stark verdünnten Hemisphärenwände voneinander 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 Zentralkanal des embryonalen Nervenrohrs zurückzuführen sind, ist jener eine Neubildung, entstanden durch Abkapselung eines Teiles der außerhalb des Gehirns zwischen den beiden Hemisphärenblasen gelegenen Mantelspalte.

Eine weitere Vergrößerung des Kommissurensystems 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 Ammonsspalte (*Fissura hippocampi*) bezeichnet wird.

Seiner Vollendung wird der Aufbau des Großhirns endlich durch das Auftreten zahlreicher Rindenfurchen entgegengeführt. 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 Maße 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 Maße 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 Wert für die Archi-

tektur der Gehirnoberfläche. Denn „je früher eine Furche auftritt, um so tiefer wird sie, je später, um so seichter erscheint sie“ (PANSCH). Die ersten sind daher die bedeutungsvolleren und konstanteren und sind passenderweise als Haupt- oder Primärfurchen von den später entwickelten und mehr variierenden, sekundären 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 Zentralfurche (Fig. 322 *cf*), da sie Stirn- und Scheitellappen voneinander 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).

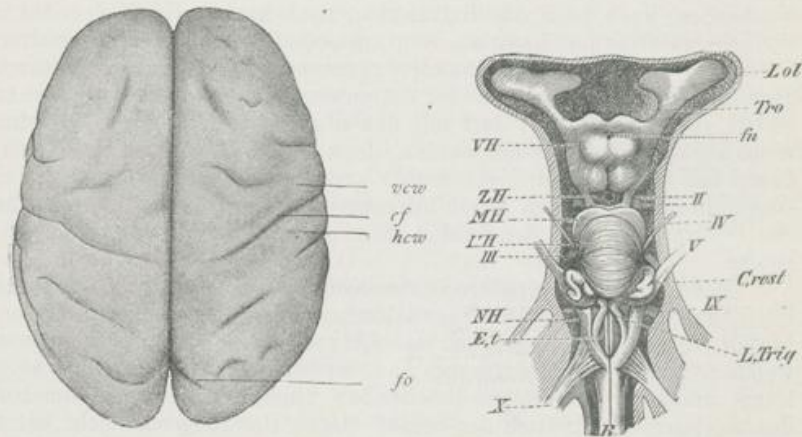


Fig. 322.

Fig. 323.

Fig. 322. Gehirn eines menschlichen Embryo aus dem Anfang des 8. Monats. Vergrößerung $\frac{3}{4}$. Nach MIHALKOVICS.

cf Zentralfurche, *vcw*, *hcw* vordere und hintere Zentralwindung, *fo* Fissura occipitalis.

Fig. 323. Gehirn von *Galeus canis* in situ, Dorsalansicht. Nach ROHON.

Lot Lobus olfactorius, *Tro* Tractus nervi olfactorii, *VH* Vorderhirn, bei *fn* mit einem Foramen nutritium (Gefäßloch) versehen, *ZH* Zwischenhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* 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, *E.t* Eminientiae teretes.

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 modifizierter 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 Hühner-Embryo 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 Ausstülpung (Fig. 308, 310 *rn*). Sie nimmt all-

mählich die Form eines Kolbens an, dessen erweiterten, der Siebplatte des Siebbeins aufliegenden Teil 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 zentralen Höhlung versehen. Später beginnt er, wie denn auch der Geruchssinn beim Menschen nur wenig entwickelt ist, gewissermaßen zu verkümmern; er bleibt im Wachstum stehen, wobei auch seine Höhle verschwindet. Bei den meisten Säugetieren dagegen, deren Geruchssinn ja bekanntlich viel schärfer als beim Menschen ist, erreicht der Riechlappen beim erwachsenen Tier eine bedeutendere Größe und läßt uns noch viel deutlicher die Charaktere eines Hirnteils erkennen; denn er schließt dauernd im *Bulbus* eine Höhle ein, die öfters sogar (Pferd) durch einen engen Kanal im *Tractus olfactorius* mit dem Vorderhirn in Verbindung steht.

Eine ganz außerordentliche Entfaltung (Fig. 323) 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 Nervenfasern und ihre Endigungsweise in zarten, aus mehr oder minder undifferenzierten Zellen zusammengesetzten Embryonen. Wer nun weiß, wie schwierig es schon ist, bei einem ausgewachsenen Tiere marklose Nervenfasern 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 notwendigen Beobachtungen noch fehlen. Nur in einem Punkt herrscht Klarheit. Er betrifft die Entwicklung der Spinalknoten.

Bei vielen Wirbeltieren (Hühner-Embryo, Mensch usw.) ist ihre Anlage schon zu einer Zeit zu erkennen, wo die Medullarplatte sich eben zu einer Rinne einzufalten begonnen hat. Man kann 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 zusammulegen, kommen die beiden „Ganglienstreifen“ an die Firsten der Falten zu liegen. Hier verschmelzen sie vorübergehend zu einem einheitlichen Strang (LEHNOSSÉK) und lösen sich mit dem Nervenrohr von dem Hornblatt ab. In diesem Zustand zeigt uns ein Durchschnitt durch einen 29 Stunden bebrüteten Hühnerembryo (Fig. 324) 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,

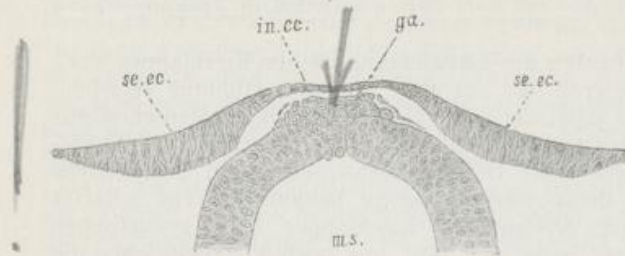


Fig. 324. Durchschnitt durch einen Hühner-Embryo nach 29 Stunden Bebrütung. Nach GOLOWINE.

Der Schnitt hat die Gegend des dritten Rückensegments getroffen. *ga* Ganglienleiste, *ms* Rückenmark, *in.ec* verdünnter Teil, *se.ec* verdickter Teil des äußeren Keimblattes.

Verwachsungsnaht aus dem Nervenrohr heraus und schiebt sich zwischen ihm und dem dicht anliegenden Hornblatt nach abwärts

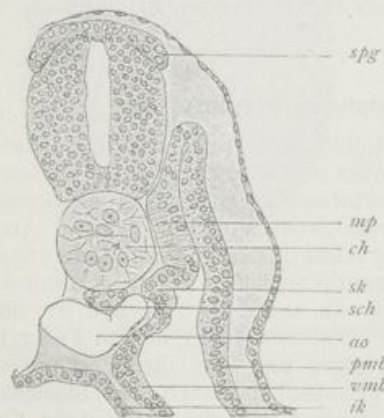


Fig. 325. Querschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus*. Nach RABL.

Die Rückensegmente hängen noch mit dem übrigen Teil des mittleren Keimblattes zusammen. An der Übergangsstelle sieht man eine Ausbuchtung *sk*, von welcher aus sich das skeletogene Gewebe entwickelt, *ch* Chorda, *spg* Spinalknoten, *mp* Muskelplatte des Rückensegments, *sch* subchordaler Strang, *ao* Aorta, *ik* inneres Keimblatt, *pmb*, *vmb* parietales, viszerales Mittelblatt.

Epidermis nach abwärts zu wachsen beginnen. Wahrscheinlich wird diese frühzeitigere Entwicklung durch die beträchtlichere Größe einzelner Ganglienanlagen im Bereich des Kopfes bedingt.

ein sukzessives

Herauswandern

ihrer Elemente,

wodurch die ur-

sprünglich bila-

terale Anordnung

wieder zum Vor-

schein kommt“

(LENHOSSEK). Es

wächst jetzt näm-

lich eine dünne,

ein bis zwei Lagen

dicke Zellenleiste,

wie Querschnitts-

serien lehren, zu

beiden Seiten der

(Fig. 325 *spg*). Sie erreicht bald

die dorsale Kante der zu dieser

Zeit gut ausgebildeten Rücken-

segmente. Während des Herab-

wachsens sondert sich die Nerven-

oder die Ganglienleiste immer

deutlicher in einzelne hintereinander

gelegene Abschnitte. Es bleiben

nämlich immer die zwischen zwei

Segmenten gelegenen Strecken im

Wachstum zurück, während die in

ihrer Mitte gelegenen Teile stärker

wuchern, sich verdicken und gleich-

zeitig noch weiter zwischen den

Rückensegmenten und dem Nerven-

rohr ventralwärts vordringen.

Von den Spinalknoten des

Rumpfes unterscheiden sich die im

Bereich des Kopfes gelegenen Gang-

lien 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 Um-

schlagsrande der Medullarfalten in

eine stärkere Wucherung geraten,

sich von ihrem Mutterboden ab-

trennen und zwischen Hirnwand und

Über 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 Zeitlang liegen bleiben. Eine Verbindung soll erst sekundär wieder durch Entwicklung der hinteren Nervenwurzeln hergestellt werden in der Weise, daß Nervenfibrillen 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. 326 g), mit dem Rückenmark dauernd verbunden sein durch einen dünnen Faserstrang, 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 Entwicklung der peripheren Nerven aufgestellt worden sind.

Die Majorität der Forscher nimmt an, daß das periphere Nervensystem sich aus dem zentralen entwickelt, daß die Nerven aus dem

Gehirn, dem Rückenmark und den Ganglien

hervorwachsen und ununterbrochen bis in die Peripherie dringen, wo sie erst mit ihren spezifischen Endorganen in Verbindung treten. In den hervorsprossenden Nervenfasern erblickt man nur die Ausläufer von Ganglienzellen, die in den Zentralorganen und in den Spinalknoten angesammelt sind. Ihre Ausläufer müssen meist zu kolossaler Länge auswachsen, damit sie ihren Endapparat erreichen. An ihnen finden sich zunächst keine Kerne und keine Zellen vor. Diese sollen erst in zweiter Linie von dem umgebenden Bindegewebe geliefert werden. Aus dem Mesenchym sollen zellige Ele-

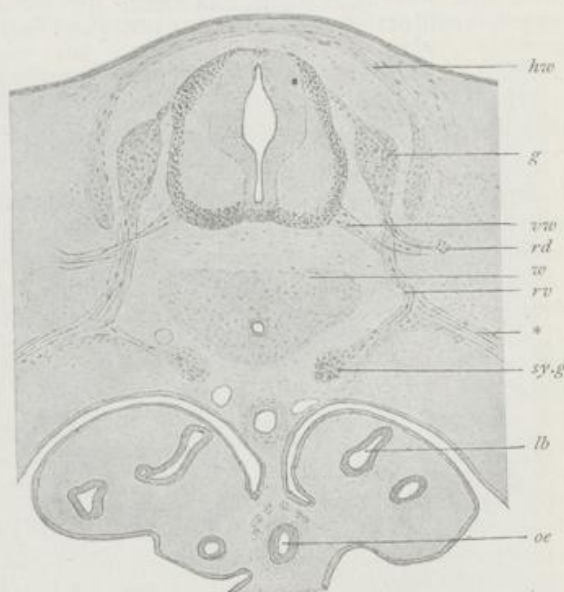


Fig. 326. Querschnitt durch die Rückengegend der Brustregion eines menschlichen Embryo. Nach HERTWIG.

Man sieht das Rückenmark mit dorsalen Wurzeln und Spinalknoten (g), mit ventralen Wurzeln (vw) und der Teilung 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 Ösophagus (oe) und links und rechts die Lungenanlage mit Lungenbläschen (lb).

mente zu den Bündeln von Nervenfasern herantreten, sie umhüllen, dann zuerst spärlich, später immer reichlicher in das Innere der Nervenstämmen hineindringen und um die Achsenzylinder die SCHWANNschen Scheiden bilden.

Dagegen sollen nach einer zweiten, entgegengesetzten Ansicht an der Entwicklung der peripheren Nerven Zellen beteiligt sein, die in Reihen oder Ketten zwischen den nervösen Zentralorganen und ihren Endapparaten angeordnet sind und ebenfalls vom äußeren Keimblatt abstammen. In diesem Sinne bemerkt KUPFFER (1891): „Keiner meiner Beobachtungen (am *Ammocoetes*) widerstreitet die Anschauung, alles deutet vielmehr darauf hin, daß die Fibrillen als Ausläufer von Zellen entstehen, aber nicht allein von Zellen der Ganglien und des Zentralorgans, sondern auch von denjenigen Zellen, die, in Ketten

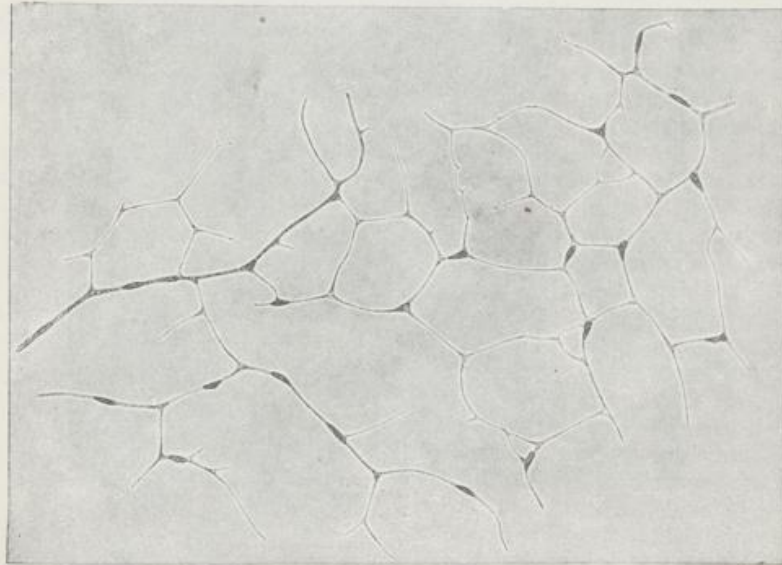


Fig. 327. Neuroblastennetz in der Bauchhaut einer 2,5 cm langen Salamanderlarve. Nach OSKAR SCHULTZE.

aneinandergereiht, 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 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 zentralen wie dem peripheren, in feine Fäden auslaufend usw. 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 Zentralorgan bewahren.“

Zu derselben Ansicht ist OSKAR SCHULTZE durch das Studium der Histogenese der peripheren Nervennetze, welche sich bei jungen Amphibienlarven überall im Gallertgewebe unter der Epidermis aus-

breiten, neuerdings geführt worden. An diesem Objekt kann man die sensiblen Nervenästchen schließlich in der Peripherie in Netze feiner Protoplasmafäden verfolgen, in deren Verlauf ovale Kerne in verhältnismäßig kurzen Abständen eingebettet sind (Fig. 327). O. SCHULTZE erblickt hierin ein Netzwerk von wirklichen Neuroblasten, die sich durch häufige Teilung vermehren und in deren Protoplasmafäden sich dann die Nervenfibrillen differenzieren; zuletzt läßt er die Neuroblasten auch das Myelin der markhaltigen Nervenfasern abscheiden und ihre Kerne schließlich zu den Kernen der SCHWANNschen Scheide werden.

Auch durch das Studium der Regeneration von peripheren Nerven haben einige Forscher (BETHE, BARFURTH usw.) in den letzten Jahren zu beweisen versucht, daß die SCHWANNschen Kerne nicht, wie KÖLLIKER, HIS u. a. behaupten, Mesenchymzellen angehören, die sich von außen den Nervenfasern zur Umhüllung angelagert haben, sondern wirkliche Neuroblastenkerne sind. Sie spielen nämlich nach ihren Beobachtungen eine wichtige Rolle bei der Neubildung der Nervenfibrillen, wenn diese infolge der Nervendurchschneidung zerfallen, aufgelöst und nach einiger Zeit wieder regeneriert werden.

Gestützt auf eigene Untersuchungen über das Nervensystem wirbelloser Tiere (der Medusen [1878], der Ctenophoren, der Actinien, der Chätognathen), Untersuchungen, die schon weit zurückliegen, haben mein Bruder und ich uns über die Genese der peripheren Nerven eine Ansicht gebildet, welche Berührungspunkte sowohl zu der bekannten, noch älteren Lehre von HENSEN, als auch zu Anschauungen darbietet, die in der Neuzeit von BETHE, APÁTHY, OSKAR SCHULTZE, BRACHET und HELD geäußert worden sind und mir an Boden zu gewinnen scheinen. Nach unserer Ansicht sind ursprünglich protoplasmatische Verbindungen der Zellen die Grundlage, aus der sich die Nervenfibrillen entwickeln. Von HENSEN weichen wir darin ab, daß wir die Verbindungen nicht von Zellbrücken ableiten, die aus der Zeit des Furchungsprozesses herrühren, sondern annehmen, daß auf einer nachfolgenden, aber immerhin noch frühen Embryonalperiode „ursprünglich getrennte Zellen nachträglich durch Verschmelzung von Protoplasmafortsätzen Verbindungen eingehen“. HENSEN lehrt also einen primären, wir lehren einen sekundär entstandenen protoplasmatischen Zellverband, welcher der spezifischen Ausbildung eines Nervensystems vorausgeht und sich zu einer Zeit ausbildet, wo die nervösen Zentral- und Endorgane noch nahe zusammenliegen.

HELD hat dieser Urform des Nervensystems in seiner kürzlich erschienenen Monographie über die Entwicklung des Nervengewebes den sehr passenden Namen eines „Neurencytiums“ gegeben. Aus dem Neurencytium bildet sich das typische Nervensystem dann in der Weise hervor, daß, wie es in unserer Monographie über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen heißt, einzelne „Protoplasmaverbindungen durch Bildung spezifischer Nervensubstanz in einen Nervenfibrillenplexus umgewandelt werden“. Es ist uns ferner wahrscheinlich, daß die sensiblen Nerven wie die Zentralorgane gleichfalls dem äußeren Keimblatt entstammen, daß sie speziell aus einem subepithelialen Nervenplexus entstanden sind, wie solcher in der Epidermis vieler wirbelloser Tiere besteht. Einen Fingerzeig zugunsten dieser Hypothese schienen uns mehrere, bei Embryonen von Wirbeltieren gemachte Beobachtungen zu geben, nach denen in früherer Entwicklungszeit manche Nervenstämme in direktem Zusammenhang mit dem äußeren Keimblatt stehen.

Auf Grund seiner oben erwähnten, langjährigen Untersuchungen, die an Embryonen der Vertreter der verschiedensten Wirbeltierklassen mit verbesserten Färbungsmethoden durchgeführt wurden, ist HELD zu einer ähnlichen Auffassung gekommen. Er findet, „daß das im Embryo sich entwickelnde und über seine einzelnen Organe sich ausbreitende Nervensystem nicht nach dem Modus einer äußerlichen Fortsatzbildung an Neuroblasten gebildet wird, sondern daß eine auf ihrem zukünftigen Wege bereits vorhandene und die einzelnen Zellen und die verschiedenen Organanlagen auch miteinander verbindende Substanz zu der Bildung der definitiven Nervenbahn verwandt wird“. An Schnittpräparaten durch junge Embryonen konnte er schon vor der Differenzierung von Nervenfasern zahlreiche Plasmaverbindungen zwischen den Zellen beobachten, z. B. „zwischen den Epithelzellen des oben angelegten Medullarrohrs und denen des Urwirbels“. Und auf einem späteren Stadium zeigt nach HELD'S Darstellung „der Nerv, der eben aus einer Hinterhornzelle in das Netzwerk zwischen Urwirbel und Ektoderm eingedrungen ist, seine reich verzweigten Wachstumsspitzen nicht nur mit den dem Ektoderm angehefteten Plasmodesmen verbunden, sondern auch entgegengesetzt gerichtete, die den Zellen der Cutislamelle zustreben“. „Alles deutet ihm darauf hin, daß das Nervenwachstum in organischer Zusammengehörigkeit mit der vorher entwickelten Plasmaverbindung“ oder, wie es an anderer Stelle heißt, „auf Grund einer vorhandenen Plasmabahn (eines Neurencytioms) erfolgt“.

Im übrigen ist noch vieles in der Lehre von der Entwicklung des peripheren Nervensystems strittig. Wer sich hierfür näher interessiert, vergleiche den betreffenden Abschnitt in meinem ausführlicheren Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte [des Menschen und der Wirbeltiere, IX. Aufl., 1910, p. 575—593.

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. 326 sy.g) direkt 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 voneinander isoliert. Der Grenzstrang ist demnach ein sekundäres Produkt, 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 Zentralnervensystem, 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 Bestandteil, der im Vergleich zu den übrigen Teilen, die vom Mesenchym abstammen, an Volumen sehr zurücktritt; dafür

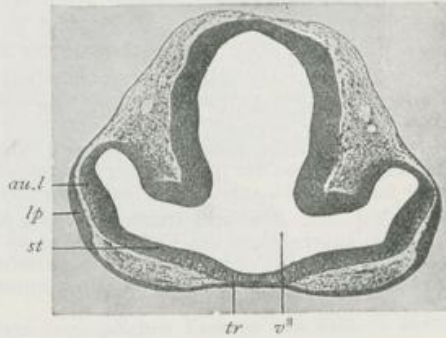
ist aber der epitheliale Bestandteil sowohl in funktioneller als in morphologischer Hinsicht weitaus der wichtigste. Denn ob ein Sinnesorgan zum Sehen, Hören, Riechen oder Schmecken geeignet ist, hängt in erster Linie vom Charakter des Sinnesepithels, d. h. davon ab, ob es aus Seh-, Hör-, Riech- oder Geschmackszellen zusammengesetzt ist. Aber auch in morphologischer Hinsicht steht der epitheliale Teil im Vordergrund, indem er vorzugsweise die Grundform der Sinnesorgane bestimmt und den festen Mittelpunkt abgibt, um welchen sich die übrigen, mehr akzessorischen Bestandteile 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 Epidermis gelegen sind, während sie sich bei den Wirbeltieren 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. 303, 328, 329) die Augenblasen (*au*) hervor, und bleiben später mit ihr, indem

Fig. 328. Querschnitt durch das vordere Kopfende des am Anfang der 4. Woche stehenden menschlichen Embryo, der in Fig. 176 abgebildet ist. Der Schnitt geht durch das primäre Vorderhirnbläschen, aus dessen Seitenwandungen sich die primären Augenblasen ausgestülpt haben. Nach HERTWIG.

au.l laterale Wand der Augenblase, *st* ihre untere Wand, welche in den Sehstiel (*st*) übergeht, *lp* Linsenplatte, *v³* 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 Sehstielen 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 RATHKESche Tasche.



sie sich mehr und mehr abschnüren, nur noch durch den engen Augenblasenstiel in Verbindung (Fig. 328 u. 329 *st*). Sie besitzen im Innern eine Höhle, die durch den engen Kanal des Augenblasenstiels mit dem Ventrikelsystem des Gehirns im 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 Hühnerembryo, oder werden, wie bei den Säugetieren, von ihm nur durch eine sehr dünne Zwischenschicht getrennt. 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 an 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. An diesen Stellen legen sich noch zwei andere Teile des Auges, fast gleichzeitig mit der Umwandlung der Blase in den Becher an, nämlich die Linse und der Glaskörper.

Die erste Anlage der Linse erfolgt beim Hühnerembryo schon am 2. Tage der Bebrütung, beim Kaninchen etwa 10 Tage nach der Befruchtung des Eies, beim Menschen am Anfang der 4. Woche (Fig. 328). An der Stelle, wo das Hornblatt über die Oberfläche der primären Augenblase hinzieht, verdickt es sich ein wenig und liefert die Linsenplatte (*lp*), welche sich bald darauf zu einer kleinen Grube einstülpt (Fig. 329 *lg*). Indem die Linsengrube sich vertieft, wobei ihre Ränder sich entgegenwachsen und sich endlich berühren, entwickelt sich aus ihr das Linsensäckchen (Fig. 330 *ls*). Dasselbe bewahrt noch eine Zeitlang durch einen soliden Epithelstrang (*lst*) den Zusammenhang mit seinem Mutterboden, dem Hornblatt. Zu dieser Zeit wird die laterale Wand der Augenblase gegen die mediale Wand zu eingestülpt.



Fig. 329.

Fig. 330.

Fig. 331.

Fig. 329 u. 330. Zwei Schemata zur Entwicklung des Auges.

Fig. 329. Die primäre Augenblase (*au*), durch einen hohlen Stiel (*st*) mit dem Zwischenhirn (*zh*) verbunden, wird infolge der Entwicklung der Linsengrube (*lg*) eingestülpt.

Fig. 330. 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. 331. Plastische Darstellung eines Augenbeckers 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.

Hand in Hand mit diesen Vorgängen wird die primäre Augenblase auch von unten her eingestülpt längs einer Linie, die von der Gegend der Linsenplatte (Fig. 328 *lp*) zum Augenblasenstiel (*st*) reicht und sich auf diesen selbst eine Strecke weit noch fortsetzt. Gleichzeitig wuchert hier vom einhüllenden, embryonalen Bindegewebe eine Blutgefäßschlinge, in weiche, gallertige Substanz eingebettet, gegen die untere Fläche der primären Augenblase und ihres Stieles vor (Fig. 331 *aus*) und nimmt an der Bildung des Glaskörpers teil, wie später noch genauer besprochen werden wird.

Wenn wir uns den fertig ausgebildeten Augenbecher noch etwas näher ansehen, so zeigt er zwei Eigentümlichkeiten (Fig. 331). Einmal besitzt er an seiner unteren Wand noch einen Defekt; denn es verläuft hier eine Spalte (*aus*) vom Rande der weiten, die Linse (*l*) umfassenden Öffnung bis zum Ansatz des Stiels (*Sn*). Sie bezeichnet die Stelle, an der das umgebende Mesenchymgewebe in die Becherhöhle hineingewachsen und eine der Grundlagen für den Glaskörper (*gl*) geliefert hat; sie führt den Namen der fötalen Augenspalte. Anfänglich ist sie ziemlich weit, verengert sich dann aber mehr, indem die Ränder der Spalte zusammengerücken, und schließt sich endlich vollständig. Zweitens ist der

Augenbecher, ähnlich dem als Spielzeug gebräuchlichen Vexierbecher, mit doppelten Wandungen versehen, die längs der vorderen Öffnung und der unteren Spalte ineinander übergehen. Sie sollen im folgenden als inneres (Fig. 330 u. 331 *ib*) und äußeres Blatt (*ab*) unterschieden werden; das eine ist der eingestülpte, das andere der nicht eingestülpte Teil der Augenblase. Beim Beginn der Einstülpung (Fig. 331) 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 Maße enger wird, als sich im Inneren der Glaskörper (*gl*) vergrößert. Auch auf dem Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo (Fig. 332) ist noch ein kleiner Zwischenraum zwischen den doppelten Wandungen des Bechers zu sehen. Schließlich kommen äußeres und inneres Blatt dicht aufeinander zu liegen. Den Inhalt des Auges bilden dann die Anlagen der Linse (*le* u. *lf*) und des Glaskörpers (*gl*). Der Glaskörper füllt den Grund, die Linse die Öffnung des Bechers aus.

Bei dem Einstülpungsprozeß 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 Halbkanal über, indem seine untere Fläche durch die Bindegewebswucherung, welche nach vorn den Glaskörper liefert, auch mit eingestülpt wird. Später legen sich die Ränder des Halbkanals zusammen und verwachsen untereinander. Hierdurch wird der Bindegewebsstrang mit der in ihm verlaufenden Arteria centralis retinae in das Innere des Stiels, der nun eine ganz kompakte Bildung darstellt, aufgenommen.

An der Entwicklung des Auges nimmt endlich das Mesenchym, abgesehen davon, daß es den Glaskörper liefert, auch noch dadurch Anteil, daß seine an den Augenbecher angrenzende Schicht sich zur Blutgefäßhaut und zur Faserhaut des Auges differenziert.

Die hier in aller Kürze gegebene Skizze von der Entwicklung des Auges ist jetzt im einzelnen noch weiter zu vervollständigen.

O. Hertwig, Die Elemente der Entwicklungslehre. 5. Aufl.

21

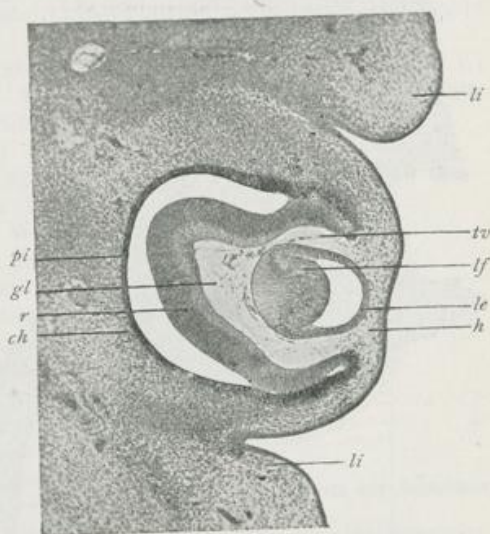


Fig. 332. Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo aus dem 2. Monat. Nach HERTWIG.

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.

1. Die Entwicklung von Linse und Glaskörper.

Das vom Ektoderm vollständig abgeschnürte Linsensäckchen (Fig. 330 *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, schärfer abgegrenzt. Bald treten in der Ausbildung seiner vorderen

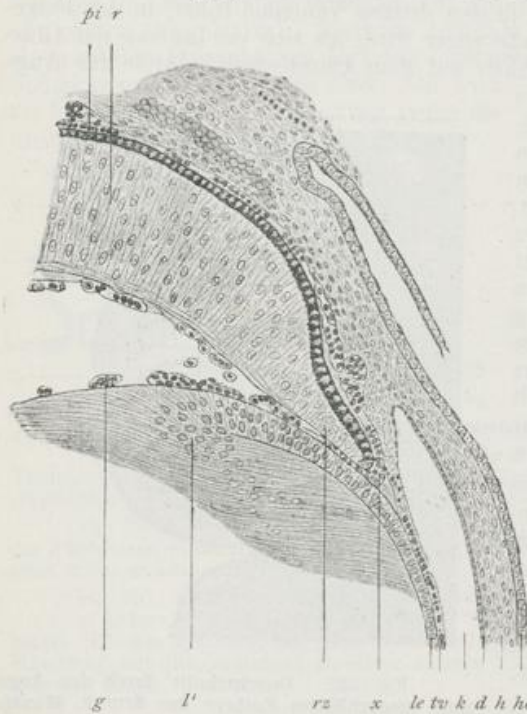


Fig. 333. Teil eines Durchschnitts durch die Augenanlage eines Mäuse-Embryo. Nach KESSLER.

Man sieht einen Teil der Linse, den Rand des Augenbeckens, die Hornhaut und Augenkammer, *pi* Pigmentepithel des Auges, *r* Retina, *rz* Randzone des Augenbeckens, *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'* Übergang des Linsenepithels in die Linsenfaser, *le* Linsenepithel, *k* Augenkammer, *d* DESCEMETSCHE Membran, *h* Hornhaut, *he* Hornhautepithel.

am Äquator gelegene Übergangszone zustande kommt.

Das weitere Linsenwachstum ist ein appositionelles. Um die zuerst entstandenen Fasern, die, weiter in die Länge wachsend, bald den ursprünglichen Hohlraum des Säckchens ganz ausfüllen und den Linsenkern liefern, lagern sich immer neue Fasern herum. Ihre Neubildung findet im Linsenäquator in der oben beschriebenen Übergangszone statt, wo sich die kubischen Zellen des Linsenepithels durch Teilung längere Zeit vermehren und zu Zylinderzellen werden, die ihrerseits wieder zu langen Fasern auswachsen und sich zwischen Linsenkern und Linsenepithel dazwischen schieben. Parallel zueinander angeordnet,

und hinteren Wand erhebliche Differenzen auf (Fig. 332). Im Bereich der vorderen Wand flacht sich das Epithel (*le*) mehr und mehr ab und wandelt sich in eine einfache Lage kubischer 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. 332 *lf*). Die Fasern stehen senkrecht auf der hinteren Wand und werden nach dem Linsenäquator (Fig. 333 *l'*) zu kürzer und schließlich zu gewöhnlichen

Zylinderzellen, und diese gehen wieder, indem sie noch niedriger werden, in die kubischen Zellen des Linsenepithels über, so daß zwischen diesen und den Linsenfasern eine

verbinden sich die neu entstandenen Fasern zu Blättern, die in Schichten übereinander liegen und sich an mazerierten Linsen wie die Schalen einer Zwiebel ablösen lassen. Alle Fasern (Fig. 334 *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 dreistrahlige Figuren, die sogenannten Linsensterne (Fig. 334 *vst* u. *hst*) darstellen. Diese zeigen die Eigentümlichkeit, daß ihre Strahlen an der vorderen und an der hinteren Linsenfläche alternierend gestellt sind, derart, daß die drei Strahlen des einen Sterns die Zwischenräume der drei Strahlen des anderen Sterns halbieren. Beim Erwachsenen wird die Figur eine kompliziertere, indem an jedem der drei Hauptstrahlen noch seitliche Strahlen entstehen.

Beim Erwachsenen bestehen bekanntlich keine besonderen Ernährungsvorrichtungen für die Linse, da sie sich nach erlangter Größe nur wenig verändert und jedenfalls nur einen geringen Stoffwechsel besitzt. Anders liegt die Sache beim Embryo. Hier bildet sich zur Zeit des lebhafteren Wachstums auch ein besonderer Ernährungsapparat; die Linse ist mit einer besonderen Gefäßhaut (Tunica vasculosa lentis) versehen (Fig. 332 *tv*, 333 *g*). 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 der Entwicklung bereits deutlich vorhanden. Ihre Gefäße stammen von der Arteria hyaloidea ab, die an der Papilla nervi optici sich von der Art. centralis retinae abzweigt und in geradem Verlauf durch den Glaskörper zur Linse geht (Fig. 335 *A*). An der hinteren Wand derselben teilt sich die

Art. hyaloidea in stärkere Stämmchen, die, in zahlreichere, feinere Zweige aufgelöst, sich um den Linsenäquator herumbiegen und nach der Mitte der vorderen Fläche verlaufen (Fig. 335 *B*). Hier hören sie in der Mitte der Pupille mit Endschlingen auf; auch gehen sie Verbindungen mit Gefäßen der mittleren Augenhaut, den Ciliararterien, ein (Fig. 333 *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 Teil bestehen, welcher, auf der vorderen Linsenfläche gelegen, das Schloch ausfüllt und als Membrana pupillaris (Fig. 335 *A* u. *B*, *Mp*) unterschieden wird. Ihre Erhaltung beim Neugeborenen bezeichnet man als Atresia pupillae congenita. Gegen Ende des embryonalen Lebens hat übrigens auch die Linse selbst ihr Hauptwachstum beendet. Denn nach Wägungen, die vom Anatomen HUSCHKE angestellt worden sind, hat sie beim Neugeborenen ein Ge-

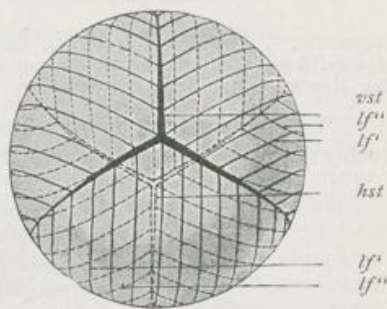


Fig. 334. Schema zur Anordnung der Linsenfasern.

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.

wicht von 123 mg, beim Erwachsenen 190 mg, so daß die gesamte Zunahme, die das Organ während des Lebens erfährt, nur 67 mg beträgt.

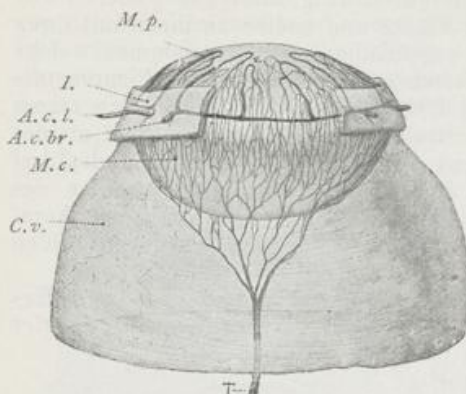


Fig. 335 A. Tunica vasculosa lentis mit ihren Zuflüssen von einem 8 Monate alten menschlichen Fötus. Nach KOLLMANN.

Ein Teil des Glaskörpers (C.v.) und die Iris (I), aus der ein großes Stück ausgeschnitten ist, sind in der Umgebung der Linse mit ihrer Gefäßhaut (M.c.) erhalten. Die Gefäße sind injiziert.

† Arteria hyaloidea, die den Glaskörper durchsetzend, sich in der Nähe der hinteren Linsenfläche in acht divergierende Äste auflöst und sich vor der Linse in der Membrana pupillaris mit Randschlingen ausbreitet. M.p. Membrana pupillaris; M.c. Membrana capsularis; I. Iris; C.v. Glaskörper, Corpus vitreum; A.c.l. Arteria ciliaris longa; A.c.br. Arteria ciliaris brevis, die mit dem Circulus iridis major und den Gefäßen der Membrana pupillaris anastomosiert.

Die Entwicklung des Glaskörpers ist ein augenblicklich viel untersuchtes Thema. Durch neuere Arbeiten ist es fraglich geworden, ob,

wie man früher lehrte, das durch die fötale Augenspalte in den Becher hineingewachsene Gallertgewebe (siehe S. 320) sich allein zum Glaskörper umwandelt, vielmehr soll auch das

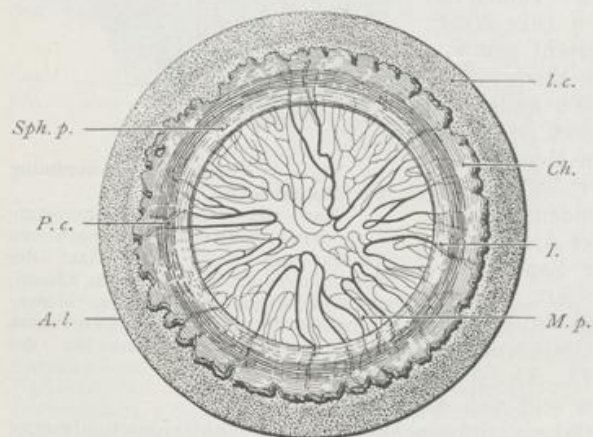


Fig. 335 B. Linse mit einem Teil der Chorioidea und der Membrana pupillaris von einem 7 Monate alten menschlichen Fötus frei präpariert und von der vorderen Fläche gesehen. Die Blutgefäße sind injiziert. Nach KOLLMANN.

Die Iris (Sph.p.) und ein Teil der Chorioidea (Ch.) sind in ihrer natürlichen Lage belassen, um die Beziehungen der Iris zu der Membrana pupillaris zu zeigen. Einige Gefäße, die mit denen der Pupillarmembran anastomosieren, sind auf ihrem Verlauf durch die Iris zu sehen.

L.c. Linse (Lens crystallina); Ch. Chorioidea; I. Iris; P.c. Ciliarfalte (Plica ciliaris); Sph.p. Sphincter pupillae; A.l. Äquator der Linse; M.p. Membrana pupillaris.

inneres Blatt des Augenbeckers) abstammenden Teil und 2. einen mesodermalen oder mesenchymatischen Teil unterschieden. Die Elemente doppelter Herkunft sind später, wie FROEYER bemerkt, „auf das innigste miteinander

verbunden. KÖLLIKER hat daher in der Zusammensetzung des Glaskörpers zwei genetisch verschiedene Bestandteile. 1. einen primitiven, von Zellen des äußeren Keimblattes (Linsensäcken, inneres Blatt des Augenbeckers) abstammenden Teil und 2. einen mesodermalen oder mesenchymatischen Teil unterschieden. Die Elemente doppelter Herkunft sind später, wie FROEYER bemerkt, „auf das innigste miteinander

verbunden. KÖLLIKER hat daher in der Zusammensetzung des Glaskörpers zwei genetisch verschiedene Bestandteile. 1. einen primitiven, von Zellen des äußeren Keimblattes (Linsensäcken,

verbunden derart, daß eine neue Gewebseinheit, der definitive Glaskörper, aus ihrer Verbindung entsteht, dessen Charakter jedoch begreiflicherweise nicht durch die äußerst zarte und hinfallige ektodermale Grundlage, sondern durch den kräftigen, mesodermalen Einbau bestimmt wird⁴.

(Man vergleiche auch des Verfassers Lehrbuch, IX. Aufl., S. 602, 603.)

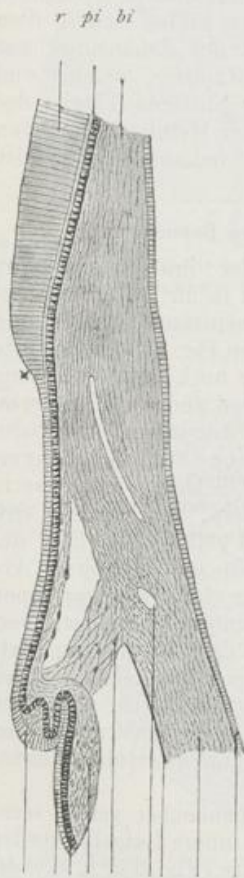
Der beim Erwachsenen ganz blutgefäßlere Glaskörper ist beim Embryo mit Blutgefäßen versehen, die von der schon früher erwähnten Art. hyaloidea abstammen (Fig. 335 A). Dieselben bilden sich in dem letzten Monat des Embryonallebens zugleich mit der Ernährungshaut der Linse zurück. Nur ein Rudiment des Hauptstammes, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn zur hinteren Fläche der Linse verläuft, bleibt als ein mit Flüssigkeit erfüllter Hohlkanal erhalten und bildet den aus der deskriptiven Anatomie bekannten *Canalis hyaloideus*.

2. Die Entwicklung der Augenhäute und des Sehnerven.

Der Augenbecher wird gleichzeitig mit der ihn umhüllenden Mesenchymschicht, welche sich in die mittlere und in die äußere Augenhaut sondert, weiter umgebildet, so daß eine gemeinsame Besprechung beider geboten erscheint. Zum Ausgang diene das in Fig. 332 dargestellte Stadium, auf welchem der Augenbecher mit einer noch weiten Öffnung das Linsensäckchen umfaßt. Zwischen das Säckchen und das Ektoderm, von dem es sich abgeschnürt hat, ist bei den Säugetieren und beim 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 Öffnung des Augenbechers als *Membrana pupillaris* verschließt. Die andere Lage ist gefäßlos, grenzt an das äußere Keimblatt an und stellt die Anlage für die Hornhaut des Auges dar. Bald werden beide Schichten schärfer voneinander 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 voneinander. Die äußere (Fig. 332 u. 333 *pv*) bleibt dünn und stellt eine einfache Lage kubischer Epithelzellen dar. In ihnen lagern sich schwarze Pigmentkörnerchen in immer reicherm Maße ab, bis schließlich die ganze Lamelle auf dem Durchschnitte als ein schwarzer Streifen erscheint. Die innere Schicht (*v*) dagegen bleibt mit Ausnahme eines Teils der Randzone ganz frei von Pigment; sie verdickt sich bedeutend, indem die Zellen, wie in der Wand der Hirnblasen, mehrfach übereinander liegen, sich strecken und spindelige Formen annehmen. Ferner treten Bechergrund und Becherwand in einen Gegensatz zueinander und eilen verschiedenen Bestimmungen entgegen; denn der eine wandelt sich zur Netzhaut um, der andere ist in hervorragendem Maße an der Bildung des Ciliarkörpers und der Iris beteiligt.

Der Becherrand (Fig. 333 *rz*, 336 u. 337) verdünnt sich stark, indem sich die Zellen seines inneren Blattes in einfacher Schicht anordnen, eine Zeitlang noch zylindrisch sind, dann eine kubische Form annehmen. Mit seiner Verdünnung geht gleichzeitig eine Ausdehnung in der Fläche einher. Infolgedessen wächst jetzt der Rand des Bechers 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 Öffnung, die in die Höhle des Augenbeckers hineinführt, das Sehloch oder die Pupille. Von dem Randbezirk des Bechers leitet sich die Pigmentschicht der Iris her (Fig. 336 *1* u. *2*). Wie in der äußeren, lagern sich jetzt auch in der inneren Epithellamelle Pigment-



ck 1. 2. 3. lp sch D h he

Fig. 336.

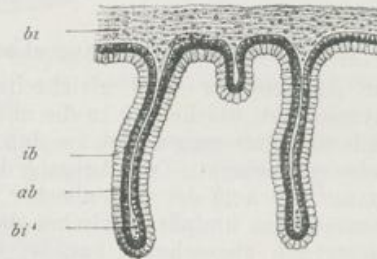


Fig. 337.

Fig. 336. **Durchschnitt durch den Randteil 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), *x* 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 Kanal, *D* DESCHEMET'Sche Membran, *h* Hornhaut, *he* Hornhautepithel.

Fig. 337. **Querschnitt durch den Ciliarteil des Auges von einem Katzen-Embryo von 10 cm Länge.** Nach KESSLER.

Man sieht drei durch Einfaltung des Augenbeckers entstandene Ciliarfortsätze (Processus ciliares), *bi* bindegewebiger Teil des Ciliarkörpers, *ib* inneres Blatt, *ab* äußeres pigmentiertes Blatt des Augenbeckers, *bi'* Bindegewebsblatt, das in die Epithelfalte eingedrungen ist.

körnchen ab, so daß schließlich beide nicht mehr als getrennte Lagen zu unterscheiden sind. Mit der Flächenausbreitung des Becherrandes hält die ihm von außen anliegende Mesenchymhülle gleichen Schritt. Sie verdickt sich und liefert das mit Gefäßen reich versehene Stroma der Iris (Fig. 336 *3*). Dieses geht bei Säugetieren (Fig. 333 *x*) eine Zeitlang in die Tunica vasculosa lentis (*tv*) über, in folgedessen das Sehloch bei den Embryonen durch eine feine, blutgefäßführende Bindegewebschicht verschlossen ist, wie schon früher (S. 323) erwähnt wurde.

Eine interessante Veränderung erfährt der an die Pigmentschicht der Iris angrenzende und den Äquator der Linse umgebende Teil des Augenbeckers, der ebenfalls noch mit zur verdünnten Randzone hinzugehört (Fig. 336 *ck*). Er bildet sich gemeinsam mit der angrenzenden Mesenchymschicht zu dem Ciliarkörper des Auges um. Der Prozeß 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 infolge eines besonders intensiven Flächenwachstums in zahlreiche kurze Falten, die, parallel zueinander gestellt, in radiärer Richtung den Linsenäquator umgeben. Am Wucherungsprozeß beteiligt sich die angrenzende Mesenchymschicht, wie an der Iris, so auch hier und dringt mit feinen Fortsätzen zwischen die Faltenblätter hinein. Über ihre ursprüngliche Form bei Säugetieren gibt ein Querschnitt durch den eingefalteten Teil des Augenbeckers von einem 10 cm langen Katzenembryo (Fig. 337) Aufschluß. Er zeigt, daß die einzelnen Falten sehr schmal sind und in ihrem Innern nur eine sehr geringfügige Menge embryonalen Bindegewebes (*bi'*) mit feinen Kapillaren einschließen, daß von den beiden Epithellagen im Unterschied zum Pigmentepithel der Iris nur die äußere (*ab*) pigmentiert ist, während sich die innere (*ib*) auch später unpigmentiert erhält und aus kurzen, zylindrischen 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. — Nach neueren Untersuchungen (SZILY, HERZOG) nehmen von den in die Iris und den Ciliarkörper eingebetteten Muskelfasern der *M. sphincter iridis* und der *M. dilatator pupillae* von dem äußeren Epithelblatt des sekundären Augenbeckers, die Ciliarmuskeln aus Mesenchymzellen ihren Ursprung. Noch beim Neugeborenen befindet sich der *M. sphincter iridis*, wie berichtet wird, mit der Epithelschicht in Zusammenhang. (Hierüber und über die Entwicklung der Zonula vergleiche auch Lehrbuch, IX. Aufl., S. 607—609.)

Der Grund des Beckers (Fig. 332, 333, 336) liefert den wichtigsten Teil 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 ineinander schieben, ein ähnliches Aussehen wie die embryonale Hirnwand. Gegen den verdünnten Teil des Augenbeckers, welcher die Ciliarfalten bildet, setzt die Netzhaut sich später mit einer gezackten Linie, der Ora serrata, ab (in Fig. 336 an der mit einem Kreuz bezeichneten Stelle). Frühzeitig gewinnt sie auch an ihren beiden Flächen eine schärfere Begrenzung durch Ausscheidung zweier feinen Häutchen; gegen die Anlage des Glaskörpers zu grenzt sie sich durch die *Membrana limitans interna*, gegen die äußere Lamelle, die zum Pigmentepithel wird, durch die *Membrana limitans externa* ab.

Im Fortgang der Entwicklung differenzieren sich ihre gleichartigen Zellen in sehr verschiedener Weise, wodurch die bekannten, von MAX SCHULTZE unterschiedenen Schichten zustande kommen. Ihre Gefäße erhalten sie dadurch, daß von der in den Augenblasenstiel eingeschlossenen Art. *centralis retinae* Gefäßschlingen in sie hineinwachsen, eingehüllt von außerordentlich dünnen, bindegewebigen Scheiden.

Von den einzelnen Schichten der Netzhaut entwickelt sich am spätesten die so bemerkenswerte Stäbchen- und Zapfenschicht. Solange sie noch fehlt, ist bei allen Wirbeltieren das innere Blatt des Augenbeckers gegen das äußere durch einen vollkommen glatten Kontur 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 Karmin rot färben, strecken sich in die Länge und erhalten die Form des Innengliedes. Zuletzt setzen sie an ihrer Oberfläche das Außenglied an, welches man wegen seiner lamellosen Struktur mit einer Cuticularbildung vergleichen kann (M. SCHULTZE, W. MÜLLER). 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. 336 *pi*) wird; sie kommen mit ihren Außengliedern in kleine Nischen der großen, hexagonalen Pigmentzellen zu liegen, so daß die einzelnen Elemente ringsum durch pigmentierte Scheidewände isoliert werden. 2 ½ Monat vor der Geburt sind alle Schichten der Retina beim menschlichen Embryo ausgebildet. Auch die *Fovea centralis* ist vom 7. Embryonalmonat an nachzuweisen (CHIEVITZ).

Noch einige Worte über die bindegewebige Umhüllung, die dem Grunde des Augenbeckers zugeteilt 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 erste zeichnet sich früh durch ihren Gefäßreichtum aus und entwickelt nach dem Augenbecher zu eine besondere, mit engen Maschen kapillarer Gefäße ausgestattete Schicht, die *Choriocapillaris*. Diese dient zur Ernährung der Pigment-, Stäbchen- und Zapfenschicht des Auges, da ihnen eigene Blutgefäße fehlen. 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 Entwicklungsprozesse einen Rückblick werfen, so wird uns aus der kurzen Skizze das eine klar hervortreten, daß für die Entstehung der einzelnen Augenabschnitte die Formveränderungen des sekundären Augenbeckers von hervorragender Bedeutung sind. Durch verschiedenartige Wachstumsprozesse, die im V. Kapitel eine allgemeine Besprechung gefunden haben, sondern sich an ihm drei verschiedene Abschnitte. Durch Wachstum in die Dicke und verschiedenartige Differenzierung der mehrfachen Zellenlagen wird die Netzhaut, dagegen durch Ausdehnung in die Fläche ein vorderer, verdünnter Teil 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 sekundären Augenbecher hat man mithin jetzt drei Bezirke als Retina-, Ciliar- und Iristeil zu unterscheiden. Jedem Bezirk paßt sich das angrenzende Bindegewebe und namentlich der

Teil, der zur mittleren Augenhaut wird, in eigenartiger Weise an und liefert hier die Bindegewebsplatte der Iris mit ihrer glatten Muskulatur, 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. 331 *aus*). Sie bezeichnete die Stelle, an welcher die Anlage des Glaskörpers in das Innere hineingewachsen war. Was ist schließlich ihr Schicksal? Die Spalte, welche in der Literatur meist als Chorioidealspalte aufgeführt wird, ist eine Zeitlang leicht kenntlich, wenn sich in der äußeren Lamelle des Augenbechers Pigment abgelagert hat. Dann nämlich erscheint sie an der unteren, inneren Seite des Augapfels als ein heller, unpigmentierter 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 abgelagert. Beim Hühnerembryo geschieht dies am 9. Tage, beim Menschen in der 6.—7. Woche.

Zuweilen wird beim Menschen der normale Entwicklungsprozeß gehemmt, so daß die Ränder der Augenspalte offen bleiben. Dies hat dann meist 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 Bildungsprozessen 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 Defekt 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*) voneinander unterschieden.

Die Entwicklung des Sehnerven. Dadurch, daß die primäre Augenblase durch die Anlage des Glaskörpers von unten her eingestülpt worden ist, steht der Augenblasenstiel (Fig. 331), der die Verbindung mit dem Zwischenhirn vermittelt, mit beiden Blättern des Bechers in direktem 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 direkter 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 Teil ohne direkten Zusammenhang sein.

Ursprünglich stellt der Sehnerv eine Röhre mit enger Höhlung dar, welche den Hohlraum der Augenblase mit dem dritten Ventrikel verbindet (Fig. 328). Allmählich geht er in einen soliden Strang über. Bei den meisten Wirbeltieren 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 Säugetieren wird

in dieser Art nur der größere, an das Gehirn grenzende Abschnitt umgeändert, der kleinere, an die Augenblase sich ansetzende Teil 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 Zeitlang besteht der Sehnerv einzig und allein aus spindeligen, geschichteten, radiär gestellten Zellen und gleicht in seinem feineren Aufbau der Wandung des Gehirns und der Augenblase. Über seine weiteren Umwandlungen und vor allen Dingen über die Entstehung der Nervenfasern in ihm machen sich ähnliche verschiedene Ansichten geltend, wie sie über die Entstehung der peripheren Nervenfasern auf S. 315 besprochen wurden. Indessen geht die Meinung der meisten Forscher dahin, daß die Nervenfasern als Achsenzylinderfortsätze der Ganglienzellen der Retina entstehen und im Sehziel, den sie gewissermaßen als Leitbahn benutzen, und dessen Zellen nur ein Gliagerüst liefern sollen, nach dem Gehirn zu auswachsen.

Nach außen wird der embryonale Sehnerv von einer Bindegewebshülle umgeben, die sich wie am Gehirn und sekundären Augenbecher 1. in eine innere, blutgefäßreiche und 2. in eine äußere derbfaserige Schicht sondert. Die erste oder die Pialscheide verbindet die weiche Hirnhaut und die Aderhaut des Auges, die zweite oder die Duralscheide ist eine Fortsetzung der Dura mater und geht am Augapfel in die Sklera über. Später gewinnt der Sehnerv eine noch kompliziertere Struktur dadurch, daß die Pialscheide mit gefäßhaltigen Fortsätzen in das Innere hineinwächst und die Nervenbündel und die ihnen zugeteilten, epithelialen Stützzellen mit bindegewebigen Umhüllungen versorgt.

3. Die Entwicklung der Hilfsorgane des Auges.

Mit dem Augapfel treten Hilfsapparate in Verbindung, die in verschiedener Weise zum Schutz der Hornhaut dienen: die Augenlider mit den MEIBOMSchen Drüsen und den Wimpern, die Tränen-drüse und der Tränenkanal.

Frühzeitig entwickeln sich das obere und das untere Augenlid, indem die Haut in einiger Entfernung vom Hornhautrande 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. Bei manchen Säugetieren und ebenso beim Menschen kommt es während des embryonalen Lebens zu einem vorübergehenden Verschluß desselben. 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. — Während der Verwachsung entwickeln sich an ihrem Rande beim Menschen die MEIBOMSchen 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 zentral gelegenen Zellen verfetten und sich auflösen. Zur gleichen Zeit etwa 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 Wirbeltieren 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, rötliches 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 Tränendrüse. 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 MEIBOMSCHE Drüsen, solid und höhlen sich nach und nach vom Hauptausführgang nach den feineren Zweigen zu aus.

Um das im Conjunctivalsack sich ansammelnde Sekret der verschiedenen Drüsen, vornehmlich aber die Tränenflüssigkeit, zu entfernen, hat sich ein besonderer Tränenausführrapparat entwickelt, der von dem inneren Augenwinkel in die Nasenhöhle führt und von den Amphibien an in allen Wirbeltierklassen vorgefunden wird. Bei den Vögeln, den Säugetieren und dem Menschen (Fig. 338) ist die Stelle, an welcher sich der Tränenkanal 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 Kanal aushöhlt. Von den beiden Tränenröhrchen soll das obere auf das Anfangsstück der Epithelleiste zurückzuführen sein, während das untere aus dem oberen nachträglich hervorsproßt (BORN, LEGAL).



Fig. 338. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryo von 10,5 mm Länge. $\times 12,5$. Nach PETER.

IR JACOBSONSCHE Rinne, *anf*, *inf* äußerer und innerer Nasenfortsatz, *ok*, *uk* Ober- und Unterkieferfortsatz, *pg* Processus globularis.

B. Die Bildung des Gehörorgans.

Die drei Hauptabschnitte, in welche man bei der anatomischen Beschreibung das Gehörorgan zerlegt, werden zweckmäßigerweise auch bei der Darstellung seiner Entwicklungsgeschichte zur Einteilung benutzt. Wir besprechen daher die Entwicklung 1. des inneren Ohres, 2. des Mittelohres (Paukenhöhle und Ohrtrompete) und 3. des äußeren Ohres.

I. Die Entwicklung des inneren Ohres.

Das innere Ohr nimmt frühzeitig seinen Ursprung aus dem äußeren Keimblatt, also aus demselben Mutterboden, von dem auch die Anlage des Zentralnervensystems und das Sinnesepithel von allen übrigen Sinnesorganen abstammen. So groß



Fig. 339. 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.

beim Erwachsenen seine Komplikation ist, welche ihm auch den Namen Labyrinth eingetragen hat, so einfach verhält sich seine früheste Anlage. Sie beginnt sich an der Rückenfläche des Embryo in der Gegend des Nachhirns (Fig. 303 *gb*), oberhalb der ersten Schlundspalte und des Ansatzes des zweiten Schlundbogens (Fig. 339 oberhalb der Ziffer 3) zu bilden. Hier verdickt sich das äußere Keimblatt in einem kreisförmigen Bezirk und senkt sich alsbald zu einem Hörgrübchen ein (Fig. 340). Es läßt sich dieser Vorgang bei Hühner-Embryonen vom Ende des 2. Brütages 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, der auch

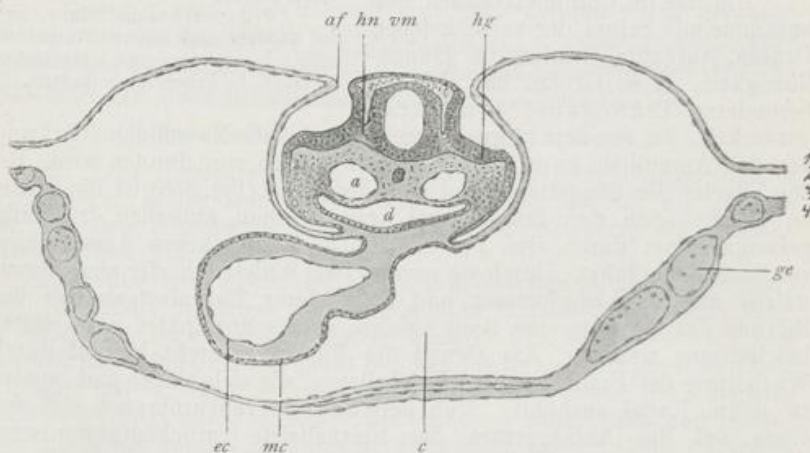


Fig. 340. Querschnitt durch die Hörgrübchen eines Hühner-Embryo am 2. Tage der Bebrütung. Nach HERTWIG.

hg Hörgrübchen, *vm* verlängertes Mark, *hn* Anlage des Hörnerven und Ganglion acusticum zwischen Hörgrübchen und verlängertem Mark, *a* die primitiven Aortenbögen, *d* Kopfdarmhöhle, *ec* Endothelhäutchen des Herzens (Endokard), *mc* Anlage der Muskelwand des Herzens, *c* Keimblasencölon, *ge* Gefäße in der Wand des Dottersackes, *af* Amnionfalte, *1* äußeres Keimblatt, *2* Hautfaserblatt, *3* Darmfaserblatt, *4* Darmdrüsenblatt.

viele Zellen einschließt, verbunden. Der Strang (*hn*) ist die schon auf diesem frühen Stadium deutlich ausgeprägte Anlage des Hörnerven mit dem Ganglion acusticum.

Nach kurzem Bestand wandelt sich das Epithelgrübchen (Fig. 309 *hb*) zu einem Hörbläschen um, indem seine Einstülpungsränder einander entgegenwachsen und verschmelzen. Ein solches (Fig. 341 *hb*) zeigt auch der vierwöchentliche menschliche Embryo, mit dessen Augenanlage wir schon früher durch Fig. 328 bekannt geworden sind.

Auf der ersten Stufe seiner Entwicklung gleicht das Gehörorgan der Wirbeltiere im höchsten Grade den Einrichtungen, welche bei den meisten Wirbellosen als Gehörorgane gedeutet werden. Es sind dies unter der Haut gelegene, mit Endolymphe gefüllte Bläschen, welche ihren Ursprung ebenfalls von 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, zylindrischen oder fadenförmigen Hörzellen mit steifen Haaren, die in die Endolymphe hineinragen und, meistens zu Gruppen vereint, eine Macula oder Crista acustica herstellen. Zu allen Hörbläschen der Wirbeltiere tritt ferner ein Nerv heran, welcher an den Sinneszellen mit feinen Fäserchen endet. Endlich findet sich noch als eine charakteristische Bildung ein fester, kristallinischer Körper vor, der Hörstein oder Otolith, der mitten in der Endolymphe schwebt und durch den Schlag der Flimmerhaare gewöhnlich in eine fibrierende Bewegung versetzt wird. Er besteht aus Kristallen von phosphor- oder kohlenstoffsaurem Kalk.

Bei den Wirbeltieren wandelt sich das Hörbläschen, das in der ersten Anlage, wie wir gesehen haben, dieselbe Form wie das Gehörorgan der Wirbellosen aufweist, durch Metamorphosen, bei denen Faltenbildungen und Abschnürungen die Hauptrolle spielen, in ein sehr kompliziertes Gebilde, das häutige Labyrinth, um. Bei den Säugetieren, für welche ich den Hergang näher beschreiben werde, erhält das Hörbläschen bald nach seiner Abschnürung von der Epidermis eine nach oben gerichtete kleine Hervorragung, den Labyrinthanhang (Recessus labyrinthi oder Ductus endolympathicus, Fig. 343 *rl*); auch beginnt es jetzt mehr in die Länge zu wachsen und noch etwas später sich nach abwärts in einen hakenförmigen Fortsatz (*dc*), die erste Anlage des Schneckenanges (Ductus cochlearis), zu verlängern. Derselbe ist nach dem Gehirn zu (Fig. 334 *nh*) ein wenig eingekrümmt und liegt mit seiner konkaven 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 Übersicht der folgenden Darstellung wird es dienen, wenn wir jetzt eine obere und eine untere Abteilung am Laby-

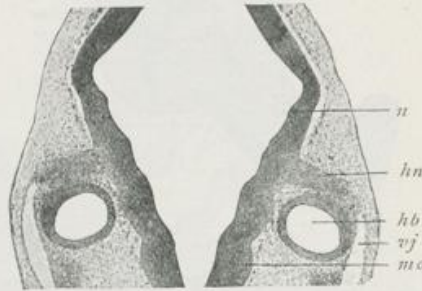


Fig. 341. Frontalschnitt durch die Gegend des verlängerten Markes und durch die Hörbläschen des in Fig. 176 abgebildeten menschlichen Embryo, dessen Augenanlage in Fig. 328 dargestellt ist. Nach HERTWIG.
n verlängertes Mark mit gut ausgeprägten Neuromeren, *hn* Hörnerv, *hb* Hörbläschen, *vj* Vena jugularis, *mo* Wand der Medulla oblongata.

rinth unterscheiden. Zwar sind dieselben noch nicht deutlich voneinander abgegrenzt, werden aber auf späteren Stadien durch eine nach innen vorspringende Falte (Fig. 344, 345, 346 f) immer schärfer gesondert.

Die obere Abteilung (pars superior) liefert den Utriculus mit den halbkreisförmigen Kanälen. Von diesen entstehen am frühesten die beiden senkrecht gestellten Kanäle, während der horizontal liegende eine etwas spätere Bildung ist. Wie an den verschiedenen Durchschnitten (Fig. 344 u. 345), noch besser aber an dem durch Rekonstruktion gewonnenen Modell (Fig. 342) zu erkennen ist,

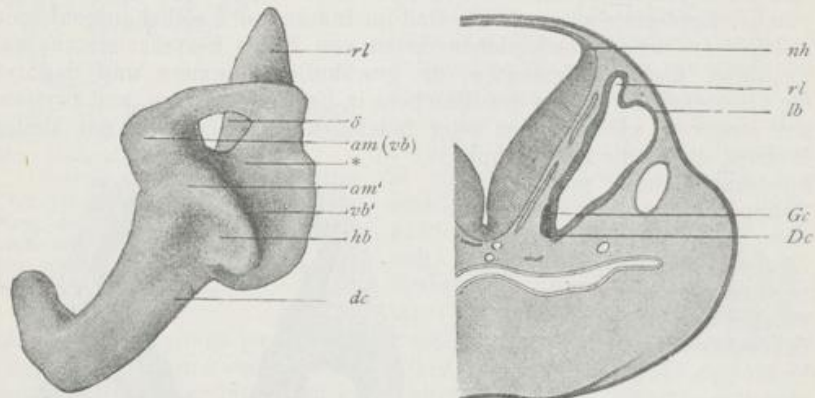


Fig. 342.

Fig. 343.

Fig. 342. Häutiges Labyrinth der linken Seite eines Schweine-Embryo. Nach einem Wachmodell von R. KRAUSE.

rl Recessus labyrinthi, dc Ductus cochlearis (häutiger Schnecken gang), 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 vertikalen Bogengänge bilden; am (vb) Erweiterung der gemeinsamen Tasche, aus der die Ampulle des vorderen vertikalen Bogenganges entsteht. In der Tasche ist die Öffnung (δ) entstanden, durch die man den Recessus labyrinthi hindurch erblickt. * Strecke der Tasche, die zum gemeinsamen Einmündungsschenkel (Sinus superior) wird. vb' Teil der gemeinsamen Tasche, der den hinteren vertikalen Bogengang liefert.

Fig. 343. 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 Teil des Labyrinthbläschens (Dc) anliegt, der zum Schnecken gang auswächst.

entwickeln sich die halbkreisförmigen Kanäle 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 Randteil in bedeutenderem Maße aus, während im übrigen Bezirke die beiden Epithelblätter sich fest aufeinander legen und zu verkleben beginnen. Infolge dieses einfachen Vorganges erhält man einen halbkreisförmigen Kanal, der an zwei Stellen mit dem ursprünglichen Hohlraum des Bläschens kommuniziert und sich an einer der Mündungen frühzeitig zur Ampulle ausweitet (Fig. 342 am u. am'). Bald verschwindet der mittlere Teil, in welchem die Verklebung stattgefunden hat, indem das Epithelhäutchen durch Wucherung des Bindegewebes durchbrochen wird (Fig. 342 δ). Zwischen der Entwicklung des horizontalen und der

beiden vertikalen Bogengänge besteht eine interessante, von R. KRAUSE entdeckte Verschiedenheit. Während nämlich der horizontale Bogengang für sich als eine kleine Tasche angelegt wird (Fig. 342 *hb*), nehmen die beiden vertikalen Gänge aus einer einzigen größeren, taschenförmigen Anlage (Fig. 342 *am* (*vb*)**vb'*) gemeinsam ihren Ursprung. Denn an der großen Tasche legen sich an zwei verschiedenen Stellen die Wandungen aufeinander und verschmelzen. An einer dieser Stellen hat sich an dem Präparat, nach welchem das Modell (Fig. 342) rekonstruiert worden ist, schon eine Öffnung (*ö*) in der Tasche durch Resorption der verlöteten Epithelstrecke gebildet, während an der zweiten Stelle (*vb'*) die Epithelmembran noch erhalten ist. Zwischen den verklebten Teilen der Tasche bleibt eine mittlere Strecke, die mit einem Stern im Modell bezeichnet ist, offen und wird zum gemeinsamen

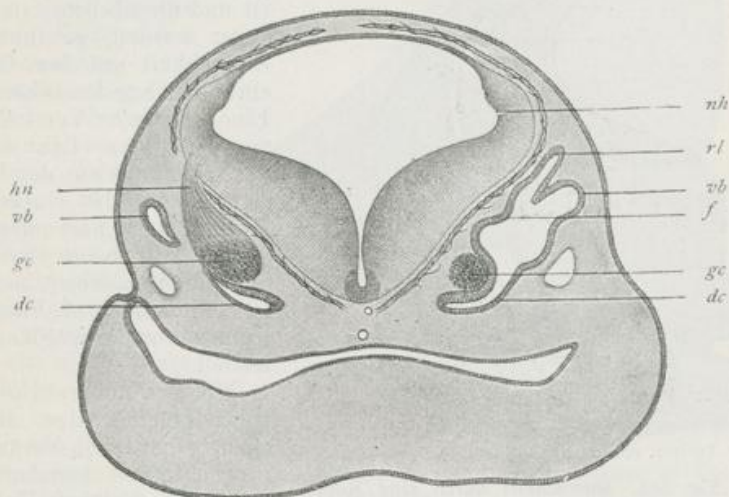


Fig. 344. Querschnitt durch den Kopf eines 1,6 cm langen Schaf-Embryo in der Gegend der Labyrinthblase. Auf der rechten Seite ist ein mitten durch die Labyrinthblase geführter Schnitt gezeichnet, links ein etwas mehr nach vorn fallender. Nach BÖTTCHER.

hn Hörnerv, *vb* vertikaler 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.

Ausmündungsschenkel (Sinus superior) der beiden vertikalen [Bogengänge. Was von der oberen Abteilung des Hörbläschens übrig bleibt, nachdem aus seiner Wandung die drei halbkreisförmigen Kanäle hervorgewuchert sind, nennen wir den Utriculus (Fig. 345–347 *U*).

Währenddem gehen nicht minder bedeutungsvolle und eingreifende Veränderungen auch an dem unteren Teile der Labyrinthblase vor sich und führen zur Entstehung des Sacculus und der Schnecke. Die untere Abteilung (Fig. 346 *S*) grenzt sich durch eine immer tiefer werdende Einschnürung (*f*) gegen den Utriculus (*U*) ab und bleibt schließlich mit ihm nur noch durch ein sehr enges Röhrchen (Canalis utriculo-saccularis) in Verbindung (Fig. 347 *R*). Da die Einschnürung gerade die Stelle des Labyrinthbläschens trifft, von welcher der Labyrinthanhang entspringt, so kommt später die Einmündung

des letzteren in den Bereich des Canalis utriculo-saccularis, etwa in seine Mitte, zu liegen (Fig. 347 R). Es entsteht auf diese Weise ein Bild, als ob der Labyrinthanhang an seinem Ursprung sich in zwei feine Röhren spaltet, von denen das eine in den Sacculus, das andere in den Utriculus führt.

Durch eine zweite, tiefe Einschnürung (Fig. 346, 347) sondert sich der Sacculus (S) von dem noch in Entwicklung begriffenen Schnecken- gang (Dc); und auch hier erhält sich noch ein Zusammenhang nur durch ein sehr dünnes Verbindungskanälchen (cr), den Canalis reuniens (HENSEN). Der Schnecken- gang selbst wächst bedeutend in die Länge und beginnt sich dabei in dem weichen Gallertgewebe in Spiraltouren (Fig. 347 C) aufzurollen, und zwar so, daß er beim Menschen $2\frac{1}{2}$ Windungen beschreibt.

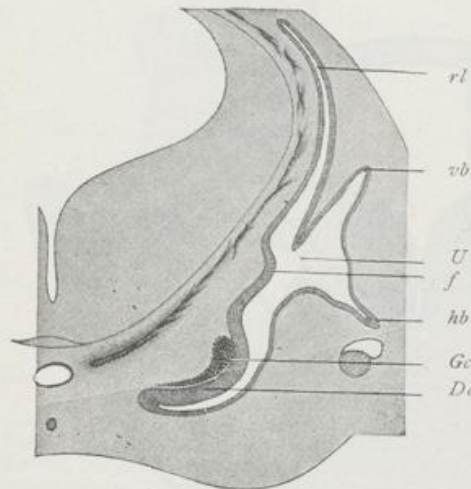


Fig. 345. Querschnitt durch eine Kopfhälfte eines Schaf-Fötus von 2 cm Länge in der Gegend des Labyrinths. 30fach vergrößert. Nach BÖTTCHER.

rl Recessus labyrinthi, vb, hb vertikaler, horizontaler Bogengang, U Utriculus, f einspringende Falte, durch welche die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird, Dc Ductus cochlearis, Gc Ganglion cochleare.

artig und überziehen den größten Teil der Oberfläche des Labyrinths. Die Hörzellen dagegen verlängern sich, werden zylindrisch und spindelförmig und erhalten auf der freien Oberfläche Haare, die in die Endolymphe hineinragen. Dadurch, daß das Bläschen sich in die verschiedenen Abteilungen sondert, wird auch das Höre- epithel in ebenso viele einzelne Flecke zerlegt, zu denen sich dann der Hörnerv begibt; es zerfällt in je eine Macula acustica im Sacculus und Utriculus, in je eine Crista acustica in den Ampullen und in eine besonders kompliziert gestaltete Endigung im Schnecken- gang. Hier wächst es zu einem langen, spiraligen Bande aus, das unter dem Namen des CORTISCHEN Organes bekannt ist. Ebenso wird der ursprünglich einfache Hörnerv, wenn sich das Höre- epithel in Maculae, Cristae und CORTISCHES Organ sondert, in einzelne Äste aufgelöst, in den N. vesti-

lungen beschreibt. Indem die erste Windung die größte ist und die nächsten immer enger werden, gewinnt er Ähnlichkeit mit dem Gang eines Schnecken- gehäuses. Eine plastische Vorstellung vom häutigen Labyrinth, das schließlich aus den Umwandlungen des einfachen Hörbläschens hervorgegan- gen ist, gibt das in Fig. 348 abgebildete, von einem 10 cm langen Schweine- Embryo angefertigte Wachs- modell.

Mit den äußeren Form- veränderungen des Bläs- chens gehen auch Verände- rungen in der Beschaffen- heit seines Epithels einher. Es sondert sich in die in- differenten, nur als Über- zug dienenden Epithelzellen und in die eigentlichen Hörzellen. Die ersteren platten sich ab, werden kubisch oder schüppchen-

buli, der wieder in verschiedenen Zweigen zu den Maculae und Cristae tritt, und in den N. cochleae. Auch das zum Hörnerv gehörige, ursprünglich einfache Ganglion acusticum wird in zwei Abschnitte getrennt. Der dem N. vestibuli zugeteilte Abschnitt liegt bei Erwachsenen vom Endgebiet weiter entfernt, als Intumescencia gangliiformis Scarpa im inneren Gehörgang; der zum N. cochleae gehörige Teil dagegen ist beim Embryo dem Schneckengang eng verbunden (Fig. 344, 345 Gc) und wächst in demselben Maße, wie sich dieser vergrößert, zu einem dünnen Bande aus, welches unter dem Namen des Ganglion spirale bekannt ist (Fig. 351 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 Teile ringsum einschließt, das knöcherne Labyrinth und die perilymphatischen Räume entwickeln. Es findet hier Ähnliches statt wie bei der Bildung des Nervenrohrs und des Auges, bei denen sich auch im Anschluß an die epithelialen Teile 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 binde-

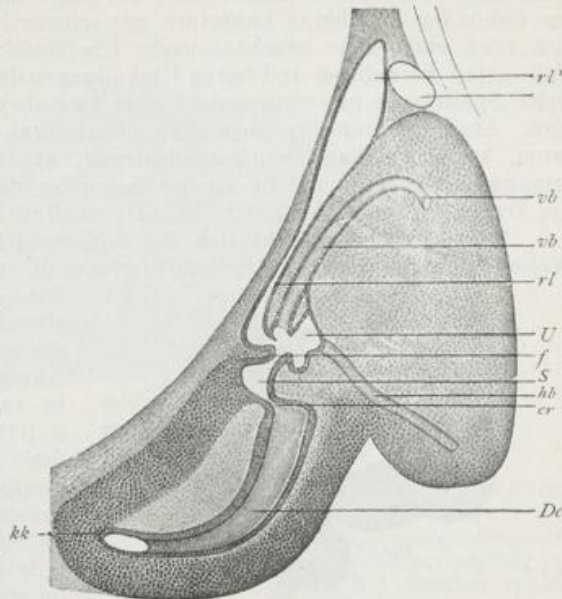


Fig. 346. Nach zwei Durchschnitten durch das Labyrinth eines 2,6 cm langen Schaf-Embryo. Nach BÖTTCHER.

rl Recessus labyrinthi, rl* ampullenartige Erweiterung desselben, vb, hb vertikaler, horizontaler Bogen-gang, U Utriculus, S Sacculus, f Falte, durch welche das Labyrinth in Sacculus und Utriculus zerlegt wird, cr Canalis reuniens. Dc Ductus cochlearis, kk Knorpelkapsel der Schnecke.

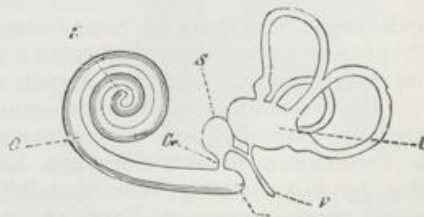


Fig. 347. Schema zur Erläuterung des ausgebildeten häutigen Labyrinths.

U Utriculus, S Sacculus, Cr Canalis reuniens, R Recessus labyrinthi, L Labyrinth-ansatz, C Schnecke, K Kuppelblindsack, V Vorhofsblindsack des Schneckenkanals.

gewebige Wand des häutigen Labyrinths. Um alle drei Organe hat sich dann eine feste Hülle nach außen zum Schutz entwickelt; am Gehirn die Dura mater mit der Schädelkapsel, am Auge die Faserhaut (Sklera), am Gehör das knöcherne Labyrinth mit seinem Periost. Dazu gesellt sich noch eine dritte beachtenswerte Übereinstimmung. In allen drei Fällen sind die weichen und festen Umhüllungen durch mehr oder minder weite Spalträume getrennt, welche zum Lymphsystem hinzuzurechnen 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. 351 ST u. SV) erhalten haben.

Im einzelnen vollzieht sich die Bildung der Hüllen in folgender Weise: Bald nach seiner Abschnürung vom Hornblatt breitet sich um

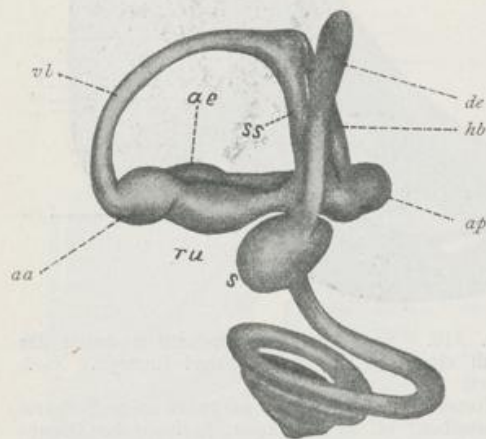


Fig. 348. Modell vom Labyrinth eines Schweine-Embryo von ca. 100 mm N.-St.-L. Medialansicht nach R. KRAUSE.

ss Sinus superior, tu Recessus utriculi, ae äußere Ampulle, aa u. ap vordere und hintere Ampulle, de Ductus endolymphaticus, vb u. hb vorderer und hinterer Bogengang, s Sacculus.

durch dünne Scheidewände einer festeren Zwischensubstanz voneinander 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 Schneckenkanal gesondert zu verfolgen. Die epithelialen halbkreisförmigen Kanäle liegen nicht genau in der Mitte der von Gallertgewebe ausgefüllten Hohlräume, sondern so, daß sie mit ihrem konvexen Rand an den Knorpel fast unmittelbar anstoßen, an der konkaven Seite dagegen von ihm durch eine dickere Gallertschicht getrennt werden (Fig. 350). Diese sondert sich in drei Lagen: in eine mittlere, 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

das Hörbläschen ringsum ein zellenreiches Mesenchym, die häutige Ohrkapsel, aus. Allmählich sondert sie sich in zwei Lagen (Fig. 346 u. 349). In der Umgebung der epithelialen Kanäle nimmt die weiche Zwischensubstanz zwischen den Zellen zu, die teils sternförmig, teile spindelig werden und im ersten Fall längere Ausläufer nach verschiedenen Richtungen entsenden. Es entsteht hier die als Schleim- oder Gallertgewebe (Fig. 349 u. 351 g) bekannte Modifikation der Binde substanz, in der auch einzelne Blutgefäße ihren Weg nehmen. Nach außen davon bleiben die Zellen kleiner und dichter zusammengedrängt und sind

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

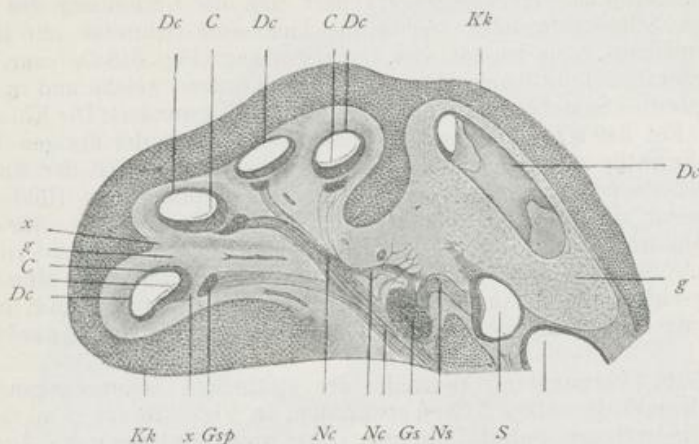


Fig. 349. Durchschnitt durch die Schnecke eines 7 cm langen Schaf-Embryo. 30fach vergrößert. Nach BÖTTCHER.

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* Cortisches Organ desselben, *g* Gallertgewebe in der Umgebung des Ductus cochlearis, *x* dichtere Bindegewebsschichten.

in der Umgebung ihrer Kerne und in ihren langen Ausläufern erfüllt und zerfallen später. In der gallertigen Grundsubstanz bilden sich durch eine immer mehr zunehmende Erweichung kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Räume; sie vergrößern sich und verschmelzen darauf untereinander, bis schließlich ein großer, mit Perilymphe erfüllter Raum zwischen der bindegewebigen Hülle und dem Perichondrium entstanden ist. Hier und da gehen bindegewebige Stränge von einer Bindegewebsschicht zur anderen und dienen als Brücke den Nerven und Blutgefäßen, welche sich zum häutigen Bogengang begeben. Eine letzte Veränderung tritt endlich noch an der knorpeligen Umhüllung ein, indem sie durch endochondrale Verknöcherung in Knochen substanz übergeführt wird. Somit sind nun die häutigen in die knöchernen Bogengänge eingeschlossen, welche das vergrößerte Abbild der ersteren sind.

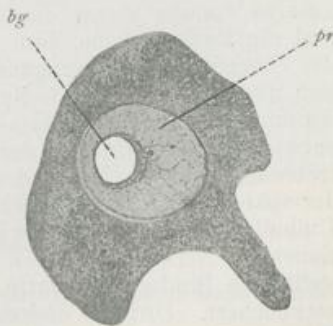


Fig. 350. Schnitt durch den Bogengang eines Hunde-Embryo. Nach KRAUSE.

bg Bogengang, *pr* perilymphatischer Raum, der noch mit Gallertgewebe ausgefüllt ist.

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 Bogengänge 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 komplizierterer Weise verändert sich die Umhüllung des epithelialen Schneckenganges, welche die knöcherne Schnecke mit ihren Treppen liefert. Sie ist zur Zeit, wo der Gang (Fig. 346 *Dc*) nur eine halbe Spiralwindung beschreibt, schon in eine innere, weiche und in eine äußere, festere Schicht, die zum Knorpel (*kk*) wird, gesondert. Die Knorpelkapsel (Fig. 349 *Kk*) hängt mit der knorpeligen Masse der übrigen Teile des Labyrinths zusammen und macht mit ihnen einen Teil der Anlage des Felsenbeins aus; später schließt sie eine linsenförmige Höhle ein und besitzt eine weite Öffnung für den Schneckenerv (Fig. 349 *Nc*). Eine Ähnlichkeit mit einem Schneckengehäuse ist noch nicht zu erkennen. Sie tritt erst allmählich ein und wird durch zwei Momente hervorgerufen, durch Auswachsen des epithelialen Ganges und durch Sonderung des ihn umhüllenden Gewebes in flüssige und in fester werdende Teile.

Beim Auswachsen beschreibt der epitheliale Schneckengang in seiner Kapsel die schon früher erwähnten, in Fig. 351 auf dem Querschnitt getroffenen Spiralwindungen (*Dc*), 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. Seine zahlreichen seitlichen Äste begeben sich zur konkaven Seite des Schneckenganges (*Dc*) und schwellen dort zu einem Ganglion (*Gsp*) an, welches jetzt gleichfalls zu einem spiralen Bande mit ausgewachsen ist. Dem Verlauf des 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 Teile des ausgebildeten Schneckengehäuses, die Schneckenachse (Modiolus), die Lamina spiralis ossea, den knöchernen Schneckengang, die Vorhofs- und die Paukentreppe, zum Vorschein zu bringen (Fig. 351). Wie in der Umgebung der Bogengänge, des Utriculus und des Sacculus, sondert sich das Mesenchym in festere, faserig werdende Bindegewebssubstanz und in ein immer weicher werdendes Gallertgewebe (*g*). Faserige Bindegewebssubstanz entwickelt sich erstens in der Umgebung des in die Knorpelkapsel eintretenden Nerven (*Nc*) und der Blutgefäße 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 Schneckenganges aus, so daß der letztere nunmehr in einen weiteren Kanal, dessen Wandung teils knorpelig, teils häutig ist, zu liegen kommt. Der Kanal ist die Grundlage des knöchernen Schneckenganges.

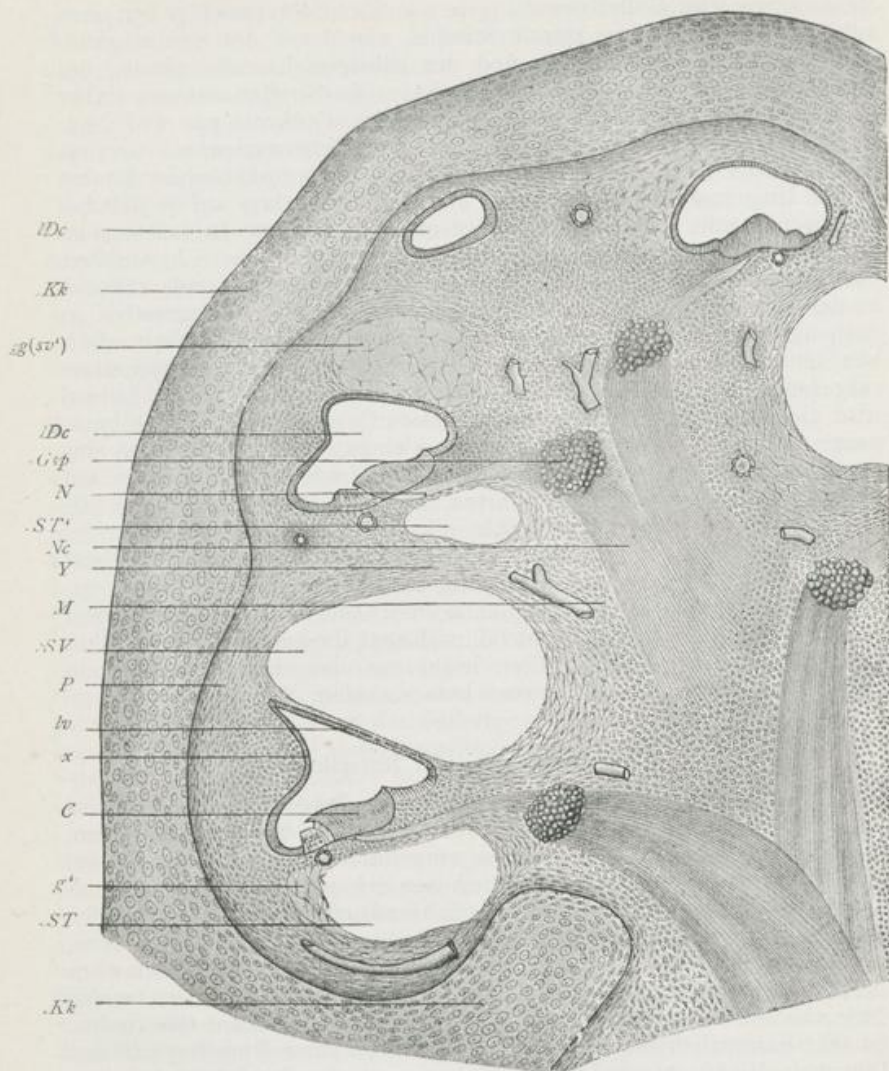


Fig. 351. Teil eines Durchschnitts durch die Schnecke eines 9 cm langen Katzen-Embryo. Nach BÖTTCHER.

Kk Knorpelkapsel, in welcher der Schnecken gang 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 Cortische Organ umwandelt. *lv* Lamina vestibularis, *x* äußere Wand des häutigen Schnecken gang 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 Schnecken nerven (*Nc*), *Gsp* Ganglion spirale, *N* zum Cortischen Organ in der späteren Lamina spiralis ossea herantretender Nerv, *Y* dichtere Bindegewebschicht, die verknöchert und den knöchernen Schnecken gang begrenzen hilft, *P* Perichondrium.

Der nicht in fibrilläres Bindegewebe umgewandelte Rest des Mesenchyms wird Gallertgewebe (*g* u. *g'*). Es bildet zwischen den eben aufgezählten Teilen 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 Verknöcherungsprozeß beginnt genau in derselben Weise, wie sie für die perilymphatischen Räume in der Umgebung der Bogengänge und des Vestibulum auf S. 339 beschrieben wurde. Die Fig. 351 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 Schnecken spitze der Verflüssigungsprozeß des Gallertgewebes (*g*) noch nicht erfolgt ist. — Seiner Vollendung wird der verwickelte Aufbau der Schnecke schließlich mit Eintritt des Verknöcherungsprozesses entgegengeführt. Dieser vollzieht sich in einer zweifachen Weise. Einmal wird die Knorpelkapsel auf endochondralem Wege, wie das ganze knorpelige Felsenbein, von dem sie einen kleinen Teil ausmacht, in eine spongiöse Knochensubstanz umgewandelt. Zweitens verknöchern auf direktem Wege die oben angeführten, faserigen Bindegewebslagen, die Scheidewände der Schneckenkanäle, die bindegewebige Achse oder der Modiolus und die Lamina spiralis. Gleichzeitig werden kompakte Knochenlamellen von innen her auf das spongiöse, aus der Knorpelkapsel entstandene Gewebe vom ursprünglichen Perichondrium, das zum Periost wird, abgeschieden. Infolgedessen läßt sich auch die knöcherne Schneckenkapsel in jüngeren Lebensjahren leicht aus dem lockeren Knochengewebe endochondralen Ursprungs herausschälen.

2. Die Entwicklung des Mittelohrs.

Paukenhöhle und Eustachische Röhre, Trommelfell und Gehörknöchelchen, welche in der Reihe der Wirbeltiere nur bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren vorgefunden werden, nehmen bei ihnen in der Region der früher besprochenen Schlundspalten und Schlundbogen ihren Ursprung. Während die Schlundspalten und -bogen bei den wasserwohnenden Wirbeltieren, den Fischen, sich sehr vergrößern, der Kiemenatmung dienen und dauernd bestehen bleiben, verkümmern sie frühzeitig bei den höheren Wirbeltieren und dem Menschen, wobei Teile 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 (vgl. S. 201). Der Verschuß wird noch dadurch ein festerer und vollkommenerer, daß auch eine Bindegewebsschicht 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 Säugetieren, eine sehr enge; laterale und mediale Wand liegen daher fast unmittelbar aneinander. 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, die Gehörknöchelchen und die *Chorda tympani*, mit deren Entwicklungsgeschichte wir uns später beim Skelett noch beschäftigen werden.

Auch das Trommelfell ist zuerst 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 beteiligen sich an seiner Bildung auch noch angrenzende Teile 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, die erst nach der Geburt beginnt. Hand in Hand hiermit wuchert die zur Auskleidung der Paukenhöhle dienende Schleimhaut und schiebt sich an den Stellen, wo das Gallertgewebe schwindet, zwischen die 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* usw.) 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 seiner Verdünnung gewinnt das Trommelfell eine kräftigere Ausbildung und regelmäßige Anordnung seiner bindegewebigen Bestandteile und wird hierdurch zu seiner späteren Aufgabe als schwingende Membran befähigt.

Die pneumatischen Räume, die, von der Paukenhöhle ausgehend, den Warzenfortsatz des Schläfenbeins erfüllen, beginnen sich als Wucherungen ihrer Schleimhaut am Ende des Fötallebens anzulegen. Lufthaltig werden sie aber erst allmählich nach der Geburt, von welcher Zeit ab sich ja auch die Paukenhöhle mit Luft zu füllen beginnt, in dem Maße, wie das Gallertgewebe in ihrer Wand schrumpft und schwindet.

3. Die Entwicklung des äußeren Ohres.

Das äußere Ohr entsteht, wie schon bemerkt, aus einer Bucht an der Außenseite der Verschlußstelle der ersten Schlundspalte. Wie die seitliche Ansicht eines sehr jungen menschlichen Embryo (Fig. 339)

lehrt, wird die erste Schlundspalte von wulstigen Rändern umgeben, die dem ersten und dem zweiten Schlundbogen angehören und sich frühzeitig in sechs 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



Fig. 352. Ohranlage von 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.

wird dadurch, daß sich die umgebende Gesichtswand in hohem Maße verdickt, immer tiefer; schließlich ist sie zu einem längeren Kanal mit teils knöchernen, teils knorpeligen Wandungen ausgewachsen. Die sechs oben erwähnten Höcker, welche die Öffnung des äußeren Gehörgangs umsäumen, bilden zusammen einen plumpen Ring. Über ihre Umwandlung zum äußeren Ohr gibt die folgende Abbildung (Fig. 352) 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 bildet sich aus dem mit der Zahl 6 versehenen Hügel. Am Schluß des 2. Monats sind alle wesentlichen Teile des Ohres leicht erkennbar; vom 3. Monat an wächst der hintere und der obere Teil der Ohrmuschel mehr aus der Kopf- fläche heraus und gewinnt eine größere Festigkeit mit der Differenzierung des Ohrknorpels, die schon am Schluß des 2. Monats begonnen hat.

C. Die Entwicklung des Geruchsorganes.

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. Zu beiden Seiten des schon früher beschriebenen, breiten Stirnfortsatzes (Fig. 339) machen sich zuerst zwei Verdickungen des äußeren Keimblattes bemerkbar, welche His bei menschlichen Embryonen als Nasenfelder 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. 202). 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 weitere Entwicklung des Geruchsorganes, die wir allein bei den Amnioten weiter verfolgen wollen, wird vor allen Dingen dadurch charakterisiert, daß die Grübchen zur Mundhöhle in Beziehung treten. Es geschieht dies durch Umwandlungen, die zwei Modifikationen erkennen lassen; die eine wird bei den Sauropsiden (Reptilien und Vögeln), die andere bei den Säugetieren und dem Menschen beobachtet.

Bei den Sauropsiden, für welche der Hühnerembryo als Beispiel gewählt ist, verlängert sich jedes Grübchen nach abwärts in eine Rinne, die bald den oberen Mundrand erreicht und, indem sie auch diesen

durchschneidet, an der Decke der Mundhöhle zur Ausmündung gelangt (Fig. 353 u. 354). Nasengrube und Nasenfurche werden hierauf bei älteren Embryonen tiefer, indem ihre Ränder nach außen wulstartig vorspringen und die sogenannten inneren und äußeren Nasenfortsätze darstellen. Die beiden inneren Nasenfortsätze bilden zusammen eine breite, später schmaler werdende Scheidewand zwischen beiden Geruchsgruben und begrenzen die Mitte der Mundhöhle von oben. Die äußeren Nasenfortsätze (von His auch die seitlichen Stirnfortsätze genannt) treten jederseits als Wulst zwischen Auge und Geruchsorgan hervor 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 schon früher (S. 331) besprochene, vom Auge in schräger Richtung herkommende Tränenrinne abgegrenzt werden. —

Das nächste Stadium, etwa nach 4—6 tägiger Bebrütung, zeigt uns das Geruchsorgan in zwei Kanäle umgewandelt, welche durch Verwachsung der Ränder der beiden Rinnen, besonders des stärker nach

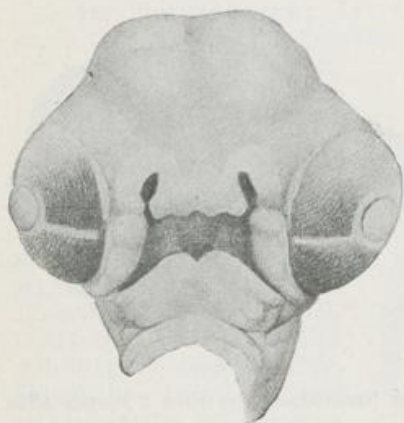


Fig. 353.

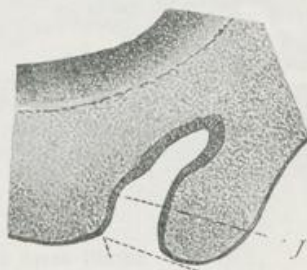


Fig. 354.

Fig. 353. Kopf eines Hühner-Embryo von 130 Stunden. Nach KEIBEL. 10:1.
Fig. 354. Schnitt durch die Riechgrube eines Hühner-Embryo von 5,6 mm Kopf-
länge. Nach COHN.
g Grenze zwischen Sinnes- und äußerem Epithel, J JACOBSONSches Organ.

außen hervortretenden inneren Nasenfortsatzes mit dem medial sich vorschiebbenden Oberkieferfortsatz entstanden sind. Die beiden Kanäle besitzen zwei Öffnungen, das äußere und das innere Nasenloch. Die beiden äußeren Nasenlöcher liegen nur wenig oberhalb des Mundrandes, die inneren an der Decke der primitiven Mundhöhle, daher sie auch primitive Gaumenspalten oder Choanen genannt werden. Sie sind weit nach vorn gelagert; anfangs sind sie rundlich, später verlängern sie sich und stellen einen von vorn nach hinten verlaufenden Spalt dar.

In etwas modifizierter Weise geht die Entwicklung des Geruchsorgans bei den Säugetieren und beim Menschen (Fig. 338) vor sich. Die Abweichung besteht hier, kurz gesagt, darin, daß sich zwischen den auf dem Stirnfortsatz gelegenen Riechgrübchen und der Mundöffnung keine offene Nasenrinne ausbildet in der Weise, wie es beim Huhn beobachtet wurde. An ihrer Statt entsteht eine in das Mesenchym einschneidende Epithelleiste, welche den inneren von dem äußeren Nasenfortsatz und dem Oberkieferfortsatz trennt. Späterhin höhlt

sich die Epithellamelle in ihrer Tiefe, vom Riechsäckchen beginnend, aus; so entsteht ein tiefer Blindsack, welcher mit seinem Grunde bis nahe an das Epithel des Mundhöhlendaches reicht und von ihm längere Zeit durch eine erst dickere, zuletzt sich sehr verdünnende, epitheliale Verschlußplatte (HOCHSTETTERS Membrana buconasalis, Fig. 355 *mbn*) getrennt ist. Nach dem Mundrand zu bleibt die an Stelle der Nasenrinne getretene Epithelleiste immer geschlossen, infolgedessen innerer Nasen- und Oberkieferfortsatz (Fig. 338) jederzeit in unmittelbarer Berührung miteinander gefunden werden, während in der Tiefe hinter ihnen der Blindsack des Geruchsorgans bis zur Decke der Mundhöhle herabreicht. Zwischen beiden Fortsätzen kommt es schließlich zu einer festen Verwachsung dadurch, daß das angrenzende Mesenchym die Epithelleiste durchbricht und auflöst. Durch Einreißen der Membrana bucco-nasalis wird der Nasenblindsack zum Kanal umgewandelt. Wir erhalten dann einen Befund, wie ihn das von PETER angefertigte Modell

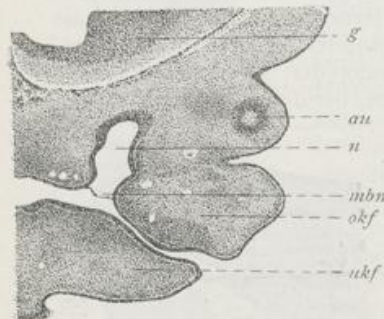


Fig. 355.

Fig. 355. Schnitt durch das Ende des Nasenblindsackes eines 2 Monate alten menschlichen Embryo. Nach PETER.

au Auge, *g* Gehirn, *n* Nasenhöhle, *mbn* Membrana bucco-nasalis, *okf*, *ukf* Ober- und Unterkieferfortsatz.

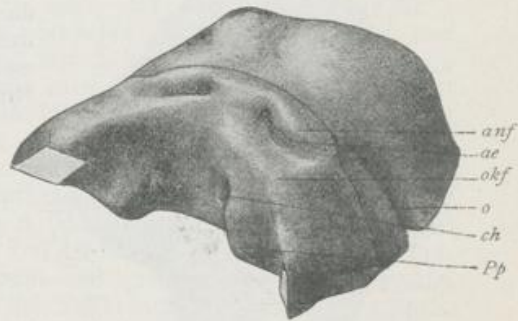


Fig. 356.

Fig. 356. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryo von 15 mm Länge. Nach PETER.

ae Äußeres Nasenloch, *ch* primitive Choane, *o* Auge, *anf*, *okf* äußerer Nasen- und Oberkieferfortsatz, *pp* Processus palatinus.

(Fig. 356) vom Vorderkopf eines menschlichen Embryo darbietet. Dicht über dem oberen Mundrand, an welchem noch jede Andeutung von Lippenbildung fehlt, liegen die äußeren Nasenlöcher (*ae*), weit vorn an der Decke der Mundhöhle die primitiven Choanen (*ch*), durch einen breiten Zwischenraum getrennt. Die Gegend zwischen und vor ihnen wird als primitiver Gaumen bezeichnet.

Indem sich das Geruchsorgan bei allen durch Lungen atmenden Wirbeltieren zu einem in die Mundhöhle führenden Kanal umbildet, hat es noch eine zweite Funktion 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 Atmungsapparat geworden. Die Übernahme 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 Maße zu vergrößern beginnt. Die Oberflächenvergrößerung be-

trifft nun aber nicht das Sinnesepithel, in welchem der Riechnerv austrahlt, sondern die gewöhnliche, mit Flimmerzellen versehene Schleimhaut. Sie hängt daher auch weniger mit einer Verbesserung des Geruchsinnes als mit der Nebenleistung beim Atmungsprozeß zusammen. Durch Vergrößerung der weichen, mit Blutgefäßen reichlich versehenen Schleimhautflächen soll die an ihnen vorbeistreichende Luft erwärmt und von Staubteilen, 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 verhältnismäßig klein und ist beim Menschen auf die Gegend der oberen Muschel und auf einen Teil der Nasenscheidewand beschränkt. Die *Regio respiratoria* dagegen bedingt die gewaltigen Dimensionen, welche das Geruchsorgan bei den höheren Wirbeltieren 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 Prozeß beginnt beim Menschen gegen das Ende des 2. Monats. Es bildet sich dann an der Innenfläche der Oberkieferfortsätze (Fig. 357) 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

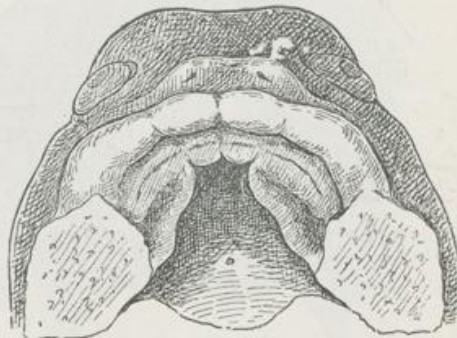


Fig. 357. Mundhöhlendecke eines menschlichen Embryo mit Anlage der Gaumenfortsätze. 10fach vergrößert. Nach His.

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 Teile von vorn nach hinten untereinander zu verschmelzen. Stadien dieses Vorgangs werden durch die Fig. 358 bis 360 veranschaulicht. Fig. 358 zeigt uns das Stadium, auf welchem vom Oberkieferfortsatz die Gaumenplatten (*Pp*) schon unter den unteren Rand der Nasenscheidewand vorgedrungen sind. Mund- und Nasenhöhlen hängen nur noch durch eine sehr enge Gaumenplatte zusammen. In Fig. 359 hat die Verschmelzung begonnen. Die sich berührenden Epithelflächen sind in einer Naht (*gn*) verwachsen, welche auf dem Querschnitt die Form eines Y oder T hat. Ganz beendet ist die Verwachsung erst in der Fig. 360, in welcher die epitheliale Nahtfläche

spurlos verschwunden und durch das angrenzende Mesenchym gewissermaßen resorbiert worden ist.

Auf diese Weise ist die primitive Mundhöhle in zwei übereinander gelegene Etagen getrennt worden. Die obere Abteilung gesellt sich zum Geruchsorgan hinzu, zu dessen Vergrößerung sie beiträgt; sie wird von dem Raum, der aus dem ursprünglichen Geruchsgrübchen entstanden ist, von dem Geruchslabyrinth, als Nasenrachengang unterschieden. Dieser mündet nach hinten durch die Choanen in die Rachenhöhle. Die untere Abteilung wird zur sekundären 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. 358), erhält sich

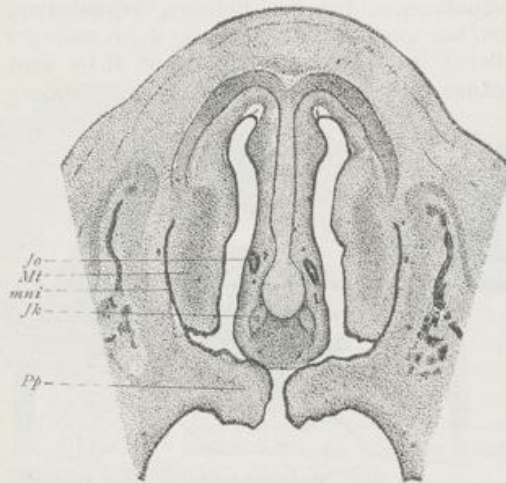


Fig. 358.

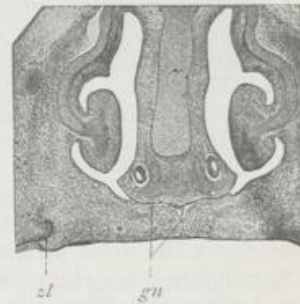


Fig. 359.

Fig. 358. Schnitt durch das Geruchsorgan eines menschlichen Embryo von 28 mm Länge. Nach PETER.

Jo JACOBSONSches Organ, Jk JACOBSONScher Knorpel, mni Meatus narium inf., Mt Maxilla turbinalis, Pp Processus palatinus.

Fig. 359. Querschnitt durch den Kopf eines Schweine-Embryo, an dem die epitheliale Gaumennaht gut ausgeprägt ist. Nach HERTWIG.

gn Gaumennaht, zl Zahnleiste.

bei den meisten Säugetieren ein kleiner Teil offen und stellt den Nasengaugang oder den STENSONSchen Gang dar. Durch ihn kann man mit einer Sonde aus der Nasenhöhle in die Mundhöhle gelangen. Beim Menschen schließt sich der STENSONSche 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 STENSONSche Gänge vorhanden sind, finden sich in ihrer Nähe die JACOBSONSchen Organe. Es sind Bildungen, welche bei den Embryonen aller Amnioten frühzeitig angelegt werden, und zwar als kleine Ausstülpungen an der medianen Wand des Riechsäckchens (Fig. 354 J). Beim Menschen (Fig. 358 Jo) wandeln sie sich in einen feinen Schlauch um, 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 Säugetieren ist das Organ viel besser entwickelt (Fig. 360 *J*); es wird von einer besonderen Knorpelkapsel (JACOBSONscher 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 STENSONSchen Kanals ein, der sich hier als Verbindung von Nasen- und Mundhöhle offen erhält. Auch bei menschlichen Embryonen finden sich JACOBSONSche 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 ent-

wickeln sich bei den Säugetieren (Fig. 360 *m*) und beim Menschen an der Seitenwand der Nasenhöhlen, verlaufen parallel zueinander von vorn nach hinten, wachsen mit ihrem freien Rande nach abwärts und werden wegen der Form, welche sie annehmen, als die drei Nasenmuschel bezeichnet. Von der knorpeligen Schädelkapsel erhalten sie beim Menschen schon im 2. Monat eine Stütze, welche später verknöchert. Bei manchen Säugetieren gewinnen die Muschel eine komplizierte Gestalt, indem sich auf der ersten Falte noch zahlreiche sekundäre und tertiäre, kleinere Falten anlegen, welche sich in eigentümlicher Weise zusammenkrümmen und einrollen. Wegen dieser komplizierteren, durch die Muschelbildung hervorgerufenen Gestaltung hat das Riechsäckchen auch den Namen des Geruchslabyrinths erhalten.

Drittens endlich vergrößert sich die Nasenschleimhaut dadurch, daß sie Aussackungen bildet, welche teils in die knorpelige Ethmoidalregion der Schädelkapsel, teils 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 die Sinus frontales, welche aber erst ihre volle Größe zur Zeit der Geschlechtsreife erlangen. Bei manchen

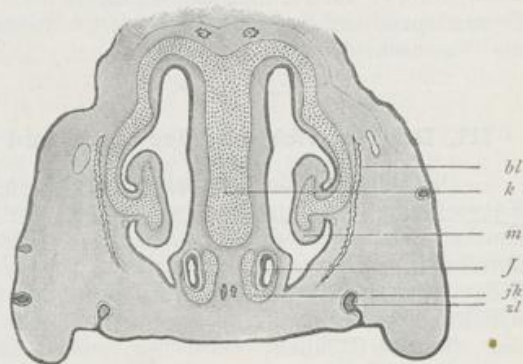


Fig. 360. Querschnitt durch den Kopf eines Schweine-Embryo von 5 cm Steiß-Scheitellänge. Nach HERTWIG.

k knorpelige Nasenscheidewand, *m* Nasenmuschel, *J* JACOBSONSches Organ mit *jk* JACOBSONSchem Knorpel, *zl* Zahnleiste, *bl* Belegknochen.

Säugetieren findet die Vergrößerung der Nasenhöhle sogar noch weiter nach rückwärts bis in den Körper des Hinterhauptbeins statt (Sinus occipitalis). Dadurch, daß die Nebenhöhlen der Nase Knochensubstanz verdrängen, tragen sie natürlich auch zur Verringerung des Gewichts des Kopfskeletts bei.

Bei Besprechung der Geruchsorgane wäre jetzt auch noch der Entstehung der äußeren Nase mit wenigen Worten zu gedenken. Die Nase entwickelt sich aus dem Stirnfortsatz und den als Nasenfortsätzen unterschiedenen Teilen (Fig. 202, 338, 357) dadurch, daß diese sich aus dem Niveau ihrer Umgebung immer mehr erheben. Anfangs breit und plump, wird sie 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 in den zwei ersten Monaten der Entwicklung sehr dünn und besteht nur aus zwei einfachen Lagen von Epithelzellen. Von diesen zeigt die oberflächliche Lage abgeplattete, durchsichtige, hexagonale Elemente, die tiefe Lage dagegen kubische Zellen, so daß hierin schon eine Sonderung in eine Horn- und eine Keimschicht (Rete Malpighii) angedeutet ist. Bei manchen Säugetieren löst sich die oberflächliche verhornte Schicht im Zusammenhang ab und stellt dann um den ganzen Embryo eine Zeitlang eine Art von Hülle dar, welche die hervorsprossenden Haare bedeckt und daher Epitrichium oder Periderm (KRAUSE) 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 Maße an der Oberfläche statt, während der Verlust durch Teilungsprozesse in der Keimschicht und durch Umwandlung der Teilprodukte in verhornte Zellen wieder ersetzt wird. Infolgedessen 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 Überzug. Abgelöste Partien hiervon geraten in das Fruchtwasser und trüben es. Endlich können sie vom Embryo ebenso wie einzelne abgelöste Wollhaare mit dem Fruchtwasser verschluckt und so zu einem Bestandteil des Kindspeches werden, das sich allmählich im Darmkanal anhäuft.

Gegen Ende des embryonalen Lebens werden in der Epidermis die einzelnen Schichten, welche in der Histologie des Erwachsenen in ihr unterschieden werden, als ein Stratum cylindricum, spinosum, granulosum und corneum deutlich ausgeprägt.

*Abschuppung of
Hornung in Rete
M. H.*

Die Epidermis macht nur einen Bestandteil der Haut des Erwachsenen oder des Integuments aus; den anderen, an Masse überwiegenden Teil, die **Lederhaut** oder das **Corium**, liefert das Zwischenblatt oder Mesenchym. Es stammt in dieser Gegend, wie schon früher (S. 123) erwähnt wurde, von der Wand der Rückensegmente ab, welche der Epidermis zugekehrt ist und als Cutisplatte (RABL) unterschieden wird. 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, strukturlose Grenzmembran (Basalmembran) mit glatter Fläche, wie es bei niederen Wirbeltieren dauernd der Fall ist, gegen die Oberhaut abgesetzt. Im 3. Monat sondert es sich in die eigentliche Lederhaut und in das locker werdende Unterhautbindegewebe, in welchem sich bald auch einige Fetttrübchen entwickeln. Diese 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 Kontur 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 Wirbeltiere infolge ähnlicher Prozesse, wie sie vom Darmkanal beschrieben worden sind. Die Epidermis vergrößert ihre Oberfläche nach außen durch Bildung von Fortsätzen, nach innen durch Einstülpungen. Indem die aus- und eingestülpten Teile dabei auch ihre histologische Eigenschaften in mannigfaltiger Weise verändern, entsteht eine große Anzahl verschiedenartiger Organe, welche in den einzelnen Wirbeltierklassen in ungleicher Weise entwickelt sind und so in erster Linie ihr äußeres Aussehen bestimmen. Als Fortsätze nach außen entstehen die Hautzähne und Schuppen, die Federn, Haare und Nägel, als Einstülpungen dagegen die Schweiß-, Talg- und Milchdrüsen. Wir werden uns hier nur mit der Entwicklung der aus der Haut sich bildenden Organe bei den Säugetieren, also mit der Entwicklung der Haare, der Nägel und der Drüsen, beschäftigen.

1. **Die Haare.** Die Anlage der Haare beginnt beim Menschen am Ende des 2. embryonalen Monats an einzelnen Stellen (zuerst in der Gegend der Augenbrauen, der Oberlippe und des Kinnes). Das allgemeine Haarkleid entwickelt sich erst vom Anfang des 4. Monats an (PINKUS).

Die gewöhnliche Entwicklungsweise der Haare ist die vom Menschen bekannte (STÖHR, STIEDA u. a.). Es wuchern an einzelnen Stellen die Zellen des Stratum cylindricum und bilden kleine, solide Knötchen, die Haarkeime (Fig. 361). Dieselben wachsen unter lebhafter Vermehrung der Epithelzellen in schräger Richtung in die unterliegende

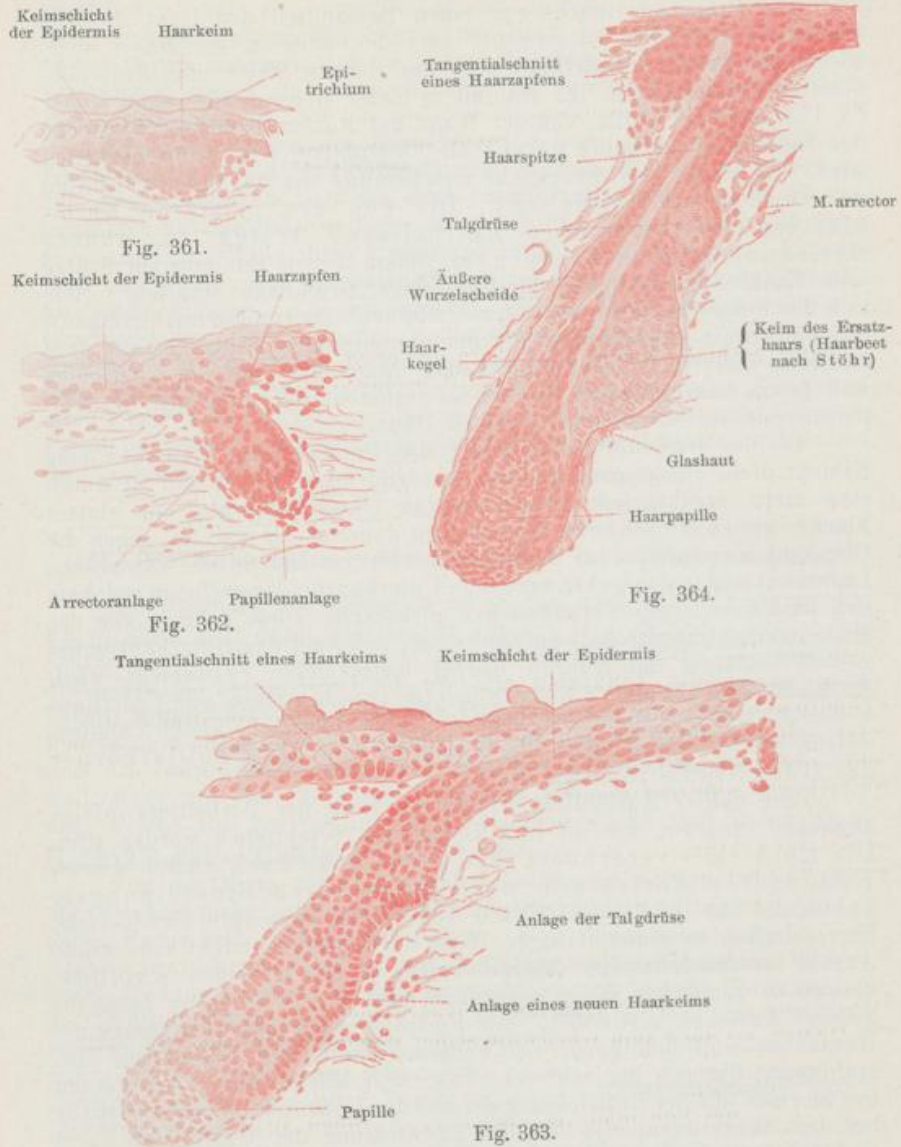


Fig. 361—364. Vier Stadien von der Entwicklung der Haare eines menschlichen Fötus. Nach STÖHR.

Fig. 361. Senkrechter Schnitt durch die erste Anlage des Haarkeims in der Rücken-haut eines 5 monatigen menschlichen Fötus. 230 mal vergr. Nach STÖHR.

Fig. 362. Senkrechter Schnitt durch ein etwas älteres Stadium eines Haarkeims in der Rücken-haut eines 5 monatigen menschlichen Fötus. 230 mal vergr. Nach STÖHR.

Fig. 363. Längsschnitt durch einen älteren Haarzapfen, an dem sich die Haar-papille zu entwickeln beginnt, aus der Gesäß-haut eines 5 monatigen Fötus. 230 mal vergr. Nach STÖHR.

Fig. 364. Längsschnitt durch einen Haarzapfen, in dem sich das Haar über der Papille zu differenzieren beginnt, aus der Rücken-haut eines 5½ monatigen menschlichen Fötus. 230 mal vergr. Nach STÖHR.

Lederhaut hinein und werden zu den Haarzapfen (Fig. 362). Wenn diese sich darauf noch weiter verlängert haben, läßt sich an ihrem blinden Ende ein ähnlicher Vorgang wie bei der Entstehung der Zähne beobachten. Am Grunde des Epithelzapfens geraten die Zellen der angrenzenden Lederhaut in Wucherung (Fig. 363) und liefern ein zellenreiches Knötchen, das in das Epithelgewebe hineindringt. Es ist die Anlage der bindegewebigen und schon früh mit einer Gefäßschlinge versehenen Haarpapille (Fig. 364). Um den ganzen in die Tiefe gesenkten Haarkeim ordnen sich später die umgebenden Teile der Lederhaut immer deutlicher zu besonderen, teils longitudinal, teils zirkulär verlaufenden Faserzügen an und stellen eine besondere, mit Blutgefäßnetzen versehene Hülle, den Haarbalg, dar.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung sondert sich der zapfenförmige Haarkeim in drei Teile, 1. in das erste Haarspitzchen, 2. in das Keimlager oder die Matrix für das Längenwachstum des Haares und 3. in die Wurzelscheiden desselben (Fig. 364). Das Haarspitzchen entsteht aus einem Strang zentral gelegener Zellen, die in einiger Entfernung von der Papille eine spindelige Form annehmen, sich zu einem kleinen Kegel vereinen und in platte Hornschüppchen umgewandelt werden. Das Keimlager oder die Matrix wird von den Zellen geliefert, welche sich am Grund des Haarzapfens befinden und die Papille unmittelbar überziehen. In Lehrbüchern der Histologie wird es gewöhnlich als Bulbus oder Zwiebel des Haares aufgeführt. Es dient zum Längenwachstum des Haares. Denn in seinem Bereich bleiben die Zellen, solange das Haar wächst, protoplasmatisch und vermehren sich durch häufig wiederholte Teilungen, wie die Epidermiszellen im Stratum cylindricum. Ein Teil von ihnen, der von der Papille abgedrängt wird, setzt sich von unten an den zuerst gebildeten Abschnitt des Haares an und dient zu seinem Längenwachstum, indem die Epithelzellen Spindelform annehmen und verhornen.

Das auf der Papille sich entwickelnde Haar liegt anfangs ganz in der Haut verborgen und wird ringsum von den oberflächlichen Epithelzellen des Zapfens umhüllt. Aus dieser Umhüllung leiten sich die äußere und die innere Wurzelscheide her (Fig. 364). Von ihnen besteht die äußere aus kleinen, protoplasmatischen Zellen und geht nach außen in das Stratum cylindricum der Epidermis und am entgegengesetzten Ende in das Keimlager des Haares auf der Papille kontinuierlich über. Das Keimlager oder die Haarmatrix trägt daher sowohl zum Wachstum des Haares, als auch zum Wachstum seiner Wurzelscheiden bei (Fig. 364). In der inneren Wurzelscheide nehmen die Zellen eine abgeplattete Form an und verhornen.

Infolge des von dem Keimlager ausgehenden Wachstums werden die jungen Haare allmählich nach der Oberfläche der Epidermis zu emporgeschoben, beginnen beim Menschen am Ende des 5. Monats nach außen hervorzubrechen und liefern schon an manchen Stellen der Haut, wie namentlich am Kopf, einen ziemlich dichten Überzug. Wegen ihrer geringeren Größe und Feinheit, und da sie nach der Geburt bald ausfallen, 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 Prozeß. Die ausfallenden Haare geraten dann in das Amnionwasser, und indem sie mit diesem vom Embryo verschluckt

werden, machen sie einen Bestandteil des im Darmkanal sich ansammelnden 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 Säugetieren zeigt das Ausfallen und die Neubildung der Haare eine gewisse Periodizität, 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 Keimlagers eingeleitet. Der Vermehrungsprozeß der Epithelzellen, durch welchen die Anbildung neuer Hornsubstanz geschieht, hört auf; das nicht weiter wachsende Haar löst sich von seinem Mutterboden ab und nimmt an seinem unteren Ende eine kolbige Beschaffenheit an, daher es jetzt als Kolbenhaar bezeichnet wird (Fig. 365); im Haarbalg wird es aber noch durch die fest anschließenden Wurzelscheiden zurückgehalten, bis es gewaltsam herausgerissen oder durch das an seine Stelle tretende Ersatzhaar nach außen herausgedrängt wird.

Über die Entwicklungsweise der Ersatzhaare bestehen zurzeit noch verschiedene Meinungen. Die meisten Forscher lassen sich das Ersatzhaar auf derselben Papille (Fig. 365 *pa*) bilden, von welcher sich das Kolbenhaar (*kh*) abgelöst hat. Die durch das Emporrücken des letzteren leer gewordenen Wurzelscheiden (*w*) schließen sich zu einem Zellstrang zusammen; sie stellen über der alten Papille gewissermaßen einen neuen epithelialen Haarkeim dar, dessen über der Papille (*pa*) gelegene Zellen nach einiger Zeit wieder zu wuchern beginnen und ein gleichsam verjüngtes Keimlager liefern. Durch ihre Tätigkeit entwickelt sich das Ersatzhaar in der oben für das primäre embryonale Haar beschriebenen Weise; es wächst allmählich von der Tiefe zur Oberfläche empor und schiebt dabei das Kolbenhaar so lange vor sich her, bis es ausfällt und dem neuen Gebilde Platz macht.

Nach einer zweiten Ansicht, für welche STIEDA in einer soeben erschienenen Untersuchung warm eingetreten ist, und welche ich gleichfalls für gut begründet halte, dient die Papille des ausfallenden Haares niemals zur Produktion eines neuen, sondern sie atrophiert mit dem sie überziehenden Keimlager. Ihre Atrophie ist wahrscheinlich überhaupt die Ursache oder der erste Anstoß zum Haarausfall.

Die Entwicklung einer neuen Papille erfolgt in einer doppelten Weise. 1. Bei der ersten Haargeneration, die beim Embryo angelegt wird, oder bei den Primärhaaren, läßt sich die Stelle, von der die Bildung eines Ersatzhaares ihren Ausgang nehmen wird, schon sehr frühzeitig erkennen. Schon an den kolbenförmigen Haarkeimen, die in den Fig. 363 u. 364 abgebildet sind, markieren sich zwei Wülste, die durch lokale regere Vermehrung der Epithelzellen entstanden sind. Der obere ist die Anlage der Talgdrüse, deren Entwicklung auf einer der nächsten Seiten beschrieben wird; der untere Wulst ist als Haarheef (STÖHR) bezeichnet (Fig. 363 u. 364) worden; nach STIEDA und anderen bedeutet er die Stelle, die später zum Keim des sekundären Haares auswächst und eine bindegewebige Papille erhält, über welcher sich wieder ein kleiner Haarkegel bildet. 2. Bei allen späteren Haargenerationen entsteht kein sogenanntes Haarheef, sondern es wächst

der neue Haarkeim, wie es STIEDA darstellt, unmittelbar aus dem Keimlager hervor, das unter dem ausfallenden Kolbenhaar liegt (Fig. 365), und erhält eine neue Papille. Während seiner Bildung wird das von der atrophierten Papille abgetrennte Kolbenhaar „durch Verkürzung des unteren Abschnittes des Haarbalges bis in die Gegend der Talgdrüse gerückt“ (STIEDA).

2. Die Nägel. Ein zweites, durch Verhornung der Oberhaut entstehendes Organ ist der Nagel, welcher in vergleichend-anatomischer Hinsicht den Krallen- und Hufbildungen anderer Säugetiere 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. Infolge der Wucherungen entstehen aus lockeren Epidermiszellen zusammengesetzte, krallenartige Ansätze, die als Vorläufer der Nägel oder als Urnägel (HENSEN) 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 Zylinderzellen, welche dem Rete Malpighii entspricht, aus einer zwei- bis dreifachen Lage polygonaler Stachelzellen und aus einer Hornschicht. Der so durch eine Einsenkung und durch veränderte Beschaffenheit der Zellen markierte Bezirk heißt der primäre Nagelgrund (ZANDER); er nimmt am Endglied einen größeren Teil des Rückens, aber auch eine kleinere, ventrale Fläche ein. Was nun die näheren Vorgänge der Entwicklung der Nagelplatte betrifft, so legt MINOR, gestützt auf Untersuchungen von BOWEN, ein besonderes Gewicht darauf, daß der Nagel einen modifizierten Teil 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 entwickeln sich ein „Stratum lucidum, welches zuerst im distalen Teil des Nagelfeldes erscheint, sich von hier aus proximalwärts ausbreitet und zu allererst an der Nagelwurzel auftritt; auch hier geht der Bildung des Stratum lucidum eine Ablagerung von Körnchen

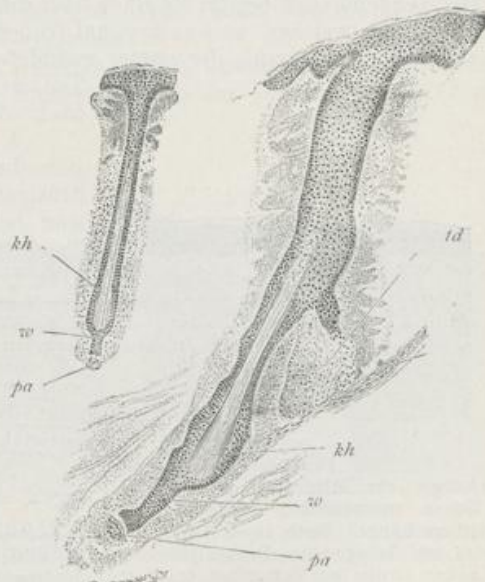


Fig. 365. Bildung der Ersatzhaare an einem senkrechten Durchschnitt der dichtbehaarten Kopfhaut eines erwachsenen Mannes. Nach Stöhr. 40 mal vergr.

kh Kolbenhaar, pa Papille des Ersatzhaares, td Talgdrüse, w neugebildeter Haarkeim mit neuer Papille für das Ersatzhaar.

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 Eleidin-körnchen in Hornsubstanz umwandeln. Bei ihrer ersten Anlage ist die Nagelplatte noch von einem Eponychium, welches dem Epitrichium 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 Überzuges, an ihrer weißen Farbe gegenüber der rötlichen oder dunkelroten 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. Bei Neugeborenen besitzt sie einen über die Fingerbeere weit vorspringenden Rand, welcher, weil embryonal früher angelegt, sowohl viel dünner als auch schmaler als der später gebildete, auf dem Nagelbett ruhende

Teil ist. Der Randteil wird daher nach der Geburt bald abgestoßen.

3. Die Drüsen der Haut. Die sich durch Einstülpung anlegenden, drüsigen Bildungen des Hornblattes sind beim Menschen 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 weiterentwickeln.

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

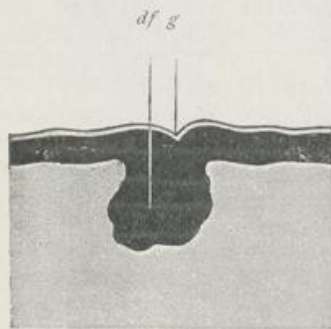


Fig. 366. Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse eines weiblichen menschlichen Embryo von 10 cm Länge. Nach Huss.

df Anlage des Drüsenfeldes, g kleine Grube auf demselben.

sie eine kleine Höhlung im Innern, winden sich infolge vermehrten Längenwachstums und krümmen sich namentlich an ihrem Ende ein, womit die erste Anlage des Knäuels gegeben ist.

schleim Die Talgdrüsen gehören dem alveolären Typus an. Sie entwickeln sich entweder direkt von der Epidermis aus, wie z. B. am roten Lippenrand, an der Vorhaut und an der Eichel des Penis, oder sie stehen in engem Zusammenhang mit den Haaren, was das gewöhnliche Verhältnis 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. 363, 364, 365 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 Kanäle gelegenen Zellen verfallen, zerfallen und als Sekret nach außen entleert werden.

Von größerem Interesse ist die Entwicklung der Milchdrüsen, welche umfangreichere und mit einer wichtigen Funktion betraute, der Klasse der Säugetiere eigentümliche Organe sind. An die Spitze

Schweiß- und Ohrschmalzdrüsen

sc

der Betrachtung stelle ich gleich den für die weitere Beurteilung 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 Drüsenkomplex 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. 366) beobachtet worden. Entstanden ist sie besonders durch eine Wucherung der Keimschicht, welche sich als halbkugeliger Höcker (*df*) in die Lederhaut eingesenkt hat. Aber auch in der Hornschicht gehen später Veränderungen vor sich, indem sie sich verdickt und als Hornpfropf in die Wucherung der Keimschicht hineinragt. Gewöhnlich findet sich auf der Mitte der ganzen Epithelanlage eine kleine Grube (*g*). Auf diese Weise 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.

Bei älteren Embryonen hat sich die als linsenförmige Verdickung erscheinende Wucherung der Epidermis nach der Peripherie vergrößert und dabei abgeflacht (Fig. 367*df*). Nach außen wird sie zugleich schärfer abgegrenzt dadurch, daß sich die Lederhaut verdickt und sich zu einem Wall (Cutiswall *dw*) nach außen erhebt.

Der ganzen Anlage, welche jetzt eine flache Einsenkung (*df*) der Haut darstellt, ist der Name Drüsenfeld gegeben worden. Es wachsen nämlich frühzeitig aus dem Rete Malpighii des Drüsenfeldes solide Sprossen (*dg*) in die Lederhaut hinein, in ähnlicher Weise, wie an anderen Stellen der Epidermis die Talg- und Schweißdrüsen 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.

Der Name Drüsenfeld ist ein recht passend gewählter, weil er an die ursprünglichen Verhältnisse der Monotremen eine Anknüpfung bietet. Bei diesen Tieren nämlich findet man nicht, wie bei den höher entwickelten Säugetieren, einen schärfer gesonderten, einheitlichen Milchdrüsenkomplex, sondern anstatt dessen eine etwas vertiefte, sogar mit kleinen Haaren versehene Hautstrecke, auf welcher einzelne kleine Drüsen verteilt sind, deren Sekret von den sehr unreif geborenen Jungen mit der Zunge aufgeleckt wird. Bei den übrigen Säugetieren dagegen

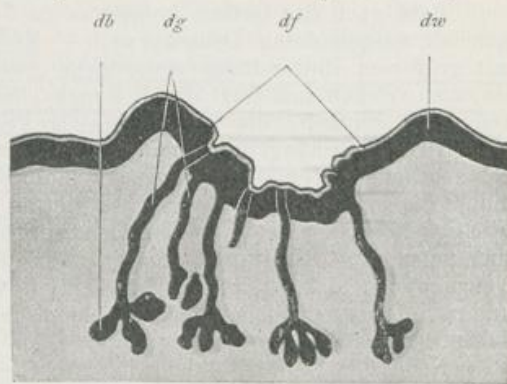


Fig. 367. Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse von einem menschlichen weiblichen Embryo von 32 cm Länge. Nach Hüss.
df Drüsenfeld, *dw* Drüsenwall, *dg* Drüsenausführungsgang, *db* Drüsenbläschen.

größtenteils durch
15-22 Drüsenknospen
ausgehen

knospen
ausgehen

Handwritten mark

werden die vereinzelt auf dem Drüsenfeld ausmündenden Drüsen zu einem einheitlichen Apparat verbunden: es entwickelt sich eine Einrichtung, die zum besseren Säugen der Jungen dient, nämlich eine Papille oder Zitze, welche alle Drüsenausführgänge in sich einschließt und vom Mund des gesäugt werdenden Tieres umfaßt wird. Beim Menschen beginnt ihre Entwicklung schon vor der Geburt (OSKAR SCHULTZE). Das vom Cutiswall umsäumte Drüsenfeld, das 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 infolge größeren Blutgefäßreichtums und wegen der dünneren Beschaffenheit seiner Epidermis durch eine mehr rötliche Färbung unterschieden. Dann erhebt sich während des 1. Lebensjahres die Mitte des Drüsenfeldes mit den daselbst dicht beieinander 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 Blutandrang 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 Drüsengänge um diese Zeit eine Höhlung gewinnen, indem die zentral gelegenen Zellen verfetten, sich auflösen und, in einer Flüssigkeit suspendiert, nach außen entleert werden. Nach Untersuchungen von BARFURTH dagegen wäre die sogenannte Hexenmilch Neugeborener das Produkt einer echten, vorübergehenden Sekretion und nach ihren morphologischen wie chemischen Bestandteilen 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 Zylinderepithel ausgekleideten Drüsenbläschen (Alveoli) bedecken. Gleichzeitig entwickeln sich in dem Bindegewebe zwischen den einzelnen Drüsenläppchen reichliche Inseln von Fettzellen. Infolgedessen schwillt die Gegend, an welcher sich der Milchdrüsenkomplex angelegt hat, zu einem mehr oder minder weit nach außen hervortretenden Hügel (der Mamma) an.

Repetitorium zu Kapitel XI.

I. Entwicklung des Zentralnervensystems. 1. Das Zentralnervensystem entwickelt sich aus dem zur Medullarplatte verdickten Bezirk des äußeren Keimblattes, der sich zum Medullarrohr zusammenfaltet (Medullarfalte, 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 Kommissuren der Rückenmarkshälften werden.

3. Ursprünglich füllt das Rückenmark den ganzen Wirbelkanal aus, wächst aber langsamer als dieser und endet daher später am zweiten Lendenwirbel. (Schräger Verlauf der Lenden- und Sacralnerven.)

4. Der Teil des Nervenrohrs, welcher zum Gehirn wird, gliedert sich in die drei primären Hirnblasen (primäres Vorderhirnbläschen [Prosencephalon], Mittelhirnbläschen [Mesencephalon], Hinterhirnbläschen [Rhombencephalon]).

5. Das primäre Vorderhirnbläschen, aus dessen Seitenwandungen sich die Augenblasen ausstülpfen, sondert sich weiter in die Anlage des Großhirns (Telencephalon) und des Zwischenhirns (Diencephalon).

6. Das Hinterhirnbläschen zerfällt durch Einschnürung in die Anlage von Kleinhirn (Epencephalon) und von verlängertem Mark (Myelencephalon).

7. Die gerade Achse, welche die drei primären Hirnbläschen untereinander ursprünglich verbindet, erfährt später an einzelnen Stellen starke Krümmungen, in deren Folge die Bläschen sich gegeneinander verschieben (Kopfbeuge, Brückenbeuge, Nackenbeuge). Der Kopf- und Nackenbeuge entsprechen an der Oberfläche der Embryonen der Kopf- und Scheitelhöcker und der Nackenhöcker.

8. Bei der Umwandlung der Bläschen finden folgende Prozesse 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 Wachstum die übrigen (Zwischen-, Mittel-, Nachhirn).

9. Von den Hohlräumen der Bläschen leiten sich die vier Hirnkammern und die SYLVISCHE 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 Hirnteile und wachsen von oben und von der Seite als Hirnmantel über den anderen Abschnitt des Hirnrohrs 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 gleichwertig, sondern, wie die Augenblasen und der Sehnerv, ein besonderer, durch Ausstülpung aus dem Stirnlappen der Großhirnhemisphären entstandener Hirnteil (Riechlappen, Lobus olfactorius mit Bulbus und Tractus olfactorius). (Mächtige Entwicklung des Riechlappens bei niederen Wirbeltieren [Haien], Verkümmern beim Menschen.)

II. Entwicklung des peripheren und des 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 Rückensegments zu einem Ganglion verdickt.

3. Die sympathischen Ganglien des Grenzstranges sind wahrscheinlich abgeschnürte Teile der Spinalknoten.

4. Über die Entwicklung der peripheren Nervenfasern bestehen zwei verschiedene Hypothesen: 1. Die peripheren Nervenfasern wachsen aus dem Zentralnervensystem hervor und verbinden sich erst sekundär mit ihrem peripheren Endapparat. 2. Die Anlagen des peripheren Endapparats (Muskeln, Sinnesorgane) und das zentrale Nervensystem hängen von frühen Stadien der Entwicklung an durch Protoplasmafäden und durch Zellen, die zu Ketten aneinander gereiht sind, zusammen. Aus den Verbindungen entstehen die Nervenfasern.

III. Entwicklung des Auges. 1. Die seitlichen Wandungen der primären Vorderhirnblasen stülpen sich zu den Augenblasen aus.

2. Mit dem Teil 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 Teil 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 Öffnung des Bechers, welche die Linse umfaßt, und an der Augenspalte ineinander übergehen.

10. Zwischen die Linse und das dicht anliegende Hornblatt wachsen Mesenchymzellen aus der Umgebung hinein und bilden Hornhaut und DESCEMETSche 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 gesamten Augenbecher drei Bezirke als Retina, als Pars ciliaris und als Pars iridis retinae zu unterscheiden.

13. Den drei 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 Säugetieren die Tränenrinne zwischen Oberkiefer- und äußerem Nasenfortsatz zur Nasenhöhle.

17. Indem eine Epithelleiste vom Grunde der Tränenrinne in die Tiefe dringt, sich abschnürt, und aushöhlt entsteht der Tränenkanal.

18. Dadurch, daß am Augenwinkel die Epithelleiste sich teilt, entwickeln sich die beiden Tränenröhrchen.

IV. Entwicklung des Gehörganges. 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 Bindesubstanz eingebettet, aus welcher sich später die Schädelkapsel entwickelt.

3. Das Hörbläschen nimmt durch verschiedenartige Ausstülpungen seiner Wand die komplizierte Gestalt des häutigen Labyrinthes an und sondert sich in den Utriculus mit den drei halbkreisförmigen Bogenwegen, in den Sacculus mit dem Canalis reuniens und der Schnecke sowie in den Labyrinthanhang (Recessus vestibuli), durch welchen Sacculus und Utriculus noch untereinander in Verbindung bleiben.

4. Der Hörnerv und das Hörephithel, welche ursprünglich einfach sind, zerfallen, so wie sich das Bläschen in einzelne Abschnitte sondert, in mehrere Nervenäste (N. vestibuli, N. cochleae) und in mehrere Nervenendstellen (Cristae acusticae der drei Ampullen, eine Macula acustica des Utriculus und des Sacculus und das Cortische Organ).

5. Das embryonale Bindegewebe, in welches das epitheliale Hörbläschen und seine Umwandlungsprodukte eingeschlossen werden, sondert sich in drei verschiedene Teile: 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 Teil der ersten Schlundspalte (Spritzloch der Selachier) abzuleiten.

7. Aus der Verschußplatte der ersten Schlundspalte nebst angrenzenden Teilen 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 sechs Höckern, die sich zum *Tragus*, *Antitragus*, *Helix*, *Anthelix* und zu dem Ohrläppchen umgestalten.

V. Entwicklung des Geruchsorgans. | 1. Das Geruchsorgan entwickelt sich aus zwei grubenförmigen Vertiefungen des äußeren Keimblattes, welche sich in einem größeren Abstand voneinander 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 aneinander, indem sich die Nasensecheidewand verdünnt und zugleich etwas nach abwärts in die primitive Mundhöhle hineinwächst.

6. Der obere Teil der primitiven Mundhöhle wird zum Geruchsorgan zur Vergrößerung seiner *Regio respiratoria* hinzugezogen, indem von den Oberkieferfortsätzen die horizontalen Gaumenfortsätze dem unteren Rand der Nasensecheidewand 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 Teile des knorpeligen und des knöchernen Kopfskeletts (Bildung der Siebbeinzellen, der Stirn-, Keilbein- und Highmorshöhlen).

8. Am Geruchsgrübchen bildet sich frühzeitig eine besondere Vertiefung des äußeren Keimblattes als Anlage des *JACOBSONS*chen Organs mit einem besonderen Ast des Riechnerven.

9. Das *JACOBSONS*che Organ kommt entfernt von der *Regio olfactoria* an den Grund der Nasensecheidewand zu liegen.

10. Als Rest der Gaumenspalte, der ursprünglichen Verbindung zwischen Nasenhöhle und Mundhöhle, erhalten sich die *STENSONS*chen Gänge vieler Säugetiere, 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 Teils der Zellen in ein junges Haar, b) in eine lebhaft wuchernde, zwischen dem Haarschaft und der Papille gelegene Zellschicht, in die Haarmatrix, welche das Material zum Wachstum des Haares liefert, c) in die äußere und die innere Wurzelscheide.

4. Um den epithelialen Teil der Haaranlage bildet sich der Haarbalg aus dem umgebenden Bindegewebe.

5. Die Nägel des Menschen entwickeln sich aus einem Bezirk der Epidermis, der zum primären Nagelgrund modifiziert ist, durch Umwandlung des Stratum lucidum.

6. Die zuerst gebildete, dünne Nagelplatte wird eine Zeitlang noch von einer Schicht verhornter Zellen, dem Eponychium, überzogen, das im 5. Monat beim Menschen abgestoßen wird.

7. Die **Milchdrüse** ist ein Komplex alveolärer Drüsen.

8. Zuerst entsteht eine Verdickung der Keimschicht der Oberhaut und wandelt sich in das Drüsenfeld um, das später durch einen Wall von der Umgebung abgesetzt und etwas vertieft wird.

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 Teile des Lehrbuchs (S. 63) sind die Gründe angegeben worden, die es notwendig 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 Binde-substanzen als eine Gewebsfamilie auf.

Ursprünglich ist die Aufgabe des Zwischenblattes, was namentlich bei niederen Tierstämmen, wie bei den Cölenteraten, 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 den Faltenblättern als Stützlamelle mit ein; wenn die Keimblätter nach innen sich einfallen, nimmt es die sich scheidenden Teile auf, wie bei den Wirbeltieren das Nervenrohr, die quergestreiften Muskelmassen, das sekretorische Drüsenparenchym, Augenbecher und Hörbläschen, und liefert ihnen eine besondere, sich ihnen anpassende Umhüllung (Hirnhäute, Perimysium, Binde-substanz der Drüsen). Infolgedessen gestaltet sich auch das Zwischenblatt zu einem außerordentlich komplizierten Gerüste in demselben Maße um, als die Keimblätter durch Aus- und Einfaltung und Abschnürung einzelner Teile in reicher Weise gegliedert und in die verschiedensten Organe zerlegt werden. Außerdem aber gewinnt das Zwischenblatt, besonders bei den Wirbeltieren, noch durch seine eigene große Umbildungsfähigkeit einen verwickelten Bau, nämlich auf dem Wege histologischer Sonderung oder durch Gewebemetamorphose; es gibt so einer großen Reihe verschiedener Organe, den knorpeligen und knöchernen Skeletteilen, den Faszien, Aponeurosen und Sehnen, den Blutgefäßen und Lymphdrüsen usw. den Ursprung. Daher wird es hier am Platze sein, etwas näher auf das Prinzip der histologischen Differenzierung einzugehen und namentlich zu untersuchen, in welcher Weise die Entstehung gesonderter Organe im Mesenchym vor sich geht.

Die ursprünglichste und einfachste Form des Mesenchyms ist das Gallertgewebe. Nicht nur herrscht es bei niederen Tierstämmen allein vor, sondern es entwickelt sich auch bei allen Wirbeltieren zuerst aus den embryonalen Zellen des Zwischenblattes und ist hier der Vor-

läufer und die Grundlage für alle übrigen Formen der Stützsubstanz. Es bleibt bei niederen Wirbeltieren, auch wenn sie ausgewachsen sind, an manchen Orten bestehen; bei den Säugetieren 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 Tieren immer mehr zu. So führen vom Gallertgewebe die Übergangsformen des fötalen oder unreifen Bindegewebes zum reifen Bindegewebe hinüber, das fast ausschließlich aus Fasern und ihren Bildungszellen besteht. Die so neu entstandene Gewebsform ist einer sehr mannigfaltigen Verwendung im Organismus fähig, je nachdem die Fasern sich in verschiedenen Richtungen regellos durchflechten oder parallel zueinander gelagert und zu besonderen Strängen und Zügen angeordnet sind. In Verbindung mit anderen aus den Keimblättern hervorgegangenen Teilen läßt das leimgebende Bindegewebe sehr verschiedenartige Organe zustande kommen. Hier bildet es eine Grundlage für flächenartig ausgebreitete Epithellagen und erzeugt mit ihnen das aus Epidermis, Lederhaut und subkutanem 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 zu den Muskelbinden oder Faszien.

Das zweite Umwandlungsprodukt 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 abscheiden. Die durch den Verknorpelungsprozeß entstandenen Teile 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 Übernahme besonderer Funktionen geeignet. Teils dienen die Knorpel zum Offenhalten von Kanälen (Knorpel des Kehlkopfes und Bronchialbaums), teils zum Schutze lebenswichtiger Organe, um welche sie eine feste Hülle bilden (knorpelige Schädelkapsel, Labyrinthkapsel, Wirbelkanal usw.), teils zur Stütze von Fortsatzbildungen der Körperoberfläche (Extremitätenknorpel, Kiemenstrahlen usw.). Zugleich bieten sie feste Angriffspunkte für die in das Mesenchym eingebetteten Muskelmassen, von denen benachbarte Teile mit ihnen in festere Verbindung treten. Auf diese Weise ist durch histologische Metamorphose ein besonderer Skelettapparat entstanden, der in demselben Maße an Komplikation zunimmt, als er mannigfachere Beziehungen zur Muskulatur gewinnt.

Knorpel- und Bindegewebe endlich sind abermals einer histologischen Metamorphose fähig, indem sich an ihrer Stelle unter Abscheidung von Kalksalzen die letzte Form der Stützsubstanz, das Knochengewebe, entwickelt. Es gibt also Knochen, die aus einer knor-

peligen, und andere, die aus einer bindegewebigen Grundlage entstanden sind. Mit ihrem Auftreten wird der Skelettapparat bei den Wirbeltieren 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 Sonderungsprozesse, 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 Prozessen in den Geweben unbrauchbar gewordenen Stoffe, sowie die überschüssigen Säfte wieder wegzuleiten, sind in der gallertigen oder bindegewebigen Grundsubstanz Kanäle und Lücken entstanden, in welchen sich Blut und Lymphe fortbewegen. Aus diesen ersten Anfängen ist ein sehr zusammengesetzter Apparat von Organen hervorgegangen: Blutgefäße, die wieder in Arterien, Venen und Kapillaren eingeteilt werden, und Lymphgefäße. Je nach ihrem Kaliber haben sie 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 Teil der Blutbahn, durch Reichtum an Muskelzellen besonders ausgezeichnet, ist zu einem Fortbewegungsapparat der Flüssigkeit, dem Herzen, geworden. Die in dem Flüssigkeitsstrom des Körpers kreisenden Elementarteile, Blut- und Lymphzellen, bedürfen, je komplizierter der Stoffwechsel wird, um so mehr der Erneuerung. Dies führt zur Entstehung besonderer Organe, die als Brutstätten für Lymphkörperchen dienen. Im Verlauf der Lymphgefäße und Lymphspalten finden an einzelnen Stellen im Bindegewebe besonders intensive Zellenwucherungen statt. Die bindegewebige Gerüstsubstanz nimmt hier die besondere Modifikation des retikulären oder adenoiden Gewebes an. Der sich bildende Überschuß an Zellen tritt in die vorbeifließende Lymphbahn über. Je nachdem die lymphoiden Organe einen einfacheren oder einen zusammengesetzteren Bau aufweisen, werden sie als solitäre und aggregierte Follikel, als Lymphknoten und Milz unterschieden. Endlich bildet sich an sehr vielen Stellen des Zwischenblattes, wie namentlich im ganzen Verlauf des Darmkanals, glattes Muskelgewebe aus.

Nach diesem kurzen Überblick über die Differenzierungsprozesse im Zwischenblatt gehen wir zur speziellen Entwicklungsgeschichte der aus ihm hervorgehenden wichtigeren Organsysteme, 1. des Blutgefäßsystems und 2. des Skelettsystems, über.

I. Die Entwicklung des Blutgefäßsystems.

Das Gefäßsystem der Wirbeltiere 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 Wirbeltieren noch zur Anlage kommt; er wandelt sich fast ganz zum Herzen um. Das Herz ist daher nichts anderes als ein eigenartig ent-

x. unisculopsis

wickelter, mit besonders starken Muskelwandungen versehener Teil eines Hauptblutgefäßes.

A. Die Entwicklung des Herzens, des Herzbeutels und Zwerchfells.

Über die erste Anlage des Herzens wurde schon auf den Seiten 125—126 gehandelt, daher auf sie an dieser Stelle nur verwiesen wird. In der weiteren Entwicklung wollen wir zwei Stadien unterscheiden, ein erstes Stadium, in welchem das Herz noch einen einfachen Schlauch darstellt, und ein zweites Stadium, in welchem der Schlauch in Kammern und Vorhöfe zerlegt wird.

1. Erstes Stadium. Hier sind zwei verschiedene Typen zu erkennen, von denen sich der eine bei den Selachiern, Ganoiden, Amphibien und Cyclostomen, der andere bei den höheren Wirbeltieren, den Reptilien, Vögeln und Säugetieren, vorfindet.

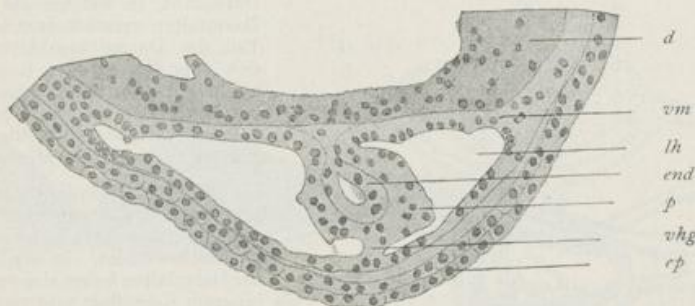


Fig. 368. Querschnitt durch die Herzgegend von einem Embryo von *Salamandra maculosa*, bei welchem der vierte Schlundbogen angedeutet ist. Nach RABL.

d Darmepithel, *vm* viszerales Mittelblatt, *ep* Epidermis, *lh* vorderer Teil der Leibeshöhle (primäver Herzbeutel oder Herzbeutelbrusthöhle), *end* Endokard, *p* Perikard, *vhg* vorderes Herzgekröse (Mesocardium anterius).

Bei den Amphibien entsteht das Herz, wie früher schon auf S. 125 beschrieben wurde, sehr weit vorn am embryonalen Körper, unterhalb des Schlunddarms oder der Kopfdarmhöhle (Fig. 368), eingebettet in das schon früher besprochene ventrale Gekröse (*vhg*), das Mesocardium, welches den bis hierher reichenden vordersten Teil der Leibeshöhle in zwei Hälften teilt. In der Mitte des Gekröses sind seine beiden Blätter, aus denen es sich entwickelt hat, etwas auseinander gewichen und lassen einen kleinen Hohlraum, die primitive Herzhöhle, hervortreten. Diese wird von einer einfachen Zellenlage umgeben, welche sich später zum inneren Herzhäutchen oder zum Endokard (*end*) entwickelt. Nach außen davon sind die angrenzenden Zellen des mittleren Keimblattes verdickt; sie liefern das Material, aus welchem die Herzmuskulatur (das Myokard) und die oberflächliche Herzhaut (*p*) (Pericardium viscerale) entsteht, sie werden auch als myoepikardialer Mantel¹, (MOLLIER) zusammengefaßt. Oben und unten wird die Herzanlage einerseits an dem Schlunddarm (*d*), andererseits an der Rumpfwand durch den Rest des Gekröses befestigt, welches sich somit in zwei Abschnitte, in das hintere und in das vordere Herzgekröse (Mesocardium posterius und M. anterius) (*vhg*)

zerlegen läßt. Von beiden wird das Mesocardium anterius sehr frühzeitig zurückgebildet. Das Herz liegt noch im vorderen, sich in die Halsgegend ausdehnenden Teil der Leibeshöhle (Halshöhle). Dieser kann auch schon jetzt als primitiver Herzbeutel bezeichnet werden, da

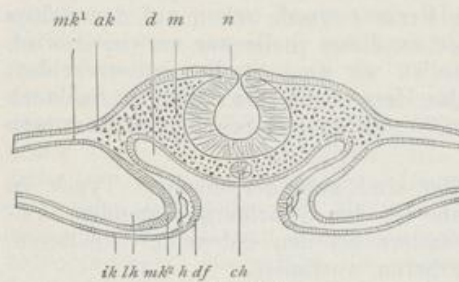


Fig. 369.

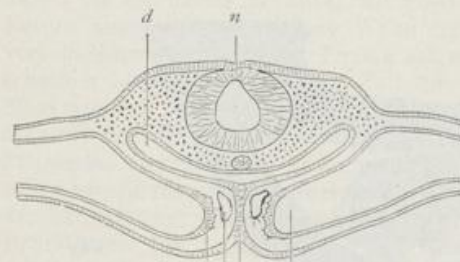


Fig. 370.

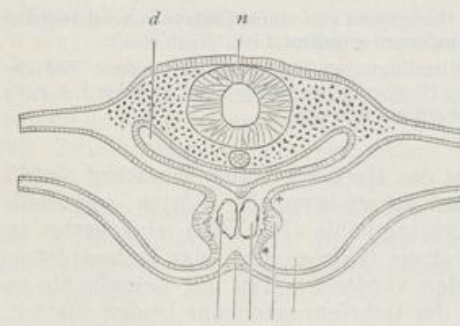


Fig. 371.

zens aneinander stoßen und etwas später verschmelzen. Sie liegen in einem von den viszeralen Mittelblättern gebildeten Herzgekröse, Mesocardium, an welchem man einen oberen und einen unteren Teil (Mesocardium superius \times und Mesocardium inferius \ast) unterscheiden kann. Durch das Herzgekröse wird die primitive Leibeshöhle vorübergehend in zwei Abteilungen getrennt.

sich aus ihm, wie der weitere Verlauf lehren wird (siehe S. 379), der definitive Herzbeutel herleitet.

Beim zweiten Typus nimmt das Herz aus zwei getrennten, weit voneinander abstehenden Hälften seine Entstehung, was wir beim

Fig. 369—371. Drei Schemata, um die Bildung des Herzens beim Hühnerembryo 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, *mk*¹ parietales Mittelblatt, *mk*² viszerales Mittelblatt, aus dessen verdickter Stelle sich die Herzmuskulatur entwickelt, *dn* Darmnaht, in welcher die beiden Darmfalten verschmolzen sind, *db* Teil des Darmdrüsenblattes, der sich vom Epithel der Kopfdarmhöhle in der Darmnaht abgetrennt hat und dem Dotter aufliegt, \times dorsales Mesocardium oder Herzgekröse, \ast ventrales Herzgekröse.

Fig. 369. Das jüngste Stadium zeigt die Einfaltung der Darmplatte, infolge deren sich die Kopfdarmhöhle bildet. In den Firsten der Darmfalten haben sich zwischen innerem Keimblatt und viszeralem Mittelblatt die beiden Endothelsäckchen des Herzens angelegt.

Fig. 370. Etwas älteres Stadium. Die beiden Darmfalten (Fig. 369 *df*) sind in der Darmnaht (*dn*) zusammengetroffen, so daß beide Endothelsäckchen des Herzens in der Medianebene unterhalb der Kopfdarmhöhle dicht zusammenliegen.

Fig. 371. Ältestes Stadium. Der die Kopfdarmhöhle (*d*) auskleidende Teil des Darmdrüsenblattes hat sich in der Darmnaht (Fig. 370 *dn*) vom übrigen Teil des Darmdrüsenblattes, der dem Dotter aufliegt (*db*), abgetrennt, so daß beide Endothelsäckchen des Herzens

Embryo vom Huhn und vom Kaninchen näher verfolgen wollen. Wenn wir auch hier wieder an unsere frühere Darstellung (S. 125) anknüpfen, so lassen sich die ersten Spuren der Herzanlage bei Hühnerembryonen mit 4–6 Rückensegmenten zu einer Zeit nachweisen, wo die Keimblätter noch flächenartig ausgebreitet sind, und wo die Kopfdarmhöhle in der ersten Entwicklung begriffen ist. Diese entsteht, wie schon früher (S. 141) hervorgehoben wurde, dadurch, daß sich die Darmplatten zusammenlegen und einander entgegenwachsen. Untersucht man nun die Firsten der eben in Bildung begriffenen Darmfalten näher (Fig. 369 *df*), so bemerkt man, daß an ihnen das viszerale Mittelblatt etwas verdickt ist, sich aus größeren Zellen zusammensetzt und von dem Darmdrüsenblatt durch einen wohl mit gallertiger Grundsubstanz gefüllten Zwischen-



Fig. 372.

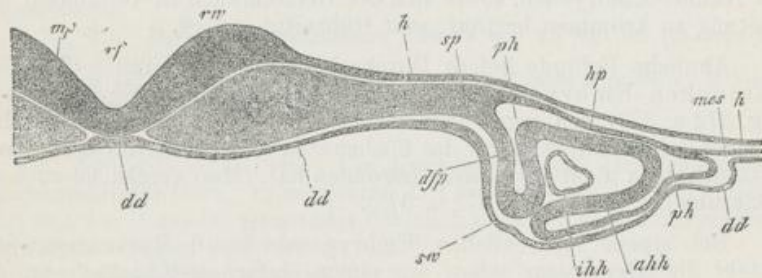


Fig. 373.

Fig. 372–373. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von gleichem Alter wie in Fig. 138. AUS KÖLLIKER.

Fig. 373 ist ein Teil von Fig. 372 in stärkerer Vergrößerung.

rf Rückenfurche, *mp* Medullarplatte, *rw* Rückenwulst, *h* äußeres Keimblatt, *dd* inneres Keimblatt, *dd* Chordaverdickung desselben, *sp* ungeteiltes Mittelblatt, *hp* parietales, *djp* viszerales Mittelblatt, *ph* Perikard der Leibeshöhle, *ahh* Muskelwand des Herzens, *ihh* Endothelschicht des Herzens, *mes h* seitliches, ungeteiltes Mittelblatt, *sw* Darmfalte, aus der sich die ventrale Schlundwand bildet.

raum getrennt wird. In diesem liegen einige isolierte 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 Teil des viszeralen Mittelblattes vor sich her, so daß er einen flachen, wulstigen Vorsprung in die primitive Leibeshöhle bildet. Diese dehnt sich auch bei den Embryonen der höheren Wirbeltiere nach vorn in der embryonalen Anlage, gleich wie bei den Amphibien, bis zum letzten Schlundbogen aus und hat hier den besonderen Namen der Halshöhle oder Parietalhöhle erhalten.

Bei älteren Embryonen (Fig. 370) haben sich die beiden Darmfalten in der Medianebene mit ihren Firsten getroffen, wobei natürlich

auch die beiden Herzsclläuche nahe aneinander gerückt sind. Es tritt dann ein Verschmelzungsprozeß zwischen den entsprechenden Teilen der beiden Darmfalten ein. Zuerst verschmelzen die Darmdrüsenblätter untereinander. Auf diese Weise entsteht (Fig. 370) unter der Chorda dorsalis (*ch*) die Kopfdarmhöhle (*d*); sie löst sich darauf vom übrigen Teil des Darmdrüsenblattes (Fig. 371 *db*) ab, welcher dem Dotter aufliegt und zum Dottersack wird. Unter der Kopfdarmhöhle sind die beiden Herzsclläuche nahe zusammengerückt, so daß ihre beiden Hohlräume nur noch durch ihre eigene Endothelwand voneinander getrennt werden. Durch Einreißen derselben geht bald aus ihnen ein einfacher Herzscllauch (*h*) hervor. Er wird nach der Leibeshöhle zu vom viszeralen Mittelblatt (*mk*²) überzogen, dessen Zellen sich im Bereich der Herzanlage durch größere Länge auszeichnen und das Material für die Herzmuskulatur liefern, während das innere, endotheliale Häutchen nur zum Endokard wird.

Die ganze Herzanlage liegt, wie bei den Amphibien, in einem ventralen Mesenterium, dessen oberer Teil, der vom Herzen zur Kopfdarmhöhle reicht (Fig. 371 \ddagger), auch hier als dorsales Herzgekröse oder Mesocardium posterius, und dessen unterer ventraler Teil (*) als Mesocardium anterius bezeichnet werden kann. Das letztere bildet sich bei den Hühner-Embryonen, sowie sich der Herzscllauch zu verlängern und S-förmig zu krümmen beginnt, sehr frühzeitig zurück.

Ähnliche Befunde liefern Durchschnitte durch 8 und 9 Tage alte Kaninchen-Embryonen, bei denen die paarigen Anlagen des Herzens (Fig. 372 u. 373) sich sogar noch früher als beim Hühnerembryo, schon zu einer Zeit entwickeln, wo das flächenartig ausgebreitete Darmdrüsenblatt sich noch nicht einzufalten begonnen hat. (Man vergleiche auch die Erklärung der beiden Fig. 372 u. 373).

Bei einem menschlichen Embryo von 5–6 Rückensegmenten besteht die Herzanlage schon aus einem einfachen Endothelrohr, das unter der Schlunddarmhöhle gelagert und vom „Myoepicardialen Mantel“ durch einen großen Zwischenraum getrennt ist. Da das Mesocardium anterius sich bereits rückgebildet hat, wird es in eine einfache Höhle, den primitiven Herzbeutel, eingeschlossen (siehe S. 379).

Bei den eben skizzierten Entwicklungsprozessen läßt sich die Frage aufwerfen, in welchem Verhältnis die beiden Typen der Herzentwicklung zueinander stehen. Hierauf ist zu erwidern, daß der erste Typus, welcher sich bei den niederen Wirbeltieren vorfindet, auch als der ursprüngliche zu betrachten ist. Auf ihn läßt sich der zweite, so abweichend er auch auf den ersten Blick zu sein scheint, doch in ungezwungener Weise zurückführen. Ein einfacher Herzscllauch kann sich bei den höheren Wirbeltieren deswegen nicht entwickeln, weil zur Zeit, wo seine Bildung erfolgt, ein Kopfdarm noch gar nicht existiert, sondern nur die Anlage dazu in dem flächenhaft ausgebreiteten Darmdrüsenblatt gegeben ist. Es sind die Teile, 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 Einfaltungsprozeß zum einfachen, ventralen Bezirk verbinden. Es müssen also zwei räumlich weit auseinander

liegende Herzhälften entstehen, die gleich den beiden Darmfalten nachträglich verschmelzen.

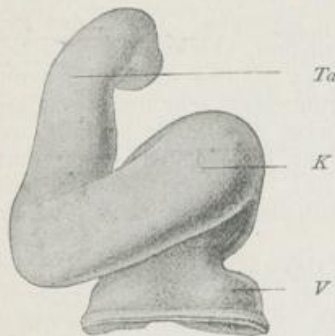


Fig. 374.

Fig. 374. Herz eines menschlichen Embryo von 1,25 mm Körperlänge (Embryo Lg). Nach His.
K Kammer, Ta Truncus arteriosus, V venöses Ende des S-förmig gekrümmten Herzschlauches.

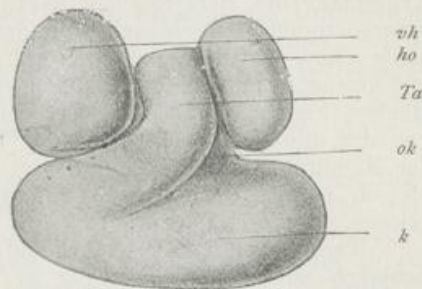


Fig. 375.

Fig. 375. Herz eines menschlichen Embryo von 4,3 mm NI. (Embryo Bl.). Nach His.
k Kammer, Ta Truncus arteriosus, ok Ohrkanal (Canalis auricularis), vh Vorhof mit den Herzohren ho (Auriculae cordis).

2. Zweites Stadium. Die Umwandlung des Herzschlauches in ein gekammertes Herz. In der ersten Zeit der embryonalen Entwicklung zeigt sich das Herz, das als gerader Schlauch in das Mesocardium posterius eingebettet ist (Fig. 368), durch ein sehr bedeutendes, namentlich in der Längsrichtung vor sich gehendes Wachstum aus; es wird daher bald gezwungen, sich in der Halshöhle oder dem primitiven Herzbeutel zu einer S-förmigen Schlinge zusammenzukrümmen (Fig. 302). Es nimmt dann am Hals eine derartige Stellung ein, daß eine 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. 374). Bald aber ändert sich die Ausgangsstellung (Fig. 374 u. 382), indem die beiden Krümmungen des S eine andere Lage zueinander einnehmen. Der venöse Abschnitt bewegt sich kopfwärts, der arterielle dagegen mehr nach entgegengesetzter Richtung, bis beide

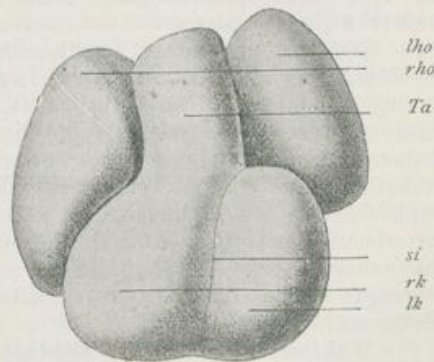


Fig. 376. Herz eines menschlichen Embryo der 5. Woche. Nach His.
rk, lk rechte, linke Kammer, si Sulcus interventricularis, Ta Truncus arteriosus, lho, rho linkes, rechtes Herzohr.

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. 383). 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.

Nach Ablauf der Drehungen vollzieht sich am S-förmig gekrümmten Schlauch auch eine Sonderung in mehrere hintereinander gelegene Abteilungen (Fig. 375 u. 377). Es setzen sich der weiter gewordene venöse und der arterielle Teil durch eine tiefe Einschnürung (*ok*) gegeneinander ab und können nun als Vorhof (Atrium, *vh*) und Kammer (Ventriculus, *k*), sowie die verengte Stelle zwischen beiden nach einer von HALLER eingeführten Bezeichnung als Ohrkanal (*ok*) unterschieden werden. Der Vorhof gewinnt dabei eine auffällige Gestalt, indem seine beiden Seitenwände weite Aussackungen, die Herzhöhlen (Auriculae cordis, *ho*), entwickeln; diese wenden sich mit ihrem freien Rande, der bald auch einige Einkerbungen erhält, nach vorn und legen sich später immer mehr um den arteriellen Teil des Herzens, um den Truncus arteriosus (*Ta*) und einen Teil der Kammeroberfläche herum.

Der Ohrkanal (Fig. 377) ist eine bei Embryonen gut unterschiedene, engere Stelle des Herzschlauchs. 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 Atrioventrikularklappen.

Die Kammeranlage stellt vorübergehend einen gekrümmten Schlauch dar (Fig. 374 u. 375 *k*), welcher aber bald seine Form verändert. Denn schon frühzeitig macht sich an seiner vorderen und seiner hinteren Fläche eine seichte, von oben nach unten verlaufende Furche bemerkbar, der Sulcus interventricularis (Fig. 376 *si*), und läßt äußerlich eine linke und eine rechte Kammerhälfte unterscheiden. Die rechte Hälfte 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 Formveränderung gehen auch in der feineren Struktur der Herzwände, die zuerst aus zwei ineinander gesteckten Schläuchen bestehen, zwischen denen sich ein ziemlich weiter, mit Gallerte gefüllter Zwischenraum befindet, einige Veränderungen vor sich. Das innere oder endotheliale Rohr stellt im allgemeinen ein ziemlich naturgetreues Abbild des Muskelschlauchs dar, doch so, daß an ihm die engeren und die weiteren Abschnitte schärfer voneinander abgesetzt sind; „es verhält sich seiner Form nach zum Gesamtherzen, als ob es ein stark geschrumpfter, innerer Ausguß desselben wäre“ (His). Das äußere Rohr, der myoepikardiale Mantel (siehe S. 367), sondert sich

frühzeitig in ein oberflächliches dünnes Endothelhäutchen, das als Epikard die seröse Höhle des primitiven Herzbeutels begrenzt, und in eine allmählich dicker werdende Schicht, die den Herzmuskel (das Myokard) liefert. In ihr lassen sich 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 kompakten 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 untereinander zu einem großmaschigen, trabekulären Netzwerk vereinigen. Bald legt sich das Endothelrohr des Herzens, indem es nach außen Aussackungen treibt, den Muskelbalken innig an und umgibt 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 zentralen Binnenraum kommunizieren und wie dieser den Blutstrom in sich aufnehmen.

Das embryonale Herz des Menschen und der Säugetiere gleicht in seiner ersten Beschaffenheit, wie sie bisher beschrieben worden ist, dem Herzen der niedrigsten Wirbeltiere: der Fische. Hier wie dort besteht es aus einer das Venenblut aus dem Körper aufnehmenden Abteilung, 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 Tierreich 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 Lageverhältnis der beiden Lungen zu dem Herzen. Die Lungen nämlich entstehen in nächster Nähe des Herzens durch Ausstülpung aus dem Vorderarm (Fig. 383 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 direkt 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 voneinander absetzen.

Der Trennungsprozeß beginnt im Wirbeltierstamm bei den Dipneusten und Amphibien, bei welchen die Lungenatmung zum ersten Male eintritt und die Kiemenatmung verdrängt; bei den Amnioten Wirbeltieren vollzieht er sich während ihrer embryonalen Entwicklung, indem sich Scheidewände bilden, welche Vorhof und Kammer in getrennte

linke und rechte Abteilungen und den Truncus arteriosus in Arteria pulmonalis und Aorta zerlegen.

Die Scheidewände entstehen in jeder der drei genannten Abteilungen des Herzens getrennt für sich. Am Vorhof, der eine Zeitlang den weiteren Abschnitt des Herzschlauches darstellt (Fig. 377), macht sich beim Menschen schon in der 4. Woche eine Sonderung in eine rechte und eine linke 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 das Septum atriorum. Beide Hälften unterscheiden sich schon jetzt dadurch, daß sie verschiedene Venenstämme aufnehmen. In die rechte Abteilung ergießen die Dotter- und Nabelvenen sowie die erst später zu besprechen-

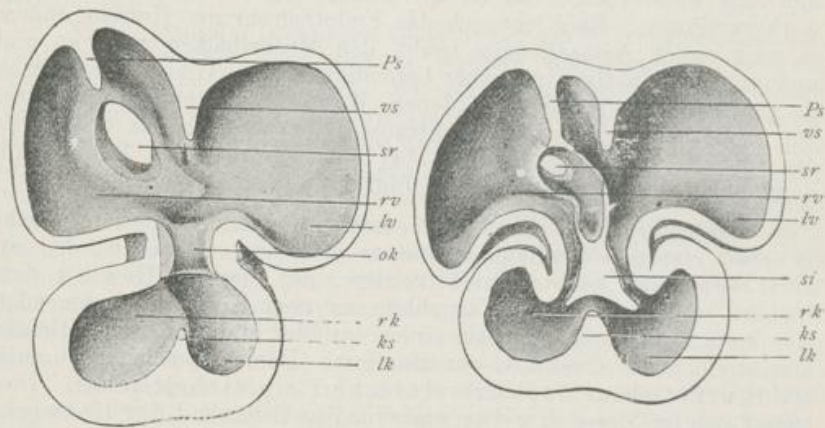


Fig. 377.

Fig. 378.

Fig. 377. 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* Vorhofsscheidewand [Vorhofssichel (His), Septum primum (Born)], * Eustachische Klappe, *Ps* Septum spurium.

Fig. 378. Hintere Hälfte eines geöffneten Herzens eines menschlichen Embryo der 5. Woche. Nach His.

ks Kammerscheidewand, *lk*, *rk* linke, rechte Kammer, *si* unterer Teil der Vorhofsscheidewand [Septum intermedium (His)], *lv*, *rv* linker, rechter Vorhof, *sr* Einmündung des Sinus reuniens, *vs* Vorhofsscheidewand [Vorhofssichel (His), Septum secundum (Born)], *Ps* Septum spurium, * Eustachische Klappe.

den CUVIERSchen Gänge ihr Blut, aber nicht direkt und durch einzelne besondere Öffnungen, sondern nachdem sie sich zuvor in der Nähe des Herzens untereinander zu einem großen venösen Sinus (*sr*) (dem Sinus venosus oder Sinus reuniens) verbunden haben. Derselbe liegt dem Vorhof unmittelbar an und kommuniziert mit ihm durch eine in der hinteren Wand gelegene, weite Öffnung, die links und rechts von je einer großen Venenklappe (*) begrenzt wird. In die linke Abteilung mündet nahe der Vorhofsscheidewand nur ein kleines Gefäß, das in schräger Richtung die Herzmuskulatur durchsetzt; es ist die oben erwähnte unpaare Lungenvene, die gleich außerhalb des Vorhofs aus vier Ästen entsteht, von denen je zwei von einem in der 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. 378 *si*). Auf diese Weise würden schon früh zwei völlig abgetrennte Vorhöfe zustande kommen, wenn sich nicht im oberen Teil der Scheidewand, noch während sie nach unten herabwächst, eine Öffnung gebildet hätte, das spätere Foramen ovale, welches bis zur Zeit der Geburt zwischen beiden Abteilungen eine Verbindung herstellt (Fig. 378). Die Öffnung ist entweder dadurch entstanden, daß sich das Septum atriorum in einem Bezirk verdünnt hat und ein-

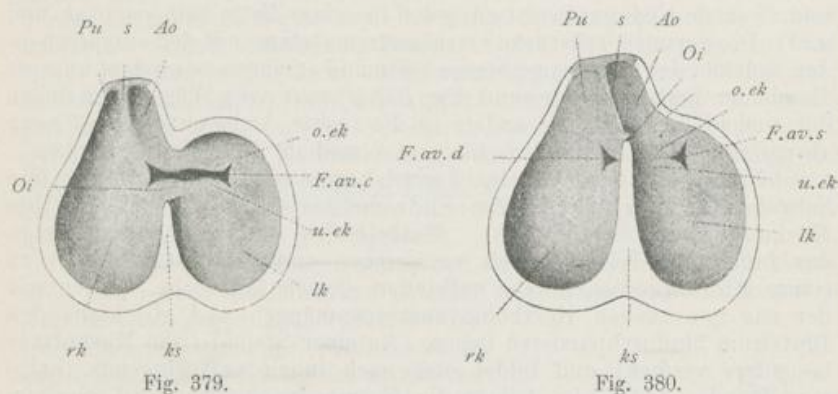


Fig. 379.

Fig. 380.

Fig. 379 u. 380. Zwei Schemata (nach BORN), um die Lageverschiebungen des Ostium interventriculare zum Ostium interatriare, sowie die Trennung der Ventrikel und großen Arterien zu verdeutlichen. Die Ventrikel sind halbiert gedacht; man sieht in die hintere Hälfte, in welcher übrigens zur Vereinfachung des Bildes die Herzbalken usw. weggelassen sind.

Fig. 379. Herz von Kaninchen-Embryonen von 3,5–5,8 mm Kopflänge. Die Kammer ist durch die Kammerscheidewand (*ks*) bis auf das Ostium interventriculare (*Oi*) in eine linke und eine rechte Hälfte zerlegt. Das Foramen atrioventriculare commune (*F.av.c*) reicht mit seinem rechten Ende in den rechten Ventrikel hinein; die Endokardkissen sind ausgebildet.

Fig. 380. Herz von Kaninchen-Embryonen von 7,5 mm Kopflänge. Die Endokardkissen des Foramen atrioventriculare commune sind verschmolzen, und dadurch ist das F. atrioventr. comm. jetzt getrennt in ein F. atrioventr. dextrum (*F.av.d*) und sinistrum (*F.av.s*). Die Kammerscheidewand (*ks*) ist mit dem Endokardkissen 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.b* Foramen atrioventriculare commune, *F.av.d* und *F.av.s* Foramen atrioventriculare dextrum und sinistrum, *o.ek, u.ek* oberes und unteres Endothel- oder Endokardkissen.

gerissen 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 Zirkulationsbedingungen anpaßt.

Das Herabwachsen der Vorhofscheidewand hat noch zur unmittelbaren Folge die Trennung des Ohrkanals in die linke und die rechte Atrioventrikularöffnung (vgl. Fig. 377 *ok* u. 378). Die Öffnung des Ohrkanals in die Kammer oder das Foramen atrioventriculare commune (Fig. 379 *F.av.c*) stellt nämlich einen von links nach rechts verlaufen-

den Spalt dar, der beiderseits von zwei wulstigen Lippen (*o.ek* u. *u.ek*) (den Atrioventrikularlippen LINDES oder den Endothelkissen SCHMIDTS) begrenzt wird. Die Wülste sind aus einer Wucherung des Endokards hervorgegangen und bestehen aus einer gallertigen Bindesubstanz und einem Endothelüberzug. Mit ihnen verschmilzt alsbald die Vorhofscheidewand, wenn sie bis zum Ohrkanal herabgewachsen ist, längs ihres freien, unteren Randes (Fig. 378 *si*); dadurch wird der Ohrkanal in eine linke und eine rechte Atrioventrikularöffnung (Ostium atrioventriculare sinistrum und dextrum, Fig. 380 *F.av.d* u. *F.av.s*) zerlegt, und gleichzeitig wird der die Öffnung ursprünglich begrenzende, dorsale und ventrale Endokardwulst ein jeder in seiner Mitte halbiert (*o.ek* und *u.ek*). Die dorsalen Teilstücke verschmelzen alsdann mit den entsprechenden Stücken der entgegengesetzten Seite und erzeugen so an dem unteren Rande der Vorhofscheidewand (Fig. 378 *si*) zwei neue Wülste, von denen der eine in die linke, der andere in die rechte Atrioventrikularöffnung 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 ersten Monats hat sich ihre Muskulatur erheblich verdickt. Muskelbalken sind entstanden, die in das Innere der Kammer weit vorspringen und sich untereinander zu einem schwammigen Gewebe verbinden, dessen zahlreiche Spalten mit der eng gewordenen Herzhöhle zusammenhängen und gleichfalls den Blutstrom hindurchpassieren lassen. An einer Stelle ist die Muskulatur besonders verdickt und bildet eine nach innen vorspringende, halbmondförmige Falte: die Anlage der Kammerscheidewand (Septum ventriculorum, Fig. 377–380 *ks*). Die Falte nimmt von der unteren und hinteren Wand der Kammer ihren Ursprung in der Gegend, welche durch den schon früher erwähnten Suleus interventricularis (Fig. 376 *si*) äußerlich gekennzeichnet ist. Ihren freien Rand hat sie nach oben gerichtet und wächst mit ihm dem Arterienbulbus und der Atrioventrikularöffnung entgegen. Diese liegt ursprünglich mehr in der linken Hälfte der Kammer (Fig. 379 *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 Vorhofscheidewand gegenüber mit ihr verschmilzt (Fig. 378 u. 380). Die Trennung der Kammer ist beim Menschen schon in der 7. Woche eine vollständige. Aus dem Vorhof, dessen beide Abteilungen durch das ovale Fenster verbunden sind, wird jetzt das Blut durch ein linkes und ein rechtes Ostium atrioventriculare in eine linke und eine rechte vollständig getrennte Kammer übergeleitet.

Die beiden Atrioventrikularöffnungen sind bei ihrer Entstehung eng; sie werden teils von den oben erwähnten, an der Scheidewand vorspringenden Endokardwülsten umsäumt, teils von entsprechenden Wucherungen des Endokards an ihrer lateralen Zirkumferenz. 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 Atrioventrikularklappen.

Es bleibt uns jetzt noch die Zweiteilung 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. 379 u. 380 s), wachsen einander entgegen und zerlegen die Höhlung, indem sie verschmelzen, in zwei auf dem Querschnitt dreieckig erscheinende Gänge. Jetzt markiert 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 Teilung entstandenen Kanäle sind die Aorta und die Pulmonalis (*Ao* und *Pu*). Eine Zeitlang sind sie noch mit einer gemeinsamen Adventitia umgeben, dann weichen sie weiter auseinander und werden auch äußerlich getrennt. Der ganze Trennungsprozeß 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. 380 s u. *ks*), setzt sich mit der dort selbstständig entwickelten Kammerscheidewand in Verbindung, liefert den als Pars membranacea bekannten Teil (*Oi*) und vollendet so die Sonderung der Abflußbahnen aus dem Herzen; die Aorta wird der linken, die Pulmonalis der rechten Kammer zugeteilt.

Die Pars membranacea bezeichnet also am ausgebildeten Herzen die Stelle, an welcher die Trennung zwischen linkem und rechtem Herzen zuletzt zustande gekommen ist (Fig. 380 *Oi*).

„Sie ist gleichsam der Schlußstein in der definitiven Scheidung des primitiven einfachen Herzschlauches in die vier sekundären Herzräume, wie wir sie bei den Vögeln und Säugetieren finden“ (RÖSE). In vergleichend-anatomischer Beziehung bietet diese Stelle noch dadurch ein besonderes Interesse dar, daß bei den Reptilien an ihr eine Öffnung zwischen beiden Kammern, das Foramen Panizzae, dauernd bestehen bleibt.

Schon vor der Trennung des Truncus arteriosus haben sich auch die Seminularklappen als vier Wülste, die aus Gallertgewebe mit einem Überzug 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 halbiert. 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. 381) zeigt. „Indem der ursprünglich einheitliche Bulbus arteriosus (*A*) sich in zwei Kanäle (*B*) scheidet, verteilen sich die knötchenförmigen Anlagen von ursprünglich vier 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. 374 erwähnte Venensinus, die Einmündung der Lungenvenen und das ovale Loch wichtige Veränderungen. Der Venensinus geht als selbständige Bildung zugrunde, indem er allmählich in die Wand des Vorhofs mitaufgenommen wird. Die großen Venenstämme,

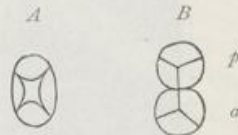


Fig. 381. Schema zur Anordnung der Arterienklappen. Nach GEGENBAUR.

A Unterteilter Truncus arteriosus mit vier Klappenanlagen. *B* Teilung in Pulmonalis (*p*) und Aorta (*a*), deren jede drei Klappen besitzt.

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 infolgedessen direkt 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. 377 u. 378), 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 eine wird zur Valvula Eustachii, der andere zur Valvula Thebesii.

Die vier Lungenvenen vereinigen sich eine Zeitlang zu einem gemeinsamen, kurzen Stamm, der in die linke Hälfte des Vorhofs einmündet. Später weitet sich das gemeinsame Endstück beträchtlich aus und wird in ähnlicher Weise wie der Venensinus in die Herzwand mitaufgenommen. Infolgedessen öffnen sich dann die vier Lungenvenen getrennt und direkt in den Vorhof.!

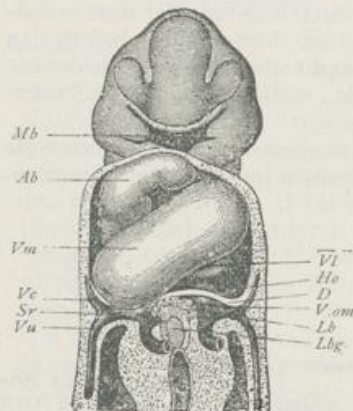


Fig. 382. Menschlicher Embryo (Lg, His) von 2,15 mm Nackenlänge. Konstruktionsbild nach His (menschliche Embryonen). Vergr. 40fach.

Mb Mundbucht, Ab Aortenbulbus, Vm Ventrikelmittelteil, Vc Vena cava superior oder Ductus Cuvieri, Sr Sinus reuniens, Vu Vena umbilicalis, Vl linker Teil des Ventrikels, Ho Herzohr, D Diaphragma, V.om Vena omphalo-mesenterica, Lb solide Leberanlage, Lbg Lebergang.

linken Vorhofsteil hinein, so daß ein weiter Spalt offenbleibt und dem Blute der unteren Hohlvene den Eintritt in den linken Vorhofsteil gestattet. Nach der Geburt legen sich vordere und hintere Falte mit ihren Rändern aneinander und verschmelzen mit nicht seltenen Ausnahmen vollständig. Die hintere Falte liefert den häutigen Verschluß³ des Foramen ovale, die vordere erzeugt mit ihrem verdickten, muskulösen Rand oben und vorn den Limbus Vieussenii. Hiermit hat das Herz seine bleibende Ausbildung erlangt.

Während der Herzschlauch die komplizierten Sonderungen erfährt, verändert er seine Lage im embryonalen Körper und erhält frühzeitig eine besondere Umhüllung durch den Herzbeutel. Im Zusammenhang

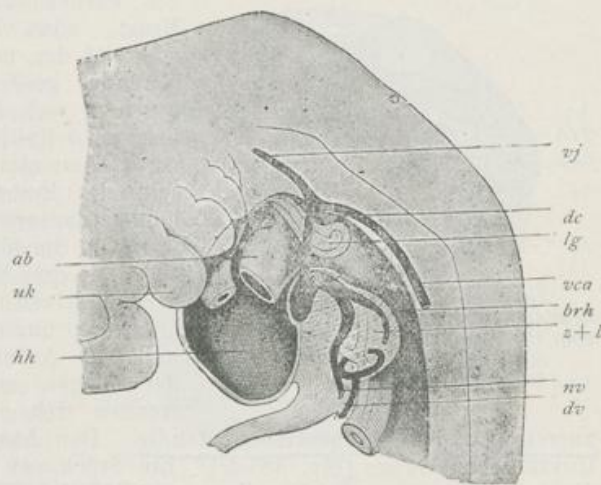
Das ovale Loch, dessen Entstehung früher geschildert wurde, unterhält während des ganzen embryonalen Lebens eine weite Verbindung zwischen den beiderseitigen Vorhöfen. Es wird von hinten und unten begrenzt durch die Vorhofsscheidewand, eine bindegewebige Membran, die später den Namen der Valvula foraminis ovalis erhält (Fig. 378). 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 Vieussenii (vs). Im 3. Monat sind alle diese Teile schon sehr deutlich entwickelt; es reicht die Valvula foraminis ovalis schon bis nahe zum verdickten Rand der vorderen muskulösen Sichel heran, weicht aber mehr schräg in den

damit bildet sich das Zwerchfell als Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle aus.

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 Wirbeltieren 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 Raum (Fig. 382) dar, in dem sich das Herz im Mesocardium entwickelt, und den wir daher als primitiven Herzbeutel (*cavité péricardique primitive* von BRACHET) benennen wollen. Andere Bezeichnungen für ihn sind *Halshöhle* (REMAK), *Parietalhöhle* (HIS) oder *Herzbeutelbrusthöhle* (HERTWIG). Der primitive Herzbeutel wird

Fig. 383. Sagittalkonstruktion eines menschlichen Embryo von 5 mm Nackenlänge (Embryo R. HIS), um die Entwicklungsgeschichte des Herzbeutels und des Zwerchfells zu erläutern. Nach HIS.

ab Aortenbulbus, brh Brusthöhle (Recessus parietalis, HIS), hh Herzbeutelhöhle, dc Ductus Cuvieri, dv Dottervene, nv Nabelvene, vca Kardinalvene, vj Jugularvene, lg Lunge, z+l Anlage des Zwerchfells und der Leber, uk Unterkiefer.



um so mehr ausgedehnt, je mehr sich der Herzschlauch bei seinem starken Wachstum in Windungen legt, und namentlich wird seine ventrale Wand bruchsackartig zwischen Kopf und Nabel des Embryo nach außen hervorgetrieben (Fig. 383). Ferner beginnt sich schon frühzeitig eine Abgrenzung gegen die spätere Bauchhöhle durch eine Querfalte zu bilden, das *Septum transversum* (Fig. 382 u. 383 z+l). Es nimmt von der vorderen und der seitlichen Rumpfwand seinen Ausgang und springt dorsal- und medianwärts (Fig. 383 z+l) mit freiem Rand in die primitive Leibeshöhle vor. Es bezeichnet den Weg, den das Endstück der Vena omphalomesenterica nimmt, um zum Herzen zu gelangen. Später finden sich im Septum sämtliche Venenstämme eingebettet welche in den Vorhofssinus des Herzens einmünden (Fig. 382 u. 383), die Dotter- und die Nabelvenen und die CUVIERSchen Gänge (dc) die das Blut aus den Rumpfwandungen sammeln. Mit der Entwicklung der Venen steht also im engsten Zusammenhang die Ausbildung der Querfalte, die sich zwischen den Venensinus des Herzens und den Magen einschiebt und mit beiden, sowie mit dem ventralen Mesenterium zusammenhängt. Das Septum enthält (Fig. 383 z+l)

kaudalwärts reichliches, mit Blutgefäßen versehenes Bindegewebe, in welches während der Entwicklung der Leber das Netzwerk der Leberzylinder hineinwächst. In demselben Maße, als dies geschieht, nimmt es an Dicke zu (Fig. 382 *Lb + Lbg*) und schließt jetzt zwei verschiedene Anlagen ein, kopfwärts eine Substanzplatte, in welcher die CUVIERSchen Gänge und andere Venen zum Herzen verlaufen, das primäre Zwerchfell, kaudalwärts die beiden Leberlappen, welche in die Leibeshöhle als Wülste vorspringen.

Durch das Septum transversum wird allmählich der primitive Herzbeutel von der Bauchhöhle fast vollständig geschieden bis auf zwei enge Kanäle (Fig. 383 *brh*), die zu beiden Seiten des an der Wirbelsäule befestigten Darmrohrs eine Verbindung nach hinten herstellen (Brustfortsätze der Rumpfhöhle, *His. Ductus pleuropericardiaci*, BRACHET). Die beiden Kanäle (*brh*) nehmen die beiden Lungenanlagen (*lg*) auf, wenn sie aus der vorderen Wand des Darmrohrs hervorwachsen.

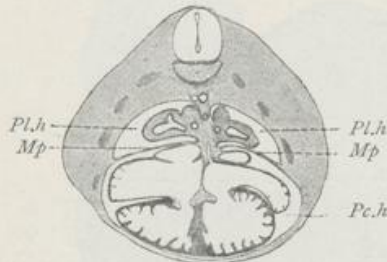


Fig. 384. Querschnitt durch die Brustregion eines Kaninchen-Embryo vom 15. Tage. Nach HOCHSTETTER.
Mp Membrana pleuropericardiacia,
Pc.h Pericardialhöhle, *Pl.h* Pleurahöhle.

Sie werden später zu den beiden Brust- oder Pleurahöhlen (*brh*), während der mit ihnen kommunizierende, größere Raum (*hh*), in welchem sich das Herz entwickelt hat, zur definitiven Herzbeutelhöhle wird. Diese nimmt die ganze Bauchseite des Embryo ein, die Brusthöhlen dagegen liegen ganz dorsalwärts an der hinteren Rumpfwand.

Die drei Räume, die als Teile der primitiven embryonalen Leibeshöhle ursprünglich zusammenhängen und zur Aufnahme des Herzens, der Lungen und Gedärme dienen, trennen sich später voneinander; zuerst wird der Herzbeutel selbständig. Den Anstoß dazu geben die CUVIERSchen Gänge (Fig. 383 *dc*). Ein Stück von ihnen verläuft vom Rücken her, wo es aus dem Zusammenfluß der Jugular- und Kardialvenen entsteht, an der Seitenwand des Rumpfes nach abwärts zum Septum transversum (Fig. 383 *dc*), in dessen dorsalen, freien Rand es eingeschlossen ist; es drängt dabei das Brustfell in die Herzbeutelhöhle hinein und erzeugt auf diese Weise die Pleuroperikardial- oder Herzbeutel-falte. Indem die Falte immer weiter nach innen vorgeschoben wird, verengt sie mehr und mehr die Kommunikation zwischen Herzbeutelhöhle (*hh*) und den beiden Brusthöhlen (*brh*); schließlich (Fig. 384 *Mp*) 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 CUVIERSchen Gänge erklärt sich auch die Lage der später von oben in den Herzhof mündenden, oberen Hohlvene, die sich vom CUVIERSchen Gänge 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. 383 *brh*) noch eine Zeitlang 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 Verschuß. Von der seitlichen und der hinteren Rumpfwand springen Falten vor (die Pfeiler Uskows, *membranes pleuropéritonéales* von BRACHET und SWAEN), verschmelzen mit dem Septum transversum und bilden so den Dorsalteil des Zwerchfells: das Septum pleuropéritoneale. 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 vermittels einer Bruchpforte, durch welche Darmschlingen in die Brusthöhle eintreten können.

Wenn sich der Abschluß der vier großen, serösen Höhlen des Körpers gegeneinander vollzogen hat, müssen die einzelnen Organe noch weitergehende Lageveränderungen erfahren, damit der fertige Zustand erreicht wird. Nimmt doch der Herzbeutel (Fig. 384 *Pc.h*) 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 (Fig. 384 *Pl.h*) am Rücken des Embryo.

Bei den Lageveränderungen kommen zwei Faktoren in Betracht (Fig. 385). 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 Perikard 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 Faktor ist die Isolierung der Leber vom primären Zwerchfell, mit dem 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

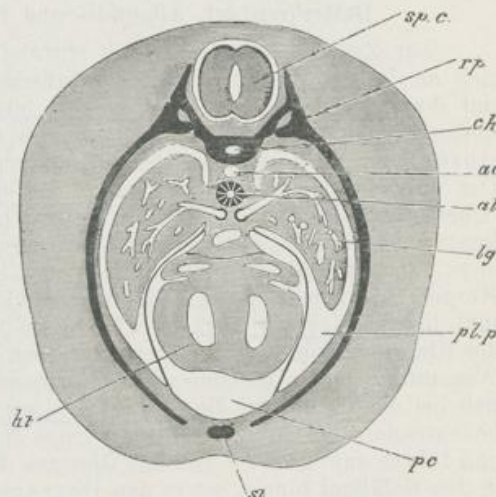


Fig. 385. Querschnitt durch einen älteren Kaninchen-Embryo, um die Umwachsung der Perikardialhöhle durch die Pleurahöhlen zu zeigen. Aus BALFOUR.

ht Herz, *pc* Herzbeutel oder Perikardialhöhle, *pl.p* Brust- oder Pleurahöhle, *lg* Lunge, *al* Darmrohr, *ao* Rückenaorta, *ch* Chorda, *rp* Rippe, *st* Brustwand, *sp.c* Rückenmark.

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. 230) 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. 230), 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 mit ihm angelegt haben. Das vordere oder arterielle Ende des Herzschauchs verlängert sich in ein unpaares Gefäß, den Truncus arteriosus, der noch unterhalb der Kopfdarmhöhle nach vorn verläuft. Der Truncus teilt sich in der Gegend des ersten Schlundbogens in zwei Schenkel, welche von links nach 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. 137 u. 147 *ao*); sie nehmen oberhalb des Darmdrüsenblattes, zu beiden Seiten der Chorda dorsalis, ihren Weg unter den Rückensegmenten. Sie geben seitliche Äste ab, unter denen sich bei den Amnioten die Arteriae omphalo-mesentericae durch bedeutendere Größe auszeichnen. Diese begeben sich zum Dottersack und führen zum größten Teil das Blut aus den beiden primitiven Aorten in den Gefäßhof hinein, wo es den Dotterkreislauf durchmacht.

Beim Hühnerembryo, dessen Verhältnisse ich der Darstellung zugrunde legen will (Fig. 386), verlassen die beiden Dotterarterien *R.Of.A.*, *L.Of.A.* die Aorten in einiger Entfernung von ihrem Schwanzende und treten zwischen Darmdrüsenblatt und viszeralem Mittelblatt seitwärts aus der embryonalen Anlage in den hellen Fruchthof hinein, durchsetzen ihn und verteilen sich im Gefäßhof. Sie lösen sich hier in ein enges Netz von Gefäßröhren auf, die, wie ein Durchschnitt (Fig. 147) zeigt, zwischen dem Darmdrüsenblatt und viszeralem Mittelblatt im Mesenchym liegen und nach außen gegen den Dotterhof durch ein größeres Randgefäß (Fig. 386 *ST*), den Sinus terminalis, scharf abgegrenzt sind. Der Sinus bildet einen 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 omphalomesenterica* (*R.Of.* u. *L.Of.*), die in das hintere Ende des Herzens (*H*) eintritt.

In dem Gefäßnetz beginnt beim Hühnerembryo bereits am 2. Brütage die Blutbewegung sichtbar zu werden. Zu dieser Zeit ist das Blut noch eine helle Flüssigkeit, die nur wenig geformte Bestandteile besitzt. Denn die meisten Blutkörperchen liegen jetzt noch haufenweise an den Wandungen der Röhren, wo sie die schon früher erwähnten Blutinseln (Fig. 145 *i*) bilden, welche das rotgesprenkelte Aussehen des Gefäßhofs veranlassen. Die Herzkontraktionen, durch welche das Blut in Bewegung gesetzt wird, sind am Beginn erst langsam, werden

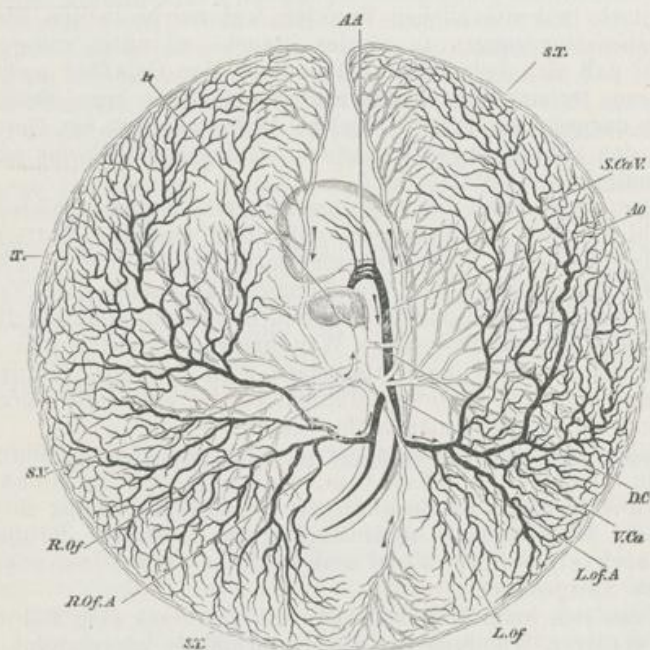


Fig. 386. Schema des Gefäßsystems des Dottersackes vom Hühnerembryo am Ende des 3. Brütages. Nach BALFOUR.

Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt. Der Teil des dunklen 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 Dotterarterie, S.T Sinus terminalis, L.Of linke, R.Of rechte Dottervene, S.V Sinus venosus, D.C Ductus Cuvieri, S.Ca.V. obere, V.Ca untere Kardinalvene. Die Venen sind hell gelassen, die Arterien schwarz schattiert.

dann rascher und rascher. Ihr Mittel beträgt nach PREYER 130. bis 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 pulsieren beginnt, sind in dem Myokard noch keine Muskelfibrillen nachzuweisen; es ergibt sich hieraus die interessante Tatsache, daß protoplasmatische, noch nicht differenzierte Zellen rhythmische, kräftige Kontraktionen auszuführen imstande 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 Teilung begriffenen Zellen zur Nahrung zugeführt werden.

Mit dem Dottergefäßsystem des Hühnerembryo stimmt das der Säugetiere im allgemeinen überein und unterscheidet sich von ihm nur in einigen mehr nebensächlichen Punkten, auf welche in den Elementen nicht näher eingegangen zu werden braucht, so unter anderem auch dadurch, daß sich bei einigen Säugetieren der Gefäßhof nicht durch einen Sinus terminalis nach außen abgrenzt. Eine kurze Besprechung verdient dagegen die Frage: Welche Bedeutung hat ein Dotterkreislauf bei den Säugetieren (Fig. 159 *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 Säugetiere mit einem reicheren Dottermaterial gleich den Eiern der Reptilien ausgestattet waren (vgl. S. 151), und zweitens, daß die nach dem Furchungsprozeß entstehende Keimblase sich sehr ausdehnt, und daß sie in ihrem Innern mit einer 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 gesorgt ist.

Außer den Dottergefäßen entsteht bei den höheren Wirbeltieren noch ein zweites Gefäßsystem, welches sich außerhalb des Embryo in den Eihäuten ausbreitet und eine Zeitlang die übrigen Gefäße des Körpers durch seine Mächtigkeit übertrifft. Es dient dem Allantoiskreislauf der Vögel und Reptilien, dem Placentarkreislauf der Säugetiere.

Wenn sich beim Hühnerembryo der Harnsack (Fig. 154 u. 155 *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 Keimblasencölom zwischen die seröse Hülle und den Dottersack hineinwächst, dann treten auch in seiner Wand zwei Blutgefäße auf, die vom Ende der beiden primitiven Aorten hervorgehen: die Nabelgefäße (*Arteriae umbilicales*). Aus dem dichten Kapillarnetz, 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 CUVIERSchen Gängen (s. S. 390) begeben und nahe an ihrer Einmündung in den Venensinus ihr Blut in sie ergießen. Bald verkümmert das Endstück der rechten Vene, während die linke ihre Seitenäste aufnimmt und sich in demselben Maße zu einem ansehnlicheren Stamm entwickelt. Sie verliert jetzt auch ihre ursprüngliche Einmündung in den CUVIERSchen 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 direkt in den Venensinus ein (HOCHSTETTER).

Nabel- und Dottervene ändern während der Entwicklung ihren Durchmesser in entgegengesetzter Richtung: während der Dotterkreis-

lauf 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 Maße 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 Atmungsprozeß. Es schmiegt sich nämlich der Harnsack, wenn er größer geworden ist, z. B. beim Hühnerembryo, dicht der serösen Hülle an, breitet sich nahe der Luftkammer und unter der Schale aus, so daß das in ihm zirkulierende Blut mit der atmosphärischen Luft in Gasaustausch treten kann. Seine Bedeutung für die Atmung im Ei verliert er erst von dem Augenblick, wo das Hühnchen mit dem Schnabel die Eihülle durchstößt und nun die Luft aus der Luftkammer direkt einatmet. Denn jetzt ändern sich die Zirkulationsverhältnisse im ganzen Körper, da mit dem Eintritt des Atmungsprozesses die Lunge ein größeres Blutquantum aufzunehmen imstande ist, was eine Verkümmern der Nabelgefäße zur Folge hat (vgl. S. 147, 148).

Eine noch wichtigere Rolle spielt der Umbilical- oder Placentarkreislauf bei den Säugetieren. Denn hier leiten die beiden Nabelarterien das Blut zu der Placenta oder dem Mutterkuchen. Nachdem sich in diesem Organ das Blut mit Sauerstoff und ernährenden Substanzen beladen hat, fließt es anfangs durch zwei, später durch eine Nabelvene wieder zum Herzen zurück.

C. Die Umwandlungen im Bereiche des Arteriensystems.

Die großen Gefäße, die am Anfang der Entwicklung angelegt werden, sind von denen des ausgebildeten Tieres oft sehr verschieden; sie haben mannigfache Umwandlungen durchzumachen, von welchen diejenigen besonderes Interesse beanspruchen, die sich an den großen Arterienstämmen in der Nähe des Herzens, an den Aortenbögen, abspielen. Bei allen Wirbeltieren nämlich entstehen zur Seite des Halses, wo sich die Kiemenspalten und Viszeralbögen gebildet haben, im Verlaufe der letzteren auch größere Gefäße, deren Zahl sich nach neueren Untersuchungen auf sechs beläuft (Fig. 387 A.B 1-6). Ihren Ursprung nehmen sie von dem unterhalb des Schlunddarms verlaufenden Truncus arteriosus (Fig. 387 ra), 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. 147 ao). Sie werden daher auch als die Aortenbögen, besser aber wohl als die Schlundbogengefäße bezeichnet. Bei den durch Kiemen atmenden Wirbeltieren gewinnen sie eine Bedeutung für den Atmungsprozeß und verlieren frühzeitig ihre einfache Beschaffenheit. Aus ihrem ventralen Anfangsstück, der Arteria afferens branchialis (Fig. 389 A.a.br.) nehmen zahlreiche Seitenästchen (J.K) ihren Ursprung und begeben sich zu den Kiemenblättchen, die aus dem Schleimhautüberzug des Schlundbogens in großer Anzahl entstanden sind; hier lösen sie sich in dichte Kapillarnetze auf. Aus diesen sammelt sich das Blut wieder in ein ausführendes Stämmchen, die Arteria efferens branchialis (A.e.br.), die in das obere Ende des Schlundbogengefäßes einmündet. Je stärker die ventralen und dorsalen Seitenäste werden, um so mehr wird das Schlundbogengefäß in seinem mittleren Teil unschein-

bar. Dann hat es sich aufgelöst in ein Anfangsstück, die Kiemenarterie oder Arteria afferens branchialis (*A.a.br.*), die sich in zahlreichen Ästen zu den Kiemenblättchen begibt und in ein Kapillarnetz übergeht, und in ein oberes Stück, die Kiemenvene oder Arteria efferens branchialis (*A.e.br.*), welche das Blut wieder aufnimmt.

Da sich nun bei den Amnioten keine Kiemenblättchen entwickeln, kommt es bei ihnen auch nicht zur Bildung von zu- und abführenden Kiemengefäßen (Kiemenarterien und Venen), sondern es behalten die Schlundbogengefäße ihre ursprünglich einfache Beschaffenheit. Sie sind aber zum Teil nur von kurzem Bestand; bald erleiden sie dadurch, daß größere Strecken vollständig zurückgebildet werden, tiefgreifende Metamorphosen, die sich bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren in etwas verschiedener Weise vollziehen. Hier soll nur eine Darstellung vom Menschen gegeben werden.

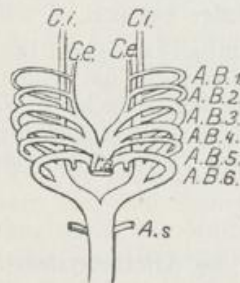


Fig. 387.

Fig. 387. Schema für die Aortenbogen der Säugetiere. Nach HOCHSTETTER. *A.B.* Aortenbogen, *C.e.* Carotis ext., *C.i.* Carotis int., *Tr.a.* Truncus arteriosus, *A.s.* Art. subclavia.

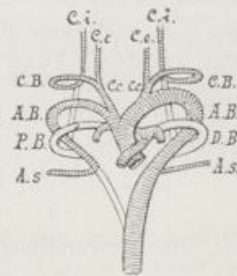


Fig. 388.

Fig. 388. Schema der Arterien, welche sich bei den Säugetieren aus den Aortenbogen und den Aortenwurzeln entwickeln. Nach HOCHSTETTER. *D.B.* Ductus Botalli, *A.B.* Aortenbogen, *P.B.* Pulmonalbogen, *A.s.* Art. subclavia, *C.B.* Carotidenbogen, *C.e.* Carotis communis, *C.e.* u. *C.i.* Carotis ext. und C. int.

Schon bei menschlichen Embryonen, die wenige Millimeter lang sind, teilt sich der aus dem einfachen Herzschlauch hervorgehende Truncus arteriosus in der Nähe des ersten Viszeralbogens 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 (Fig. 387 *A.B. 1-6*) in derselben Reihenfolge, in der auch beim Menschen und bei den übrigen Vertebraten die Schlundbogen hintereinander 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. 387 *C.e.*) entspringt aus dem Anfang des ersten Schlundbogengefäßes und wendet sich zur Ober- und Unterkiefergegend. Die Carotis interna

(Fig. 387 C.i) entsteht ebenfalls aus ihm, aber weiter dorsalwärts dort, wo die Umbiegung in die Aortenwurzeln erfolgt; sie leitet das Blut zum embryonalen Gehirn und zu dem sich entwickelnden Augapfel (Arteria ophthalmica). Vom letzten Bogen endlich sprossen kleine Zweige zu den sich entwickelnden Lungen hervor (Fig. 387).

Wie die kurze Skizze zeigt, ist die Anlage der aus dem Herzen entspringenden [Arterienstämme ursprünglich eine streng symmetrische. Frühzeitig aber treten Verkümmierungen einzelner Gefäßstrecken bis zum vollständigen Schwund ein, wodurch die symmetrische in eine asymmetrische Anlage umgewandelt wird. Zur Veranschaulichung dienen die Schemata (Fig. 388 u. 390), auf welchen die sich rückbildenden Strecken der Gefäßbahn hell gelassen, die weiter funktionierenden aber entweder durch eine schwarze Linie oder durch quere Striche markiert sind.

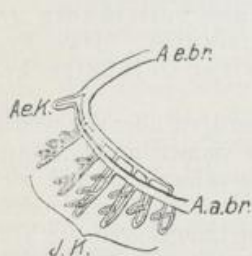


Fig. 389.

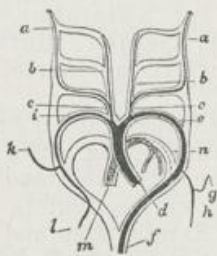


Fig. 390.

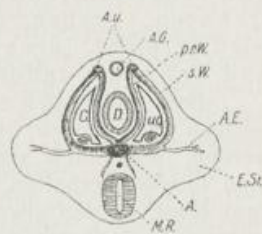


Fig. 391.

Fig. 389. Schema der Kiemengefäße bei Larven von *Rana esculenta* nach MAURER, modifiziert von HOCHSTETTER.

A.a.br. Arteria afferens branchialis (Kiemenarterie), *A.e.br.* Arteria efferens branchialis (Kiemenvene), *J.K.* Blutgefäßnetz der inneren Kieme, *Ae.k.* Gefäße der äußeren Kieme.

Fig. 390. Schematische Darstellung der Umwandlung der Schlundbogengefäße beim Säugetier. Nach RATHKE.

a Carotis interna, *b* Carotis externa, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der linken Seite, *f* Rückenarterie, *g* linke, *h* rechte Vertebralarterie, *h* linke, *i* rechte Subclavia (vierter Bogen der rechten Seite), *l* Fortsetzung der rechten Subclavia, *m* Lungenarterie, *n* Ductus Botalli derselben.

Fig. 391. Entwicklung der aus den Arterien der hinteren Gliedmaßen entspringenden sekundären Wurzeln der *A. umbilicales* beim Kaninchen. (Schema.)

A Aorta, *A.E.* Arteria des Extremitätenstümmels, *A.G.* Allantoisgang, *C* Leibeshöhle, *D* Enddarm, *E.St.* Extremitätenanlage, *A.u.* Arteria umbilicalis, *p.W.* u. *s.W.* primäre und sekundäre Wurzeln der *A. umbilicalis*, *M.R.* Medullarrohr, *U.G.* Urnierengang.

Zuerst verschwindet, schon mit dem Eintritt der Nackenbeuge, der erste und zweite Gefäßbogen, die Verbindungsstrecke ausgenommen, durch welche das Blut zur Carotis externa (Fig. 390 *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. 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 Truncus arteriosus, wenn er durch die

schon früher erwähnte Entwicklung einer Scheidewand seiner Länge nach geteilt wird. Dann bleibt der vierte Bogen (Fig. 390 *e*) mit dem aus der linken Kammer entspringenden Stamm (*d*) in Verbindung und erhält nur von der linken Kammer das Blut zugeführt (Fig. 388 *A.B.*). Der letzte Bogen (Fig. 390 *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 das letzte Paar der Gefäßbögen ergießen ihr Blut noch gemeinsam in die Aorta communis, mit Ausnahme eines gewissen Quantums, das durch Nebenäste teils zum Kopf (*c*) und zur Oberextremität, teils zu den noch kleinen Lungen strömt. Später indessen setzt sich der schon angebahnte Sondereungsprozeß 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 Übergewicht der linksseitigen über die rechtsseitigen Gefäßbögen bemerkbar (Fig. 390), 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 Verhältnis 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 Teil 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 Botallische Gang gleichfalls zurück im Zusammenhang mit der Lungenatmung. Denn wenn sich die Lungen mit den ersten Atemzügen ausweiten, sind sie in der Lage, 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 Aorta und Pulmonalis herstellt (vgl. auch Fig. 388 *D.B.*)

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 hinab. Hieraus erklärt sich der eigentümliche Verlauf des Nervus laryngeus inf. oder recurrens. Zur Zeit, wo der vierte Gefäßbogen noch vorn in seinem Bildungsgebiet am vierten Viszeralbogen gelegen ist, gibt der Vagus an den Kehlkopf ein kleines Ästchen ab, welches, um zu seinem Endbezirk zu gelangen, von unten her den Gefäßbogen umfaßt. Wenn nun dieser nach abwärts wandert, so muß durch ihn der Nervus laryngeus bis in die Brusthöhle mitherab-

gezogen werden und eine Schlinge bilden, deren einer Schenkel sich beim Eintritt in die Brusthöhle vom Stamm des Vagus abtrennt, auf der linken Seite sich um den Aortenbogen, auf der rechten Seite um die Subclavia 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* (Fig. 206) zum Darmkanal ab, ferner nahe ihrem hinteren Ende die beiden ansehnlichen Nabelgefäße (*Arteriae umbilicales*). Diese erfahren, wie zuerst HOCHSTETTER nachgewiesen hat, an ihrem Ursprung eine Umbildung (Fig. 391). „Sie entspringen nämlich zuerst als selbstständige, ventrale Äste aus der Aorta und passieren das dorsale Darmgekröse, um sich an den Seiten des Enddarms vorbei zur ventralen Leibeswand zu begeben und von hier aus neben dem Allantoisgang zur Placentaranlage zu gelangen. Frühzeitig jedoch schon bildet sich zwischen ihnen und den Wurzeln (*AE*) der Arterien der Hintergliedmassen, die aller Wahrscheinlichkeit nach von einer segmentalen Arterie der Lendenegend herzuleiten sind, eine jederseits in der Leibeswand verlaufende Anastomose (*sW*) aus. Indem sich nun die so gebildeten, sekundären Wurzelstämme (*sW*) der *A. umbilicales* rasch erweitern, verengern sich die primären (*pr.W*) und schwinden schließlich vollständig. So kommt es, daß dann die *A. umbilicalis* und die Arterie der hinteren Gliedmasse auf jeder Seite einen gemeinschaftlichen Ursprungsstamm besitzen.“

An der vorderen Bauchwand angelangt verlaufen die beiden *Art. umbilicales* zu beiden Seiten der Allantois, die sich später in Harnblase und Urachus sondert, zum Nabel, treten in die Nabelschnur ein und lösen sich in der Placenta in ein Kapillarnetz auf, aus welchem sich das Blut wieder in die Nabelvene (*Vena umbilicalis*) sammelt. Je mehr die Extremitäten bei älteren Embryonen an Größe zunehmen, um so ansehnlicher werden die als Seitenäste von den *Art. umbilicales* entspringenden *Art. 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 Blasen-nabelbänder (*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 Rumpfvenen betrifft, so sammelt sich das venöse Blut am Kopfe in den beiden Jugularvenen (Fig. 383 *vj* und Fig. 392), welche dorsal von den Schlundspalten nach abwärts ziehen und sich in der Gegend des Herzens mit den Kardinalvenen verbinden (Fig. 383 *vca* und Fig. 392). 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 CUVIERSchen Gänge (Fig. 383 *dc*, 392), aus denen sich später die beiden oberen Hohlvenen entwickeln. Eine derartige symmetrische Anordnung zeigt das Rumpfvenensystem zeitlichen bei den Fischen. Die CUVIERSchen Gänge liegen auf den frühesten Stadien eine Strecke weit in der Seitenwand des primitiven Herzbeutels, wo sie vom Rücken zur Vorderwand des Rumpfes herabziehen (Fig. 383); 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 CUVIERSchen Gängen auch noch die Eingeweidevenen hinzu (Fig. 382 *V.om* u. *Vu* und Fig. 383 *dv* u. *nv*), die paarigen Dotter- und Nabelvenen; sie verbinden sich untereinander zu dem gemeinsamen Venensinus, der schon bei der Entwicklung des Herzens (S. 374) 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 Maße unscheinbarer, als der Dottersack zum Nabelbläschen einschrumpft. Sie laufen nahe beieinander 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. 382 *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. 392). Sie tritt von Anfang an als ein kurzes, unpaares Gefäß rechterseits von der Aorta im Gewebe zwischen dem obersten Abschnitt der beiden Urnieren auf und verbindet sich kaudalwärts mit den Kardinalvenen durch Anastomosen (Fig. 392). Am Herzen mündet sie in den Venensinus.

An der kurz beschriebenen Urform des Venensystems (Fig. 392) vollziehen sich später beim Menschen besonders drei Umwandlungen: 1. Die Venen münden statt in den Venensinus direkt in den Herzvorhof. 2. Die symmetrische Anordnung im Gebiet der CUVIERSchen Gänge, der Jugular- und der Kardinalvenen, 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 dann den glatten Bezirk der Vorhofswand, welcher der Muskeln entbehrt (His). In ihm finden sich die getrennten Mündungen der CUVIERSchen 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 CUVIERSchen 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 (S. 380) als Pleuroperikardialfalte beschrieben wurde. Indem diese mit dem Mediastinum verwächst, geraten die CUVIERSchen Gänge aus der Rumpfwand in das Mediastinum hinein und kommen in der Medianebene näher aneinander zu liegen. Unter ihren Zuflußbahnen gewinnen die Jugularvenen immer mehr die Oberhand über die Kardinalvenen (Fig. 394) aus einer dreifachen Ursache. Einmal eilt der obere Körperabschnitt und namentlich das Gehirn im Wachstum dem unteren Körperabschnitt weit voraus, und zweitens erwächst in diesem den Kardinalvenen eine Konkurrenz in der unteren Hohlvene, welche an ihrer Stelle die Ableitung des Blutes übernimmt. Drittens münden, wenn sich die vorderen Gliedmaßen anlegen, noch die *V. subclaviae* (Fig. 392–394) in die *V. jugularis* ein. Infolgedessen erscheint jetzt ihr unterer Abschnitt von der Einmündung der *V. subclavia* an als die unmittelbare Fortsetzung des CUVIERSchen Ganges und wird mit ihm zusammen als obere Hohlvene bezeichnet (Fig. 393 *V. cava sup. dext.*). 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. 393 *V. cava sup. dextra*) mehr gerade von oben nach unten zum Herzen herabsteigt, muß die linke 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 (Fig. 393) des Herzens aufnimmt.

Bei den Reptilien, Vögeln und vielen Säugetieren erhält sich ein derartiges Stadium mit zwei oberen Hohlvenen dauernd, beim Menschen besteht es nur in den ersten Monaten. Dann kommt es zu einer teilweisen Rückbildung der linken oberen Hohlvene. Eingeleitet wird die Rückbildung dadurch, daß sich zwischen dem linken und dem rechten Stamme eine quere Anastomose (Fig. 393) ausbildet. Diese führt das Blut von der linken auf die rechte Seite herüber, wo die Bedingungen für den Rückfluß des Blutes zum Herzen günstigere sind. Infolgedessen wird der Endabschnitt der rechten Hohlvene bedeutend stärker (Fig. 393), der Endabschnitt der linken dagegen in demselben Grade schwächer. Schließlich tritt hier eine vollständige Verödung der Blutbahn ein (Fig. 394) bis auf den in der Kranzfurche eingeschlossenen Teil (Fig. 394 *Sinus coron.*). Dieser 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 Kardinalvenen (Fig. 392 *V. card.*). Dieselben sammeln das Blut aus den Nieren und der hinteren Rumpfwand, aus der Beckenhöhle und aus den hinteren Extremitäten. Aus der Beckenhöhle nehmen sie die *V. hypogastricae* und von den Extremitäten die *V. iliacae externae* und ihre Fortsetzung, die *V. femorales*, auf. Auf diese Weise sind die Kardinalvenen ursprünglich, wie bei den Fischen, die Hauptsammelstämme der unteren Rumpfhälfte. In der Folgezeit aber

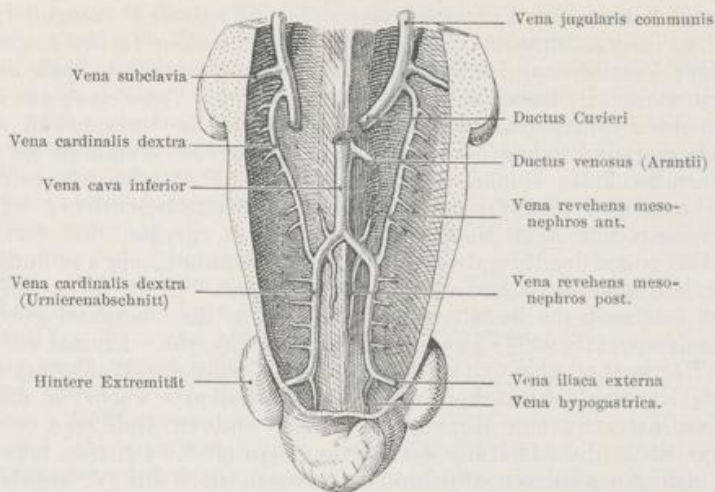


Fig. 392. Stadium des Venensystems eines menschlichen Embryo, welches sich an das in den Figuren 382 u. 383 dargestellte Stadium anschließt und die Entwicklung der Vena cava superior und inferior erläutert. Nach KOLLMANN.

Im Brustabschnitt des Rumpfes sind die beiden Ductus Cuvieri vorhanden, welche getrennt in das Herz einmünden. Sie werden später zu den zwei Venae cavae superiores, einer dextra und einer sinistra. Sie nehmen von den oberen Extremitäten die Venae subclaviae auf und von der unteren Rumpfhälfte die beiden Venae cardinales. Von der Vena cava inferior besteht nur die obere Hälfte als unpaares Gefäß, mit der sich dicht am Herzen der Ductus Venosus Arantii verbindet; ihr unteres Ende hängt durch eine linke und eine rechte Anastomose, in welcher die Vena revehens mesonephros ant. u. post. einmündet, mit den unteren Abschnitten der beiden Kardinalvenen zusammen. In diese ergießen sich die Vena iliaca externa und Vena hypogastrica, die entsprechend der geringen Größe der hinteren Extremitäten noch unscheinbar sind.

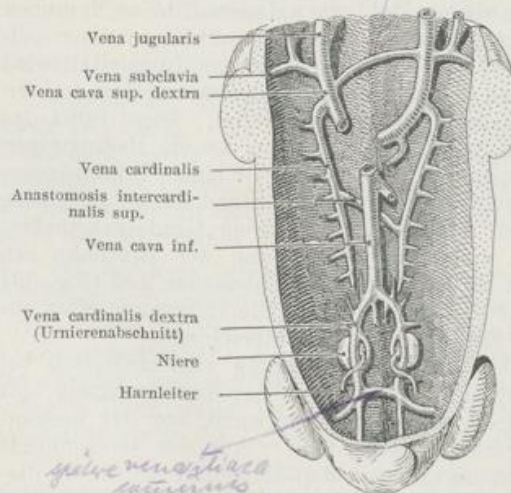


Fig. 393. Stadium der Venenentwicklung, welches auf das in Fig. 392 abgebildete Stadium folgt. Nach KOLLMANN.

Drei wichtige Queranastomosen sind zwischen dem linken und rechten Längsstamm des Venensystems entstanden: 1. zwischen den beiden Ductus Cuvieri oder den Venae cavae sup.; 2. die Anastomosis intercardinalis infer. zwischen den unteren Enden der beiden Venae cardinales oberhalb der Einmündung der Vena iliaca; 3. die Anastomosis intercardinalis superior im Brustabschnitt des Rumpfes zwischen den oberen Hälften der beiden Kardinalvenen.

Durch die drei Anastomosen wird der venöse Blutstrom allmählich mehr aus der linken in die rechte Körperhälfte übergeleitet und dadurch die spätere Asymmetrie im Verlauf der Hauptvenenstämme angebahnt. *n* Niere, *ur* Ureter.

verlieren sie an Bedeutung, indem an ihrer Stelle die untere Hohlvene zum Hauptsammelstamm wird. An ihr hat man zwei Strecken zu unterscheiden, welche ihrem Ursprung nach verschieden sind: eine

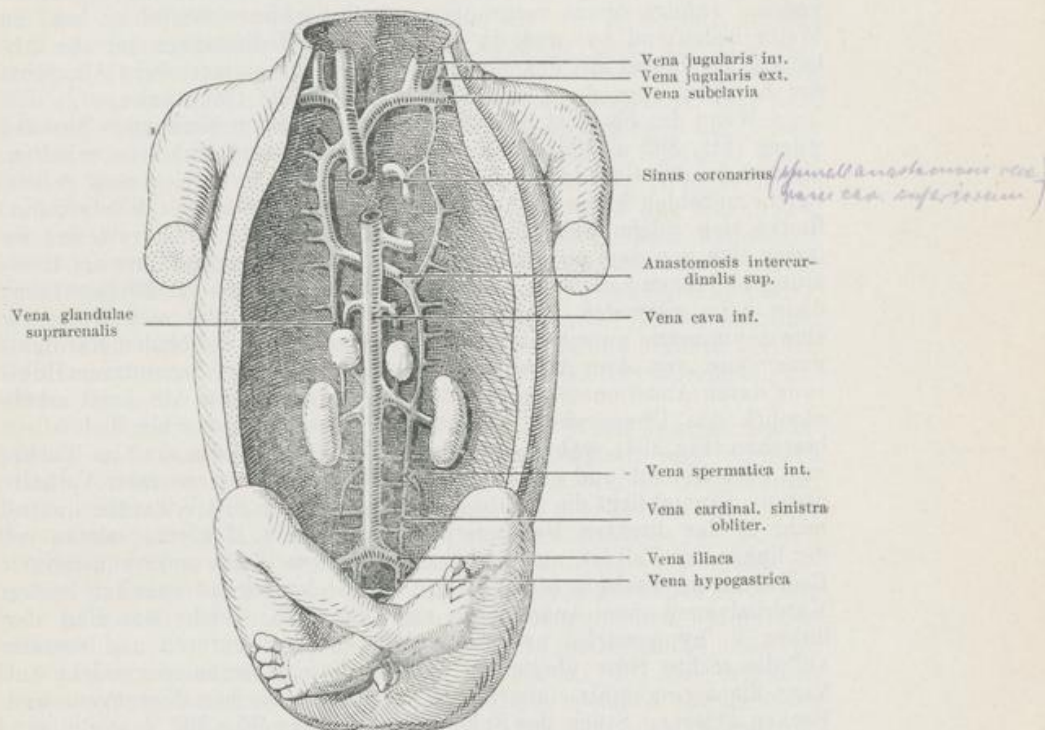


Fig. 394. Stadium der beginnenden Obliteration von einigen Stämmen der ursprünglich paarigen Anlage des Venensystems. Nach KOLLMANN.

Die Vena cava sup. sin. bildet sich zurück und schwindet später ganz auf der mit punktierten Linien angegebenen Strecke. Durch die schon in Fig. 393 abgebildete Queranastomose wird das Blut der linken oberen Körperhälfte in die rechte Vena cava sup. überleitet. Die Anastomose wird zur Vena anonyma sinistra, welche die Vena iugul. sin. und V. subclavia sin. aufnimmt.

Nur der in das Herzfleisch eingebettete Abschnitt der ursprünglichen Vena cava sup. sin. erhält sich als Sinus coronarius cordis, weil er die Herzvenen aufnimmt. Aus dem oberen Abschnitt der Kardinalvenen ist jetzt die Vena azygos und hemiazygos entstanden, von denen die letztere nach Obliteration der Vena cava sup. sin. ihr Blut durch die in Fig. 393 beschriebene Anastomosis intercardinalis superior in die Vena azygos überleitet.

Der untere Abschnitt der linken Kardinalvene beginnt sich, soweit es durch punktierte Linien angegeben ist, ganz zurückzubilden, während auf der rechten Körperseite aus ihm der untere Teil der Vena cava infer. entstanden ist und jetzt die direkte Fortsetzung ihres oberen Teiles bildet (vgl. Fig. 393 mit 394).

Die in Fig. 393 beschriebene Anastomosis intercardinalis infer. wird zur Vena iliaca communis sin.

Von dem unteren Abschnitt der linken Kardinalvenen erhält sich ein kleineres Stück als oberes Ende der Vena spermatica sinistra, deren Einmündung in die linke Vena renalis auf diese Weise seine entwicklungsgeschichtliche Erklärung findet.

kürzere, obere, und eine längere, untere. Erstere tritt, wie schon erwähnt, als ein unscheinbares Gefäß rechterseits von der Aorta im Gewebe zwischen beiden Urnieren auf (Fig. 392), letztere dagegen

entwickelt sich später aus dem hinteren Abschnitt der rechten Kardinalvene (Fig. 394). Es verbindet sich nämlich der vorn selbständig entstandene Teil der unteren Hohlvene bald nach seiner Anlage in der Gegend der Vena renalis (Fig. 392 u. 393) durch Queräste mit den beiden Kardinalvenen. Infolge 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 Kardinalvenen darbietet, wird er endlich die Hauptbahn.

Wenn das bis jetzt beschriebene Stadium zum bleibenden Zustand würde (Fig. 392 u. 393), so würden wir eine untere Hohlvene erhalten, die sich in der Gegend der Nierenvenen in zwei Parallelstämme gabelt, welche 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 Kardinalvenen aus, von dem Augenblick, wo diese sich mit der unteren Hohlvene durch Anastomosen verbunden haben. Der rechte Abschnitt erhält nämlich das Übergewicht, erweitert sich und bleibt schließlich allein bestehen (Fig. 394), während der linke (Fig. 394 V. cardin. sin.) im Wachstum zurückbleibt und eingeht. Es erklärt sich dies aus zwei Verhältnissen. Einmal liegt die rechte Kardinalvene (Fig. 393 V. cardin. dextr.) mehr in der direkten 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 Kardinalvenen eine Anastomose aus (Fig. 393), 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 Kardinalvene (Fig. 394 V. cardin. sin. obl.) außer Funktion gesetzt und verfällt dem Untergang gleichzeitig mit der Rückbildung der Urniere. Die rechte Kardinalvene ist nun eine Strecke weit zur direkten Fortsetzung der unteren Hohlvene geworden, und zwar liefert sie den Abschnitt derselben, welcher zwischen der Nierenvene und der Teilung in die Venae iliacae communes gelegen ist (Fig. 394).

Während der Bauchteil der linken Kardinalvene (Fig. 394 V. cardin. sin. obl.) eingeht und der entsprechende Abschnitt von der rechten Kardinalvene das untere Stück der unteren Hohlvene liefert, bleiben ihre Brustteile in reduzierter Form bestehen; denn sie nehmen aus den Interkostalräumen das Blut auf (Fig. 393 V. card., Fig. 394). Hier ist jetzt noch eine letzte Metamorphose nachzutragen, durch welche ebenfalls eine Asymmetrie zwischen beiden Körperhälften herbeigeführt wird. Im Brustteil des Körpers werden die ursprünglichen Zirkulationsverhältnisse durch die Rückbildung der linken, oberen Hohlvene verändert (Fig. 394). Der direkte Abfluß der linken Kardinalvene zum Vorhof wird erschwert und hört schließlich unter Rückbildung der oberen Wegestrecke ganz auf. Währenddem nimmt eine Anastomose (Anastomosis intercardialis 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 Brustteil der linken Kardinalvene und ihre Anastomose zur linken V. hemiazygos, die rechte

an Stärke überwiegende Kardinalvene wird zur *V. azygos*. Somit ist nach vielen Umwegen der bleibende Zustand im Bereich des Rumpfenensystems mit seiner Asymmetrie und seinem Übergewicht 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 Zeitlang 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 aber dann in sehr beträchtlicher Weise vergrößert, während der Dottersack im Gegenteil verkümmert, müssen andere Blutbahnen, jetzt die Nabelvenen, Ersatz schaffen. Wenn schließlich der Placentarkreislauf mit der Geburt aufhört, können die Venenstämme des Darmkanals, die mittlerweile sehr ansehnlich geworden sind, den Bedarf decken.

Wenn die Lebergänge aus dem Duodenum in das ventrale Darmgekröse und das Septum transversum hineinwachsen und Sprossen treiben, umfassen sie die beiden am Darm verlaufenden Dottervenen, die an dieser Stelle durch zwei ringförmige, das Duodenum umgebende Queranastomosen (*Sinus annularis*, *His*) zusammenhängen (Fig. 383 *dv*). An diesen beiden venösen Ringen schwindet von dem nach hinten gelegenen der rechte Schenkel, von dem dicht davor gelegenen Ring der linke Schenkel, wie ebenfalls *His* zuerst bei menschlichen Embryonen nachgewiesen hat, und wie die beiden für Kaninchenembryonen von HOCHSTETTER entworfenen Schemata (Fig. 395 u. 396) klar erkennen lassen. Infolgedessen ist jetzt aus den paarigen Gefäßen ein einfaches Endstück der *Vena omphalomesenterica* entstanden, das in spiralem Verlauf den Darm umgreift. Es nimmt in der Gegend des Pankreas die *V. mesenterica* auf. Von der *V. omphalomesenterica* werden Seitenzweige frühzeitig an die Leberanlage abgegeben; sie werden, je mehr sich die Leber vergrößert, um so ansehnlicher (*V. hepaticae advehentes*) und lösen sich (Fig. 232) zwischen dem Netzwerk der Leberzylinder (*lc*) in ein Kapillarnetz (*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 Dottervene zurückführen. Infolgedessen wird die zwischen den *V. hepaticae advehentes* und *revehentes* gelegene Bahn der Dottervene immer unscheinbarer und verodet schließlich ganz, indem alles Blut vom Dottersack für den Leberkreislauf verwendet wird. Es vollzieht sich hier im ganzen derselbe Prozeß wie bei den kiemenatmenden Wirbeltieren an den Gefäßen der Schlundbogen, die auch mit der Entstehung der Kiemenblättchen in Kiemenarterien, Kiemenvenen und ein dazwischen geschaltetes Kapillarnetz aufgelöst werden (s. S. 385).

Schon frühzeitig nehmen die zwei Nabelvenen am Leberkreislauf teil. Sie verlaufen ursprünglich von der Nabelschnur an in der vorderen Bauchwand (Fig. 382 *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 teilweise (wie auch beim Hühner-Embryo, S. 384) und wird, soweit sie erhalten bleibt, zu einer Bauchdeckenvene. Die linke Nabelvene dagegen gibt am Septum transversum Anastomosen zu benachbarten Venen ab, von welchen eine sich unter der Leber zum Ringsinus der Dottervenen begibt und dadurch einen Teil 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 zirkuliert, mit dem Blut des Dottersacks gemischt, in den von den Dottervenen aus entwickelten Bahnen, in den *V. hepaticae advehentes* und *revehentes* durch die Leber;

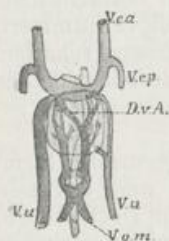


Fig. 395.

Fig. 395. Verhalten der Vena omphalomesenterica und V. umbilicalis zu Darm und Leber bei einem Kaninchen-Embryo vom Beginn des 12. Tages. Schema nach HOCHSTETTER.

D.v.A. Ductus venosus Arantii, *V.ca* u. *V.ca.p.* Vena cardinalis ant. u. post., *V.u* V. umbilicalis, *V.o.m* V. omphalomesenterica.

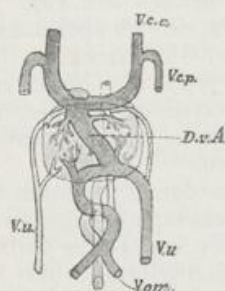


Fig. 396.

Fig. 396. Schema der Entwicklung des Lebervenensystems der Säuger. Nach HOCHSTETTER.

Die zugrunde gegangenen Abschnitte der *V. omphalomesentericae* und *V. umbilicalis* sind lichter gehalten. Bezeichnungen wie in Fig. 395.

und der Placenta das Nabelvenenblut an Menge so zugenommen hat, daß der Leberkreislauf es nicht zu fassen vermag. Dann entwickelt sich aus Anastomosen eine direktere Zweigbahn, der Ductus venosus Arantii (Fig. 397 *d.A.*), zwischen Nabelvene (*n.v.*) und unterer Hohlvene (*c.i''*) an der unteren Fläche der Leber. Es tritt so das Verhältnis ein, welches bis zur Geburt bestehen bleibt: an der Leberpforte teilt sich das Placentarblut (*n.v.*) in zwei Ströme. Der eine Strom geht direkt 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 Darmkanals und gelangt schließlich durch die *V. hepaticae revehentes* (*h.r.*) gleichfalls in die untere Hohlvene (*c.i''*).

Über die Entwicklung der Pfortader ist jetzt noch einiges nachzutragen. Sie ist in der Fig. 397 als ein unpaares Gefäß (*pf.a.*) zu

es fließt darauf in den Vorhof durch das Endstück der Dottervene. Dieses 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 Leberkreislauf durchmachen. Ein direkter Abfluß zur unteren Hohlvene durch den Ductus venosus Arantii existiert noch nicht. Ein solcher aber wird von dem Moment an notwendig werden, wo durch das Wachsen des Embryo

sehen. Sie mündet in die rechte zuführende Lebervene ein, bezieht ihre Ursprungswurzeln aus dem Gebiet des Darmkanals 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 nebeneinander am Darmkanal hinflaufen; auf der Strecke dagegen, wo sie zur Leber treten und durch zwei ringförmige, das Duodenum umgreifende Anastomosen zusammenhängen, entsteht der unpaare Stamm in der schon auf S. 395 beschriebenen Weise. Die Pfortader läuft daher erst links um das Duodenum nach hinten herum und kommt dann an seiner rechten Seite hervor. Sie bezieht ihr Blut teils von dem Dottersack, teils von dem Darmkanal 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. 397). 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 verodet 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 Darmkanal 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 zirkuliert. Rein arterielles Blut enthält nur die von der Placenta herkommende Nabelvene, von der aus wir den Kreislauf verfolgen wollen.

An der Leber angelangt, teilt sich der Strom der Nabelvene in zwei Arme. Ein Strom geht direkt 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,

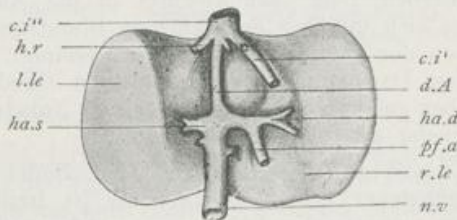


Fig. 397. Leber eines achtmonatigen menschlichen Embryo, von der unteren Fläche gesehen. Aus GEGENBAUR.

l.le linker Leberlappen, *r.le* rechter Leberlappen, *n.v.* Nabelvene, *d.A.* Ductus Arantii, *pf.a.* 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.

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 infolge der Stellung der Eustachischen Klappe, und da das ovale Loch noch offen ist, durch dieses in den linken Vorhof zum größten Teil übergeleitet. Der andere, kleinere Teil 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 Teil ihres stark venösen Blutes an die Lungen, den anderen Teil 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 Teil aus der Lunge, welche ihr Blut, das zu dieser Zeit venös ist, in den linken Vorhof ergießt. Es wird in den Aortenbogen getrieben und teils durch seine Seitenäste an den Kopf und die oberen Gliedmaßen (*Carotis communis*, *Subclavia*) abgegeben, teils nach abwärts in die *Aorta descendens* weitergeleitet, wo sich mit ihm der venösere Blutstrom aus dem *BOTALLISCHEN* Gang von der rechten Herzkammer vereinigt. Das gemischte Blut wird an den Darmkanal und die unteren Gliedmaßen verteilt, 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 Lunge später mehr Blut aufzunehmen imstande ist, da ferner das ovale Loch und der *BOTALLISCHE* Gang in den letzten Monaten enger werden. Infolge 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 infolge der Geburt.

Große Veränderungen werden jetzt herbeigeführt durch den Eintritt der Lungenatmung 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. Infolgedessen schließt sich der *BOTALLISCHE* Gang (*Fig. 390 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 infolge der besonderen Klappenvorrichtungen 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 *BOTALLISCHEN* 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 Organes gedacht, welches in der deskriptiven Anatomie meist bei den Organen des Kreislaufs besprochen zu werden pflegt, — der Milz. Entwicklungsgeschichtlich ist über sie nur wenig zu berichten. Schon bei menschlichen Embryonen von 7 mm Länge (His) wurde ihre erste Anlage im Mesogastrium, in der Nähe des Magens aufgefunden. Einen Querschnitt durch die Milzanlage und den Magen eines 27 Tage alten menschlichen Embryo zeigt Fig. 398 nach HOCHSTETTER. Über die Abstammung des die Milzanlage bildenden Zellmaterials gehen die Angaben der einzelnen Forscher noch auseinander.

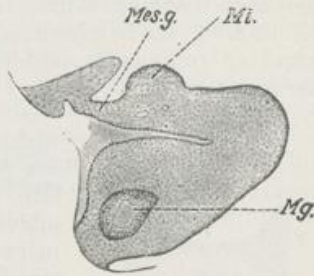


Fig. 398. Querschnitt durch die Milzanlage und den Magen eines 27 Tage alten menschlichen Embryo. Nach HOCHSTETTER.
Mi Milz, Mg Magen, Mes.g Mesogastrium.

II. Die Entwicklung des Skeletts.

Mit Ausnahme der Chorda dorsalis, welche ihren Ursprung vom inneren Keimblatt herleitet, ist das Skelett der Wirbeltiere ein Produkt des Zwischenblattes, entstanden aus einer Reihe geweblicher Metamorphosen, über welche schon früher (S. 122, 364) ein allgemeiner Überblick gegeben worden ist. Man unterscheidet an ihm zwei Hauptteile: 1. das Achsenskelett, welches wieder in dasjenige des Rumpfes und des Kopfes zerfällt, und 2. das Extremitätenskelett. Das erstere ist das ältere und ursprünglichere, wie es denn allen Wirbeltieren zukommt; das letztere ist erst später entwickelt und wird in den niederen Abteilungen noch ganz vermißt (Amphioxus, Cyclostomen).¹

A. Das Achsenskelett.

1. Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein.

Die ursprüngliche Grundlage für das Achsenskelett aller Wirbeltiere ist die Rückenseite oder Chorda dorsalis, ein biegsames, stabförmiges Gebilde, das in der Achse des Körpers unter dem Nervenrohr und oberhalb des Darmes und der Aorta gelegen ist und vom Vorderende der Mittelhirnbasis bis zum Ende des Schwanzes reicht. Indem hinsichtlich ihrer ersten Anlage auf frühere Abschnitte des Lehrbuchs (S. 71 usw.) verwiesen wird, sei hier auf die weitere Umbildung noch näher eingegangen. Von vornherein sei gleich hervorgehoben, daß die Chorda sich zu einem wirklich funktionierenden, zur Stütze tauglichen Organ nur bei den niederen Wirbeltieren, 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 Darmdrüsenblatt abgeschnürt hat, nach außen durch Absonderung einer festen, homogenen Hülle, der Chordascheide, scharfer ab (Fig. 399 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 an der inneren Fläche der Chordascheide (Fig. 399) bleiben die Zellen klein und protoplasmatisch und bilden eine besondere Schicht, das Chordaepithel, welches durch Vermehrung und Umwandlung seiner Elemente eine Zunahme der Chordasubstanz herbeiführt. Bei allen höheren Wirbeltieren (Reptilien, Vögeln, Säugern) beginnt die Chorda, schon gleich nach ihrer ersten Anlage, in einzelnen Abschnitten rudimentär und überhaupt als Stützgebilde ganz unbrauchbar zu werden.

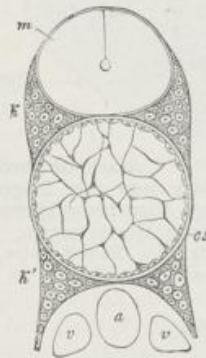


Fig. 399. Querschnitt durch die Wirbelsäule eines jungen Lachses. Nach GEGENBAUR.
cs Chordascheide, k Neuralbogen, k' Hämalbogen, m Rückenmark, a Rückenaorta, v Kardinalvenen.

Eine noch bedeutendere Rolle in der Entwicklung des Achsenskeletts als die Chorda spielt das Mesenchym in ihrer Umgebung. Wie ebenfalls schon früher dargestellt wurde (S. 122), bildet sich aus einem Abschnitt der Rumpfabschnitte, dem Sklerotom (Fig. 139 sk, Fig. 252 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 sogenannten häutigen Wirbelbögen. Auch seitlich dehnt sich bei den Embryonen das Mesenchym aus, dringt in die Lücken zwischen die einzelnen Rumpfabschnitte hinein und wandelt sich in dünne Bindegewebsplatten, die Zwischenmuskelbänder (Fig. 247, Fig. 249 li) (Ligamenta intermuscularia), um, durch welche die Rumpfmuskulatur in einzelne Muskelsegmente (ms) (Myomeren) zerlegt wird. An der vorderen und an der hinteren Fläche dieser Platten finden die Muskelfasern einen

Ansatz und Stützpunkt (vgl. Fig. 249 und den Text auf S. 244 u. 245).

Das hier in seiner Ausbreitung beschriebene Mesenchymgerüst bildet die Grundlage, aus welcher sich die Wirbelsäule nebst ihren Anhangsgebilden entwickelt; daher es denn auch in passender Weise als skelettbildende Schicht oder mit einem noch älteren Namen als „häutige Wirbelsäule“ bezeichnet wird. Es erfährt sehr verschiedenartige Modifikationen in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere und ruft so die verschiedenartigsten Formen des Achsenskeletts 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 Säugetiere. 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 nacheinander zwei histologische Metamorphosen erfährt, daß es zunächst teilweise verknorpelt, und daß später die knorpeligen Stücke in Knochengewebe umgewandelt werden. Oder mit anderen Worten: die zuerst angelegte, häutige Wirbelsäule geht bald in eine knorpelige über, und diese wird wieder durch eine knöcherner ersetzt. Im einzelnen vollzieht sich der Hergang in folgender Weise:

Beim Menschen beginnt der Verknorpelungsprozeß am Anfang des 2. Monats. An einzelnen Stellen der Gewebsmasse, welche die Chorda umhüllt, scheiden die Zellen eine knorpelige Grundsubstanz zwischen sich aus und rücken weiter auseinander, während auf anderen dazwischen gelegenen, kleineren Strecken das Gewebe seinen Charakter nicht verändert (Fig. 301, 326 *w* u. 400 *v*). Auf diese Weise sondert sich die skelettbildende Schicht in zahlreiche, auf dem Längsdurchschnitt heller aussehende Wirbelkörper (Fig. 400 *v*) und in die sie trennenden Zwischenwirbelscheiben (Ligamenta intervertebralia, *li*).

Mit dem Auftreten einer gegliederten Wirbelsäule hat die Chorda ihre Rolle eines stützenden Skelettstabes eingebüßt. Sie ist daher auch von jetzt ab einem allmählichen Untergang verfallen. Die in den Wirbelkörper eingeschlossenen Teile werden in ihrem Wachstum gehemmt, während die kleineren, in den weichen Zwischenwirbelscheiben gelegenen Strecken zu wuchern fortfahren (Fig. 400 *ch*). Dadurch gewinnt jetzt die Chorda, wie man zu sagen pflegt, ein perlschnurartiges Aussehen; verdickte, kugelige Abschnitte hängen durch dünne Verbindungsfäden untereinander 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. 301 *wb*). 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^r 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 Teil der Membran liefert den Bandapparat.

Beim Verknorpelungsprozeß nehmen die entstehenden Wirbelkörper eine bestimmte, gesetzmäßige Stellung zu den Rumpf- und Muskelsegmenten ein, in der Weise, daß sie jederzeit 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 alternieren in ihrer Stellung miteinander. Die Notwendigkeit einer derartigen Einrichtung ergibt sich von selbst aus der Aufgabe, welche Wirbelsäule und Muskulatur zusammen zu erfüllen haben. Die Skelettachse 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 Ver-

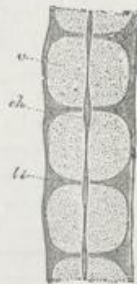


Fig. 400. Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo. Nach KÖLLIKER.

v knorpeliger Wirbelkörper, *li* Intervertebralligament, *ch* Chorda.

knorpelungsprozeß nicht in ganzer Ausdehnung der skelettbildenden Schicht erfolgen, sondern es müssen dehnbare Strecken zurückbleiben, welche eine Verschiebung der Knorpelstücke aneinander gestatten. Eine Verschiebung der Knorpelstücke aber ist selbstverständlicherweise 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 alternieren.

Noch ehe die knorpelige Wirbelsäule ganz angelegt ist, tritt sie bei dem Menschen und den Säugetieren 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 Gefäßkapillaren und Markzellen erfüllter Raum entsteht. In seiner Umgebung lagern sich Kalksalze im Knorpel ab. Von einem Teil der gewucherten Markzellen, die zu Osteoblasten werden, wird alsdann Knochensubstanz ausgeschieden. Auf diese Weise ist inmitten des Knorpelgewebes ein sogenannter Knochenkern oder ein Verknöcherungszentrum 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 untereinander verbunden werden. Die letzten Knorpelreste verknöchern erst nach der Geburt. Im 1. Lebensjahre verschmelzen die beiden Bogenhälften untereinander unter Entwicklung eines knöchernen Dornfortsatzes. Jeder Wirbel läßt sich dann nach Zerstörung der Weichteile in zwei Stücke, in den Körper und in den Bogen, zerlegen. Diese vereinigen sich erst zwischen dem 3. und 8. Jahre.

Zur Vervollständigung des Achsenskeletts tragen knorpelige Skeletteile 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 schmale Streifen der Zwischenmuskelbänder (Fig. 249 *li*) dem Verknorpelungsprozeß 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 Wirbeltieren (Fischen, vielen Amphibien, Reptilien) in einer mehr gleichartigen Weise überall zu größeren, die Rumpfwand

stützenden Spangen aus, während sie bei den Säugetieren 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 Skeletteil, das Brustbein, entstehen.

Das Brustbein, welches den Fischen und Dipneusten noch fehlt, bei den Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren aber vorkommt, ist ein Bildungsprodukt der Brustrippen und legt sich ursprünglich, wie zuerst RATHKE entdeckt hat, als eine paarige Bildung an, die frühzeitig zu einem unpaaren Skelettstück verschmilzt. Für den Menschen hat man gefunden, daß bei 3 cm langen Embryonen die fünf bis sieben 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 voneinander getrennt, später nähern sie sich in der Medianebene und beginnen untereinander 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.

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 teilweises Ausbleiben der sonst im embryonalen Leben erfolgenden Verwachsung der beiden Brustbeinleisten.

Rippen und Brustbein verknöchern teilweise unter Entwicklung besonderer Knochenkerne, die Rippen schon vom 2. Monat, das Brustbein erst ziemlich spät vom 6. Fötalmonat an (Fig. 401).

Durch ungleiche Ausbildung der einzelnen Wirbel- und Rippenanlagen und durch hier und da eintretende Verschmelzungen kommen die verschiedenen Abschnitte des Rumpfskeletts zustande: die Hals-, Brust- und Lendenwirbelsäule, das Kreuz- und Steißbein. Ein richtiges Verständnis dieser Skeletteile 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 Öffnung, durch welche die Vertebralarterie hindurchzieht, das Foramen transversarium. Der

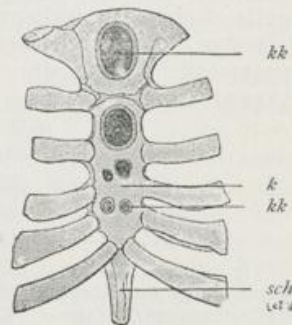


Fig. 401. Knorpeliges Brustbein mit Rippenansätzen eines zweijährigen Kindes mit mehreren Knochenkernen *kk*.
k Knorpel, *kk* Knochenkerne, *sch* Schwertfortsatz.

sogenannte Querfortsatz der Halswirbel ist mithin eine zusammengesetzte Bildung und sollte besser als Seitenfortsatz bezeichnet werden: denn die dorsal vom Foramen transversarium gelegene Knochenspanne 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 siebenten Halswirbel entwickelt sich zuweilen die Rippenanlage bedeutender, geht keine Verwachsung mit dem Wirbel ein, der infolgedessen auch kein Foramen transversarium besitzt, und wird unter den Abnormitäten des Skeletts 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 aneinander verloren und sind zu einem großen Knochen, dem Kreuzbein, verschmolzen. Dieses besteht bei menschlichen Embryonen aus fünf getrennten, knorpeligen Wirbeln, von denen sich namentlich die drei 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 Wirbeltieren selbständig auftreten,

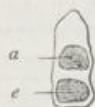


Fig. 402. Median-schnitt durch den Körper des Epistropheus mit Zahnfortsatz.

Im Knorpel sind zwei Knochenkern *e* und *a* zu sehen.

mit enthalten sind. In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht spricht hierfür die Art der Verknöcherung. Denn jeder Kreuzbeinwirbel verknöchert von fünf Kernen aus. Zu den drei typischen Kernen des Körpers und des Wirbelbogens gesellen sich noch in den Seitenfortsätzen große Knokerne 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 Teilen der Wirbelsäule, nämlich erst im 2.—6. Lebensjahre. Lange Zeit erhalten sich die fünf Kreuzbeinwirbel durch dünne Zwischenwirbelscheiben getrennt, welche vom 18. Jahre an zu verknöchern beginnen, ein Prozeß, der im 25. Jahre seinen Abschluß gefunden hat.

An das Kreuzbein schließen sich nach hinten noch vier bis fünf rudimentäre Steißwirbel an, welche dem Schwanzskelett der Säugetiere entsprechen und sehr spät erst ihre Knochenkern erhalten. Vom 30. Lebensjahre an können sie untereinander 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. 402 *a*) mit dem Epistropheus (*e*) 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 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. 402 a), der erst im 7. Lebensjahr mit dem Körper des Epistropheus vollständig verschmolzen ist.

Die selbständig gebliebenen Bogenhälften des Atlas verbinden sich ventralwärts von dem Zahnfortsatz untereinander durch einen Gewebstreifen, in welchem ein selbständiges 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.

2. Das Kopfskelett.

Von der Wirbelsäule unterscheidet sich der vorderste Abschnitt des Achsenskeletts, der dem Kopf der Wirbeltiere 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 eigentümlichen Organen ausgerüstet, im Bauplan der Wirbeltiere eine bevorzugte Stellung einnimmt. Das Nervenrohr ist hier zu dem voluminösen und in ungleiche Abschnitte abgeteilten Gehirn differenziert, 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 Schlundspalten, die der Atmung dienen, durchbrochen ist. Dies alles wirkt bestimmend auf die Form des Skeletts ein, welches sich dem Gehirn, den Sinnesorganen und den Aufgaben des Kopfdarms auf das Genaueste anpaßt und dadurch, zumal bei den höheren Wirbeltieren, zu einem sehr komplizierten Apparat wird. Denselben teilt man bekanntlich in den Lehrbüchern der deskriptiven 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 Viszeralskelett, welches sich ursprünglich zur Stütze in der Wand der Kopfdarmhöhle ausgebildet hat. An beiden unterscheidet man wie an der Wirbelsäule des Menschen und der Säugetiere drei verschiedene Stadien ihrer Entwicklung, die durch die histologische Beschaffenheit der Stützsubstanz gekennzeichnet werden, ein häutiges, ein knorpeliges und ein knöchernes Stadium. Wir besprechen sie nacheinander, und zwar getrennt für die Schädelkapsel und für das Viszeralskelett.

a) Die häutige und die knorpelige Schädelkapsel oder das Primordialcranium.

Auch im Bereich des Kopfes dient die Chorda, welche sich unter den Hirnblasen nach vorn bis zum Zwischenhirn erstreckt, zur Grundlage des Skeletts. Um das vordere Chordaende erfolgt bei den Amnioten die Kopfbeuge, vermöge deren die Achse der ersten Hirnblase mit den zwei folgenden einen spitzen Winkel beschreibt (Fig. 316).

Um die Chorda wächst auch hier frühzeitig das Mesenchym herum und umgibt sie mit einer skelettbildenden Schicht; von hier breitet es sich seitwärts und nach oben aus, die fünf Hirnblasen einhüllend, und sondert sich später in die Hirnhäute und in 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 Übereinstimmung. Eigenartiger gestalten sich die Verhältnisse mit dem Eintritt des Verknorpelungsprozesses. Während im Bereich des Rückenmarks die skelettbildende Schicht eine regelmäßige Sonderung in knorpelige und in bindegewebige Teile, in Wirbel und in Wirbelbänder erfährt und dadurch in hintereinander 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 Wirbeltiere bis zum niedersten durch, bei keinem einzigen befindet sich eine Sonderung in bewegliche, Wirbeln entsprechende Segmente. Somit schlagen frühzeitig der vorderste und der übrige Abschnitt des Achsen-skeletts 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 Skeletts ausübt. Die Rumpfmuskulatur ist bei den im Wasser lebenden Tieren das wichtigste Lokomotionsorgan, 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 Nachteil erwachsen, da ein unbeweglicher Teil wie ein Wasserbrecher wirkt. Ferner übernimmt die am Kopf entwickelte Muskulatur eine anders geartete Aufgabe, indem sie bei der Ergreifung der Nahrung und bei dem Atmungsprozeß, der mit Erweiterung und Verengerung des Kiemen-darms einhergeht, ventral gelegene Skeletteile der Skelettachse bald nähert, bald entfernt. Auch hier ist es günstiger, wenn die Skelettachse 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 Teil des Kopfes zu einem unbeweglichen Abschnitt zu machen. In Anbetracht dieser verschiedenen, im gleichen Sinne wirkenden Faktoren wird es verständlich sein, warum am Kopfe eine Segmentierung des Achsen-skeletts von vornherein ausbleibt.

Im übrigen herrscht in der Art und Weise, wie sich die Umwandlung in Knorpelgewebe am häutigen Primordialcranium vollzieht, eine große Übereinstimmung mit der Wirbelsäule. Bei beiden tritt die Verknorpelung zuerst in der Umgebung der Chorda dorsalis ein (Fig. 403); zu ihren Seiten entstehen als Grundlage der Schädelbasis zwei Paar längsgestreckter Knorpel, nach hinten die beiden Parachordalknorpel (*PE*), nach vorn die beiden RATHKESchen Schädelbalken (*Tr*), welche an der Chordaspitze beginnen und von da unter dem Zwischen- und Vorderhirn verlaufen. Bald verschmelzen die vier Stücke untereinander (Fig. 404). 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 Sattellehne. Die nach vorn ausstrahlenden RATHKESchen Schädelbalken (*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 Geruchsorganes sein eigenes Gepräge erhält. In ihrer Mitte bleiben sie lange Zeit getrennt und umschließen eine Öffnung, 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.

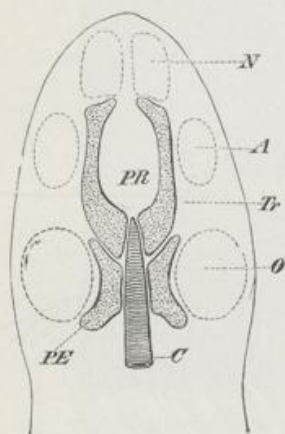


Fig. 403.

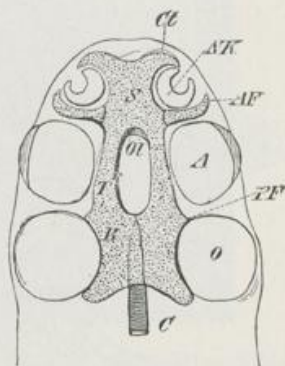


Fig. 404.

Fig. 403 u. 404. Anlage des knorpeligen Primordialcranium. Aus WIEDERSHEIM.

Fig. 403 erstes und Fig. 404 zweites Stadium. *C* Chorda, *PE* Parachordalknorpel, *Tr* RATHKESche 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, *Cl*, *AF* Fortsätze der Ethmoidalplatte zur Umschließung des Geruchsorgans, *Oi* Foramina olfactoria, *PF* Postorbitalfortsatz, *NK* Nasengrube.

Nachdem die Schädelbasis entwickelt ist, ergreift der Verknorpelungsprozeß die Seitenwand und zuletzt die Decke des häutigen Primordialcranium, gerade so wie aus dem Wirbelkörper nach oben die Bogenhälften hervordringen und schließlich dorsalwärts im knorpeligen Wirbeldorn ihren Abschluß erhalten.

Auf diese Weise entwickelt sich bei den niederen Wirbeltieren, bei denen das Achsen skelett zeitlebens im knorpeligen Zustande verharrt (Fig. 405), eine geschlossene, ziemlich dickwandige Kapsel um das Gehirn, das knorpelige Primordialcranium. An ihm unterscheidet man zur bequemeren Orientierung mehrere Regionen, wobei man zwei verschiedene Einteilungsprinzipien benutzen kann. Nach dem Verhalten der Chorda dorsalis kann man das Primordialcranium 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 RATHKESCHEN Schädelbalken. GEGENBAUR unterscheidet beide als vertebrale und evertebrale Region (wofür KÖLLIKER die Bezeichnung chordal und prächordal gebraucht).

Eine zweite Einteilung des Primordialeraniums geht von dem verschiedenen Aussehen aus, welches einzelne Strecken durch ihre Beziehungen zu den Sinnesorganen gewinnen. Das vordere Ende der Knorpelkapsel (Fig. 405) nimmt die Geruchsorgane auf, ein folgender Abschnitt erhält Gruben für die Augäpfel, in einem dritten sind die häutigen Gehörlabyrinthe eingebettet, ein vierter endlich vermittelt die Verbindung mit der Wirbelsäule. Auf diese Weise kann man eine Ethmoidal-, eine Orbital-, eine Labyrinth- und eine Occipitalregion unterscheiden.

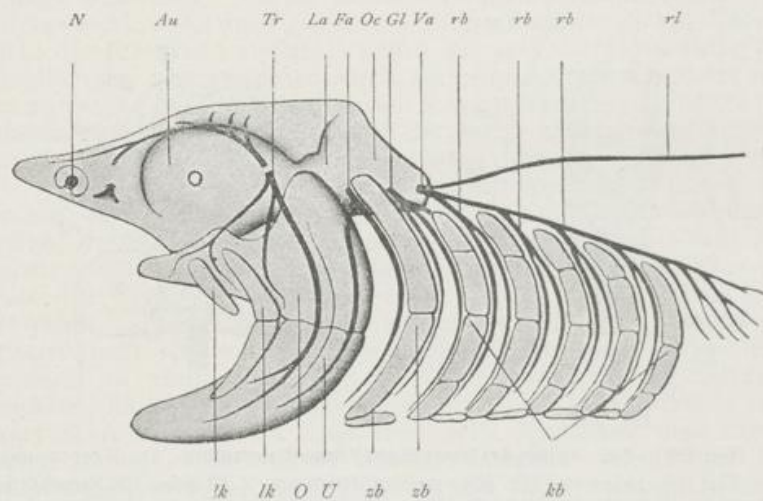


Fig. 405. Schematische Darstellung des knorpeligen Kopf- und Viszeralskeletts und der Hirnnerven eines Selachiers.

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* Glosso-pharyngeus, *Va* Vagus, *rl* Ramus lateralis des Vagus, *rb* Rami branchiales des Vagus.

Bei den höheren Wirbeltieren, bei welchen später in mehr oder minder hohem Grade Verknöcherungsprozesse eingreifen, erreicht das Primordialeranium eine weniger vollkommene Ausbildung; seine Wände bleiben dünner und erhalten an einzelnen Stellen sogar Öffnungen, die durch Bindegewebsmembranen verschlossen werden. Besonders bei den Säugetieren und beim Menschen (Fig. 406 u. 407) wird das knorpelige Primordialeranium nur in unvollkommener Weise angelegt; seine Decke verknorpelt nur in der Umgebung des Hinterhauptlochs, 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. 406 u. 407, welche nach Photographieen eines

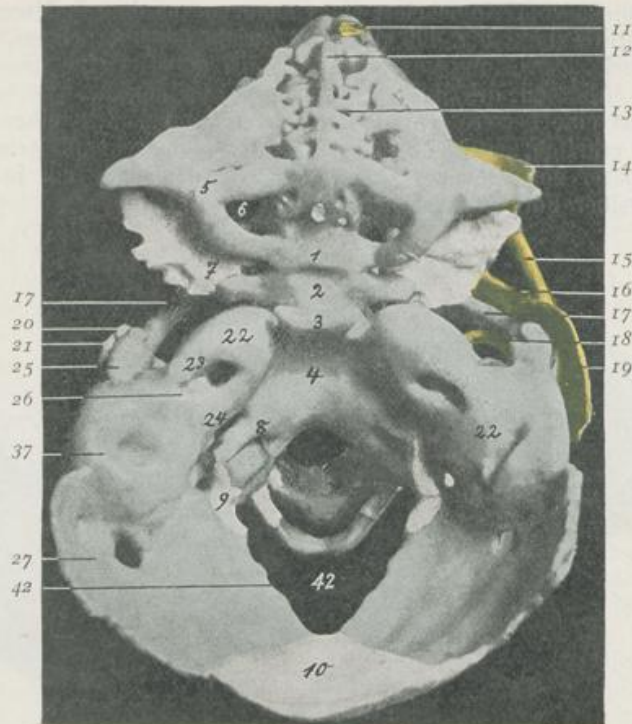


Fig. 406. Obere Ansicht vom Kopfskelett eines menschlichen Embryo von 8 cm Steiß-Scheitellänge aus dem 3. Monat der Schwangerschaft. Nach HERTWIG.

Aus einer Serie von Querschnitten wurde das knorpelige Primordialcranium nebst den primären und sekundären Knochen von dem Beamten des Berliner anatomisch-biologischen Instituts H. SPRIZ unter meiner Kontrolle nach dem BORNSCHEN Plattenmodellierverfahren rekonstruiert und im ZIEGLERSCHEN Atelier als Unterrichtsmodell ausgeführt. Die Zinkographie ist nach photographischer Aufnahme des Modells angefertigt. Das knorpelige Primordialcranium und die knorpeligen Teile der ersten Halswirbel haben einen blauen Farbton erhalten; die primären aus knorpeliger Anlage entstandenen Knochen und die sekundären oder Belegknochen sind durch hellgraue und durch gelbe Farbe voneinander unterschieden. Das Kopfskelett ist etwa um das Vierfache vergrößert.

Die Basis cranii ist von oben zu sehen, 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 knöcherner Unterkiefer (16) und der Annulus tympanicus (18) mitdargestellt. Durch das außerordentlich weite Hinterhauptsloch (42) sieht man auch noch die drei ersten Halswirbel.

- | | | |
|--|---|--|
| 1 Tuberculum ephippii. | 12 Crista galli und | 22 Pars petrosa. |
| 2 Sattelgrube. | 13 Foramina cribrosa in der | 23 Meatus auditorius internus. |
| 3 Sattellehne. | knorpeligen Pars ethmoidalis des Primordialcranium. | 24 Foramen jugulare oder lacerum posterius. |
| 4 Clivus Blumenbachii. | 14 Os zygomaticum. | 25 Fortsatz der Regio petrosa über die Gehörknöchelchen. |
| 5 Ala orbitalis. | 15 Processus zygomaticus der Squama temporum. | 26 Regio petrosa. |
| 6 Foramen opticum. | 16 Knöcherner Unterkiefer. | 27 Regio occipitalis. |
| 7 Ala temporalis. | 17 MECKEL'Scher Knorpel. | 37 Knorpelige Pars mastoidea. |
| 8 Canalis hypoglossi. | 18 Annulus tympanicus. | 42 Hinterhauptsloch. |
| 9 Knochenkern der Pars condyloidea. | 19 Squama temporum. | |
| 10 Knöcherner Teil der Hinterhauptschuppe. | 20 Hammer. | |
| 11 Os nasale auf der knorpeligen Pars nasalis. | 21 Amboß. | |

Wachsmodells vom Kopfskelett eines Embryo aus dem 3. Monat angefertigt worden sind. Fig. 406 gibt eine Ansicht des knorpeligen Schädelgrundes bei Betrachtung von oben, Fig. 407 dagegen eine Ansicht von der Seite. Alle Teile des Skeletts, 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, teils in grauer, teils in gelber Farbe ausgeführt sind.

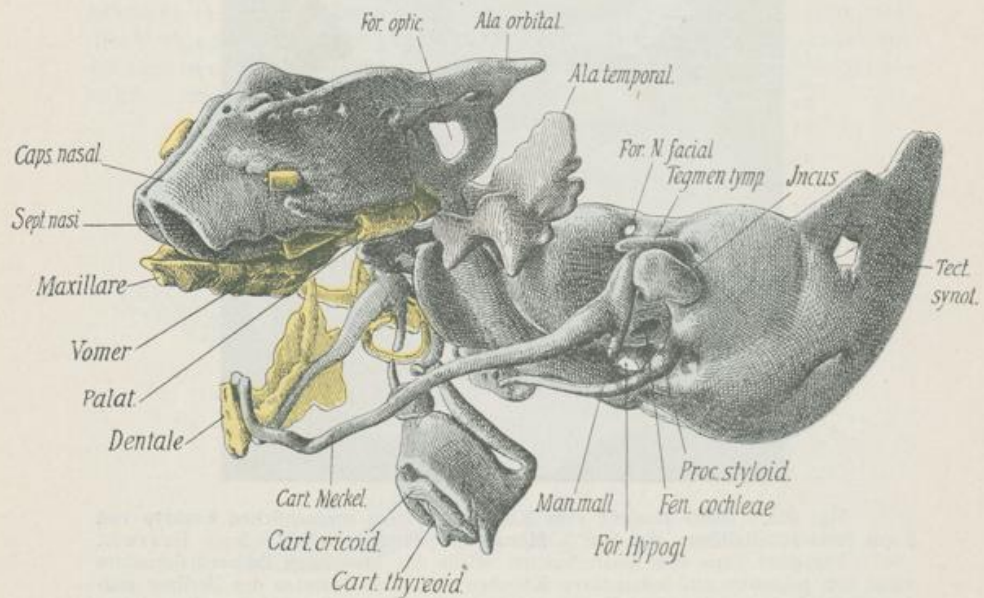


Fig. 407. Das in Fig. 406 abgebildete Primordialcranium eines menschlichen Embryo von 8 cm Steiß-Scheitellänge, von der linken Seite gesehen. Nach O. HERTWIG, aus GAUPE.

Auf der linken Seite des Schädels sind alle Belegknochen entfernt, mit Ausnahme des Tränenbeins, des Pfingstschambeins und des Gaumenbeins. Das Visceralskelett, bestehend aus Amboß (*Incus*), Hammer (*Man. mall.*), MECKEL'SCHEM Knorpel (*Cart. Meckel*), Processus styloideus, Zungenbein, Kehlkopf, ist mitdargestellt. Auf der rechten Seite des Schädels, von der man einzelne Teile noch überblickt, sind die Belegknochen nicht entfernt worden. Man sieht daher den Zwischen- und den Oberkiefer (*Maxillare*) und das Gaumenbein der rechten Seite; ferner den knöchernen Unterkiefer (*Dentale*), an dessen Innenfläche der dazu gehörige, ihm dicht anliegende MECKEL'SCHE Knorpel seinen Weg nimmt.

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 mitabgebildet sind. Dagegen ist die ganze Schädelbasis mit einem angrenzenden Teil der Seitenwand in Hyalinknorpel umgewandelt. In der Nasal- und Ethmoidalregion des Kopfskeletts sieht man nicht nur die Nasenscheidewand (Fig. 407 *Sept. nasi*), sondern auch die seitliche Begrenzung (*Caps. nasal.*) und die Decke der Riechhöhlen (Fig. 406 13) durch dünne La-

mellen von Knorpelgewebe gestützt. An der Nasenscheidewand finden sich die JACOBSONSchen Knorpel (*Cartilagine paraseptales*, SPURGAT); „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 Säugetiere beschriebene Beziehung zum JACOBSONSchen Organ haben, bis in das postfötale Leben (E. SCHMIDT). Auch an der knorpeligen Seitenwand der Nase springt in der Gegend, wo sich das Tränenbein (Fig. 407) entwickelt, ein kurzer runder Knorpelstab vor und umgreift den Tränennasengang von der Seite. „Er verhält sich“, wie MIHALKOVICS bemerkt, „zum Oberkieferfortsatz ähnlich wie der MECKELsche Knorpel zum Unterkieferfortsatz; an der lateralen Seite beider entwickelt sich Knochengewebe; und der Knorpelfortsatz atrophiert im 6.–7. Monat“.

Der Rücken der äußeren Nase ist knorpelig und setzt sich nach hinten kontinuierlich in die gleichfalls knorpelige Decke des Geruchslabyrinths fort, welche von zahlreichen Öffnungen für Äste der Riechnerven durchbohrt (Fig. 406 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 (Fig. 406 5 u. Fig. 407 *Ala orbital.*) fortsetzen, welche den kleinen Keilbeinflügeln entsprechen und eine sehr weite Öffnung für den Durchtritt des Sehnerven enthalten (*Canalis opticus*, Fig. 406 6 u. Fig. 407 *For. opt.*). Der vordere, zur Seite der *Cartilago cribrosa* gelegene Teil dieser horizontalen [Knorpelplatte muß später rückgebildet werden, während der hintere, seitwärts mehr vorspringende Abschnitt zu den *Alae orbitalis* verknöchert.

In der Mitte der Schädelbasis ist die Keilbeingegend schon im knorpeligen Zustand in ihrer charakteristischen Form vorgebildet: die Sattelgrube (Fig. 406 2), das davor gelegene *Tuberculum ephippii* (1) und die weit vorspringende Sattellehne (3). Seitwärts von der Sattelgrube geht das Knorpelgewebe kontinuierlich in zwei flügelartige Knochenfortsätze über, in die *Alae temporales* (7) des Keilbeins, welche auf einem noch jüngeren Stadium ebenfalls aus Knorpel bestanden (siehe hierüber auch S. 420).

Die ganze hintere Hälfte der Schädelbasis, welcher die Labyrinth- und Occipitalregion angehören, stellt einen dicken, nach vorn mit dem Keilbeinkörper kontinuierlich zusammenhängenden Ring von Knorpelgewebe dar, welcher das bei jungen Embryonen außerordentlich weite Hinterhauptsloch (Fig. 406 42) einschließt. Nach den Kanälen, die den Knorpel durchsetzen, und nach der Modellierung der Oberfläche sind in der Labyrinth- und Occipitalregion deutlich folgende Teile 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 teils mit ihrem Knorpelgewebe kontinuierlich ineinander und in den knorpeligen Körper des Keil- und Hinterhauptsbeins (3 u. 4) über, teils sind sie durch das *Foramen lacerum posterius* (24) schärfer voneinander geschieden. Erwähnenswert an der *Pars petrosa* ist auch ein kleiner Fortsatz (25), welcher sich von oben her über Hammer (20) und Amboß (21) hinüberlegt. Nach hinten geht die knorpelige *Pars petrosa* (26) ohne Abgrenzung

in die Pars mastoidea (37) und diese in die knorpelige Hinterhauptschuppe (27) über. Nur an zwei Stellen sind auch im hinteren Teil des knorpeligen Primordialcranium Verknöcherungen 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 Viszeralskelett.

Außer dem knorpeligen Primordialcranium entwickeln sich am Kopfe noch zahlreiche Knorpelstücke (Fig. 408), welche den Wandungen der Kopfdarmhöhle zur Stütze dienen, in ähnlicher, wenn auch nicht direkt vergleichbarer Weise, wie im Bereich der Wirbelsäule die Rippen in den Rumpfwandungen entstehen. Sie bilden zusammen einen Skelettapparat, der in der Reihe der Wirbeltiere sehr tiefgreifende, interessante Metamorphosen erfährt. Während er bei den niederen Wirbeltieren eine mächtige Entfaltung erreicht, verkümmert er zum Teil bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren; mit dem Teil aber, welcher bestehen bleibt, gibt er die Grundlage für den Gesichtsschädel ab. Ich beginne mit einer kurzen Skizze der ursprünglichen Verhältnisse niederer Wirbeltiere, besonders der Selachier.

Wie schon in einem früheren Kapitel (S. 201) beschrieben worden ist, werden die Seitenwände der Kopfdarmhöhle von den Schlundspalten

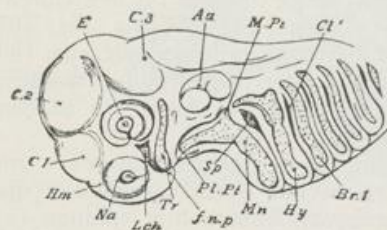


Fig. 408. Kopf eines Haifisch-Embryo von 11 Linien Länge. Nach PARKER.

Tr RATHKEScher Schädelbalken, *Pl. Pt* Palato-Quadratum, *Mn* Mandibularknorpel, *Hy* Hyoidbogen, *Br. 1* erster Kiemenbogen, *Sp* Spritzloch, *Cl'* erste Kiemenpalte, *Lch* Rinne unter dem Auge, *Na* Nasenanlage, *E* Augapfel, *Au* Ohrblase, *C. 1, 2*, 3 Gehirnblasen, *Hm* Hemisphären, *j.n.p* Stirnnasenfortsatz.

durchsetzt. Die Substanzstreifen zwischen ihnen heißen die häutigen Schlund- oder Viszeralbögen. Sie bestehen aus einer bindegewebigen Grundlage, die nach außen von Epithel überzogen wird, aus quergestreiften Muskelfasern und aus den Schlundbogengefäßen (s. S. 385). 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 ihn schließen sich gewöhnlich fünf Kiemenbögen an.

Zur Zeit, wo das häutige Primordialcranium verknorpelt, finden auch Verknorpelungsprozesse im Bindegewebe der häutigen Schlundbögen statt und lassen die knorpeligen Schlundbögen (Fig. 408) entstehen. Diese zeigen eine regelmäßige Gliederung in mehrere übereinander gelegene, durch Bindegewebe beweglich verbundene Stücke.

Der Kieferbogen zerfällt, wie das Skelett des ausgebildeten Tieres zeigt (Fig. 405), auf jeder Seite in ein knorpeliges Palatoquadratum (*O*) und in einen Unterkiefer (*U*) (Mandibulare). Beide tragen in der sie überziehenden Schleimhaut die Kieferzähne. Die beiden Unterkiefer werden in der Medianebene durch eine straffe Bindegewebsmasse untereinander

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.

Bei den Säugetieren und dem Menschen (Fig. 176, 200, 201) werden im häutigen Zustand ähnliche Gebilde wie bei den Selachiern angelegt, gehen aber in der Folgezeit nur zum kleinen Teil in knorpelige Stücke über, die auch ihrerseits niemals eine ansehnlichere Entfaltung erlangen und zugleich ihre ursprüngliche Funktion eingebüßt haben. Sie helfen den Gesichtsteil des Kopfskeletts bilden. Zum Teil haben sie uns schon in früheren Kapiteln bei Besprechung des Kopfdarms und des Geruchsorgans beschäftigt.

Wie schon auf S. 200 hervorgehoben ist, wird bei sehr jungen menschlichen und Säugetier-Embryonen die Mundöffnung von der Seite und von unten durch die paarigen Oberkiefer- und Unterkieferfortsätze begrenzt (Fig. 191). Die Oberkieferfortsätze stehen in der Medianebene weit auseinander, indem sich von oben her der unpaare Stirnfortsatz zunächst als ein breiter, hügeliger Vorsprung zwischen sie hineinschiebt. Später wird der Stirnfortsatz gegliedert, indem sich auf seiner gewölbten Fläche die beiden Geruchsgrübchen mit den zum oberen Mundrand führenden Nasenrinnen entwickeln (vergl. S. 344); 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 Tränenkanals ist.

Auf den ersten Schlundbogen folgt nach hinten der Zungenbeinbogen (Fig. 200, 203, 416 *zb*), getrennt durch eine kleine Schlundspalte, welche zur Paukenhöhle und Ohrtrumpete wird. An ihn schließen sich noch drei weitere Schlundbogen an mit drei Schlundfurchen (resp. Spalten, welche nur von kurzem Bestand sind).

Auf einem späteren Stadium finden Verschmelzungen zwischen den Fortsätzen statt, welche die Mundöffnung umgeben (Fig. 357). 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 Kanal umgewandelt, der mit einer inneren Öffnung dicht hinter dem Oberkieferferrand in die Mundhöhle führt. Auch verlieren die häutigen Ober- und Unterkieferränder 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 (vgl. S. 347, 348). Vom häutigen Oberkiefer nehmen zwei nach innen in die Mundhöhle vorspringende Leisten ihre Entstehung (Fig. 357, 358) und vergrößern sich zu den in horizontaler Richtung sich ausbreitenden Gaumenplatten. In der Medianebene treten sie zusammen und verschmelzen untereinander und mit dem mittleren Teil des Stirnfortsatzes, der sich mittlerweile unter Vergrößerung des Geruchsorgans zur Nasenscheidewand verdünnt hat (Fig. 360). So ist von der primären Mund-

höhle 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 weichen Gaumen sondert.

An dem Gesicht, welches so im häutigen Zustand ausgebildet ist, führt der Verknorpelungsprozeß eine weitere Sonderung herbei. Indessen läßt er bei den Säugetieren im Vergleich zu den Selachiern nur kleine und unbedeutende Skeletteile entstehen, welche teils wieder rückgebildet werden (MECKEL'Scher Knorpel), teils als Gehörknöchelchen im Dienste des Gehörs Verwendung finden, teils sich zur Anlage des Zungenbeins und des Schildknorpels umwandeln.

Wie die Verhältnisse im einzelnen sich gestalten, soll nach Präparaten menschlicher Embryonen noch genauer beschrieben werden.

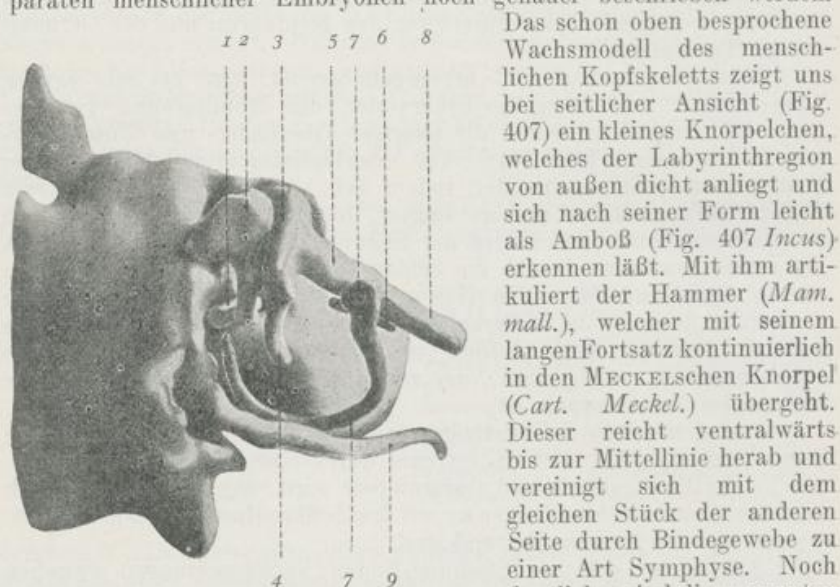


Fig. 409. Labyrinthregion eines menschlichen Embryo nach dem Model! Fig. 407, stärker vergrößert.

1 Steigbügel, 2 Amboß, 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.

knöchelchen ist auch die Fig. 410. Sie zeigt die knorpeligen, an ihrem blauen Farbton unterscheidbaren Teile des Viszeralskeletts von einem 3 Monate alten menschlichen Embryo freipräpariert: Hammer und Amboß in ihrer Verbindung mit der inneren Fläche des Trommelfells, ferner die Fortsetzung des langen Hammerfortsatzes in den MECKEL'Schen Knorpel, der in einer Rinne an der Innenfläche des knöchernen Unterkiefers, der uns später noch beschäftigen wird, eingebettet ist.

Nach hinten vom ersten Viszeralbogen folgt in einiger Entfernung der zweite oder der Zungenbeinbogen, welcher auch der REICHERT'Sche Knorpel genannt wird; von den drei Abschnitten, in die er zerfällt, ist der oberste mit der Labyrinthregion, dem noch knorpeligen

Das schon oben besprochene Wachsmo-
dell des menschlichen Kopfskeletts zeigt uns bei seitlicher Ansicht (Fig. 407) ein kleines Knorpelchen, welches der Labyrinthregion von außen dicht anliegt und sich nach seiner Form leicht als Amboß (Fig. 407 *Incus*) erkennen läßt. Mit ihm artikuliert der Hammer (*Mam. mall.*), welcher mit seinem langen Fortsatz kontinuierlich in den MECKEL'Schen Knorpel (*Cart. Meckel.*) 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 Teile in Fig. 409 zu sehen, in welcher die Labyrinthregion des in Fig. 407 abgebildeten Modells für sich allein stärker vergrößert ist.

Sehr lehrreich für die Entwicklung der Gehör-

Entwicklung der Gehör-

Felsenbein verschmolzen und stellt die Anlage des Griffelfortsatzes (*Proc. styloideus*) dar (Fig. 407 *Proc. styloid.*, Fig. 409g); der mittlere Abschnitt ist beim Menschen bindegewebig geworden und bildet ein festes Band, das *Ligamentum stylohyoideum*, während er bei vielen Säugetieren zu einem ansehnlichen Knorpel wird; der dritte untere Abschnitt liefert das kleine Horn des Zungenbeins. Diese 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 Verknorpelungsprozeß ein und läßt auf jeder Seite des Halses die großen Zungenbeinhörner hervortreten. Große und kleine Hörner setzen sich an ein unpaares, median gelegenes Knorpelstück an, welches einer *Copula* des Viszeralskeletts der Selachier entspricht und zum Körper des Zungenbeins wird.

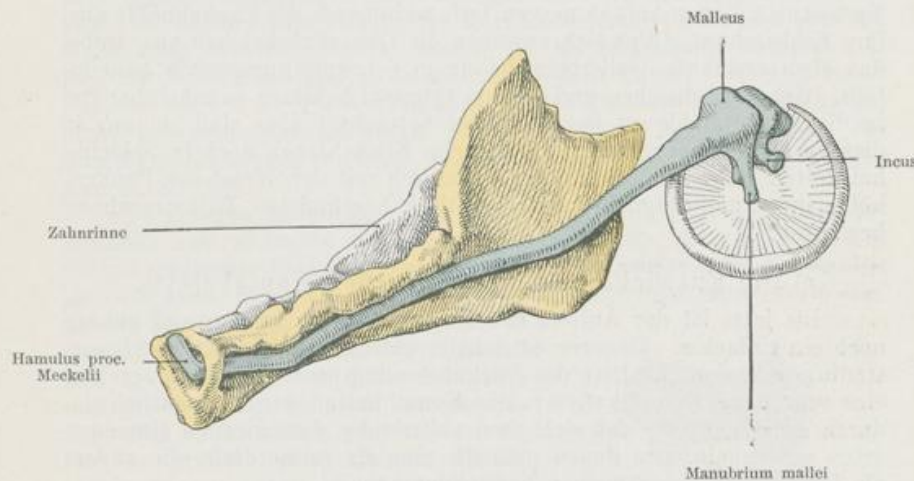


Fig. 410. Knöcherner Unterkiefer mit dem Meckelschen Knorpel eines menschlichen Fötus vom Ende des 3. Monats. Nach KOLLMANN.

Der Unterkiefer ist isoliert, von innen gesehen, so daß der MECKELSCHE Knorpel der ganzen Länge nach sichtbar wird; der Hammer ist noch mit ihm in kontinuierlicher Verbindung. An dem Amboß ist der kurze und lange Fortsatz deutlich erkennbar. Der MECKELSCHE Knorpel liegt in einer Furche des Unterkiefers unterhalb der Ansatzlinie des *Musculus mylohyoideus*. Das Vorderende biegt mit einem hakenförmigen Schenkel um (*Hamulus processus Meckelii* [HANNOVER]).

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.

Aus vergleichend-anatomischen Erwägungen, und gestützt auf die Untersuchungen von BAUMGARTEN, JACOBY, ZONDEK, betrachte ich den Steigbügel, über dessen Genese so viel gestritten wird, als einheitliches Skelettstück, das sich im obersten Teil des häutigen Zungenbogens in unmittelbarer Nähe der knorpeligen Ohrkapsel anlegt. Seine ringförmige Beschaffenheit rührt daher, daß sein Bildungsgewebe von einem kleinen Ast der *Carotis interna*, der *Arteria perforans stapedia*, durchbohrt wird. Diese bildet sich später bei dem Menschen

und einigen Säugetieren vollständig zurück, während sie bei anderen (Nagern, Insektenfressern usw.) als ziemlich ansehnliches Gefäß erhalten bleibt.

Für die hier vertretene Ansicht, daß der Steigbügel dem zweiten, Hammer und Amboß dem ersten Schlundbogen angehören, spricht auch das wichtige Verhältnis der Nervenverteilung am *Musculus stapedius* und am *Tensor tympani*, wie schon 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 *Trigeminus*, 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 Verhältnis. Unter Aufnahme von Luft weitet sich die Paukenhöhle aus, ihre Schleimhaut stülpt sich zwischen die Gehörknöchelchen aus, wobei das eben erwähnte Gallertgewebe einem Schrumpfungsprozeß 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 Kopfskeletts.

Bis jetzt ist der Aufbau des Kopfskeletts im großen und ganzen noch ein einfacher. Dagegen erreicht er auf dem dritten Entwicklungsstadium mit dem Eintritt des Verknöcherungsprozesses in kurzer Zeit eine sehr hohe Komplikation. Die Komplikation wird namentlich dadurch herbeigeführt, daß sich zwei vollständig verschiedene Knochenarten entwickeln, von denen man die eine als primordiale, die andere als Deck- oder Belegknochen bezeichnet hat.

Primordiale Knochen sind solche, die sich aus dem knorpeligen Primordialskelett selbst entwickeln. Entweder entstehen hierbei Knochenkerne im Innern des Knorpels nach Erweichung und Auflösung seiner Grundsubstanz, wie es bei der Verknöcherung der Wirbelsäule, der Rippen und des Brustbeins beschrieben wurde, oder es ändert die Knorpeloberhaut (das *Perichondrium*) ihre bildende Tätigkeit und scheidet anstatt Knorpelschichten Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel ab. Im ersten Fall kann man von einer entochondralen, im zweiten Fall von einer perichondralen Verknöcherung reden. Auf beide Weisen kann das knorpelige Primordialskelett verdrängt und durch ein knöchernes ersetzt werden, wobei in den einzelnen Wirbeltierklassen Knorpelreste in bald größerem, bald geringerem Umfang erhalten bleiben.

Am Kopfskelett menschlicher Embryonen beginnen schon einzelne primordiale Knochen im 3. Monat aufzutreten; sie sind in den Figg. 406 u. 407 leicht an dem hellgrauen Ton von dem blau gefärbten Knorpel zu unterscheiden: die großen Keilbeinflügel (Fig. 406 7 u. Fig. 407 *Ala temporal.*), die Knochenkerne (Fig. 406 9) in den knorpeligen *Partes condyloideae* (8) und ein Knochenkern (20) in der Hinterhauptsschuppe.

Die Deck- oder Belegknochen dagegen nehmen außerhalb des Primordialschädels in dem Bindegewebe, das ihn einhüllt, ihren Ursprung entweder in der oberflächlichen Haut oder in der Schleimhaut der Kopfdarmhöhle. Sie sind daher Verknöcherungen, welche am ganzen übrigen Achsenskelett nicht vorkommen und welche auch dem Kopfskelett ursprünglich fremd sind. Daher kann man sie auf früheren Entwicklungsstadien und in manchen Wirbeltierklassen selbst beim erwachsenen Tier abpräparieren, ohne den Primordialschädel in irgendeiner Weise zu beschädigen. Anders liegt es bei den primordialen Knochen, deren Entfernung immer eine teilweise Zerstörung des Knorpelskeletts bedingt.

Wenn die Belegknochen dem Kopfskelett, 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 Wirbeltieren entwickelt sich außer dem inneren, knorpeligen Achsenskelett noch ein äußeres oder Hautskelett, welches zum Schutz der Körperoberfläche dient, sich aber am Mund auch noch eine Strecke weit in die Kopfdarmhöhle fortsetzt und hier als Schleimhautskelett bezeichnet werden kann. Im einfachsten Zustand besteht es, wie der Schuppenpanzer der Selachier, aus kleinen, dicht nebeneinander gelegenen Zähnen, den Placoidschuppen, die durch Verknöcherung von Haut- und Schleimhautpapillen hervorgegangen sind (s. S. 212).

In anderen Abteilungen der Fische setzt sich der Hautpanzer aus größeren oder kleineren Knochenplatten zusammen, die an ihrer freien Fläche zahlreiche Zähne 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 dadurch ableiten, daß größere oder kleinere Gruppen von Zähnen an ihrer Basis verschmolzen sind und so größere oder kleinere Skelettstücke erzeugt haben. Größere Knochenstücke entstehen meist im Bereich des Kopfskeletts und besonders an solchen Stellen, wo knorpelige Teile 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 Wirbeltieren wird das Hautskelett meist vollständig rückgebildet, am Kopf aber bleibt es zum großen Teil erhalten und liefert die oben erwähnten Deck- und Belegknochen, die zur Ergänzung und Vervollständigung des inneren Skeletts beitragen.

In die ursprüngliche Entwicklung der Deckknochen kann man bei vielen Amphibien noch interessante Einblicke tun (Fig. 411). Pflugschar- und Gaumenbeine z. B., welche Belegknochen sind, entstehen bei

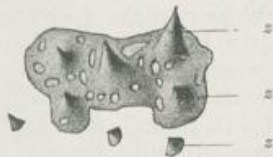


Fig. 411. Pflugscharbein (Vomer) einer 1,3 cm langen Axolotllarve.

Durch Verschmelzung von Zähnen *z*, *z'* ist eine zahntragende Knochenplatte in der Schleimhaut entstanden. *z'* in Entwicklung begriffene Zahnspezchen, die sich später an den Rand der Knochenplatte ansetzen und zu ihrem Wachstum beitragen.

sehr jungen Tritonlarven in der Weise, daß sich in der Schleimhaut der Mundhöhle kleine Zähnen (z') bilden und daß diese dann an ihrer Basis zu kleinen, zahntragenden Knochenplatten (z, z) verschmelzen. Die Knochenplatten vergrößern sich eine Zeitlang, indem in der benachbarten Schleimhaut weitere Zahnschmelzen angelegt werden und sich an ihrem Rand neu ansetzen; später verlieren sie häufig den Besatz der Zähnen, welche resorbiert und zerstört werden. Der hier geschilderte, ursprüngliche Entwicklungsprozeß 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 Zähnen verschmolzen sein würden, ein Verknöcherungsprozeß direkt statt. In entsprechend abgekürzter Weise nehmen dann auch die Deckknochen bei allen Reptilien, Vögeln und Säugetieren ihren Ursprung.

Bei den höheren Wirbeltieren und namentlich bei den Säugetieren sind das Primordialeranium, die primären Verknöcherungen und die Belegknochen, die bei den Fischen und Amphibien auch beim erwachsenen Tiere leicht voneinander zu unterscheiden sind, nur auf sehr frühen Entwicklungsstadien als gesonderte Teile zu erkennen. Leicht ist ihre Unterscheidung auch noch an dem Kopfskelett des menschlichen Embryo aus dem 3. Monat, wie aus den Figg. 406, 407 u. 412 zu ersehen ist. Hier sind die Belegknochen durch einen gelben Farbton gut kenntlich gemacht: in Fig. 406 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 Teile des knorpeligen Primordialeranium für sich leichter zu überschauen sind. In den Figg. 407 u. 412, welche seitliche Ansichten des Kopfskeletts eines menschlichen, 3 Monate alten Embryo geben, sieht man noch folgende, in gelbem Farbton dargestellte Belegknochen dem blau getönten Knorpel aufgelagert: in Fig. 407 das Maxillare, den Vomer, das Palatinum, das Dentale usw., in Fig. 412 das Os frontale, Os nasale, Os parietale, das Os squamosum, Os tympanicum (Annulus tymp.), das Os zygomaticum, Maxilla und Os dentale, das Os pterygoideum und Os lacrimale.

Später wird am Kopfskelett des Menschen, wie überhaupt aller höheren Tiere, die Erkennung des verschiedenartigen Ursprungs der Skeletteile immer schwieriger, zuletzt unmöglich. Es hängt dies von verschiedenen Faktoren ab. Einmal wird das knorpelige Primordialeranium von Anfang an in einem teilweise verkümmerten Zustande angelegt; ein großer Teil seiner Decke fehlt; die so entstandene Öffnung wird durch eine Bindegewebsmembran verschlossen. Zweitens schwindet das knorpelige Primordialeranium später teils durch Auflösung, teils 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 am ausgewachsenen 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 Knochengewebe gemischten Ursprungs bilden. Viertens verschmelzen beim erwachsenen Tiere vielfach Knochen, die beim Embryo

getrennt angelegt werden und sich bei niederen Wirbeltieren 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

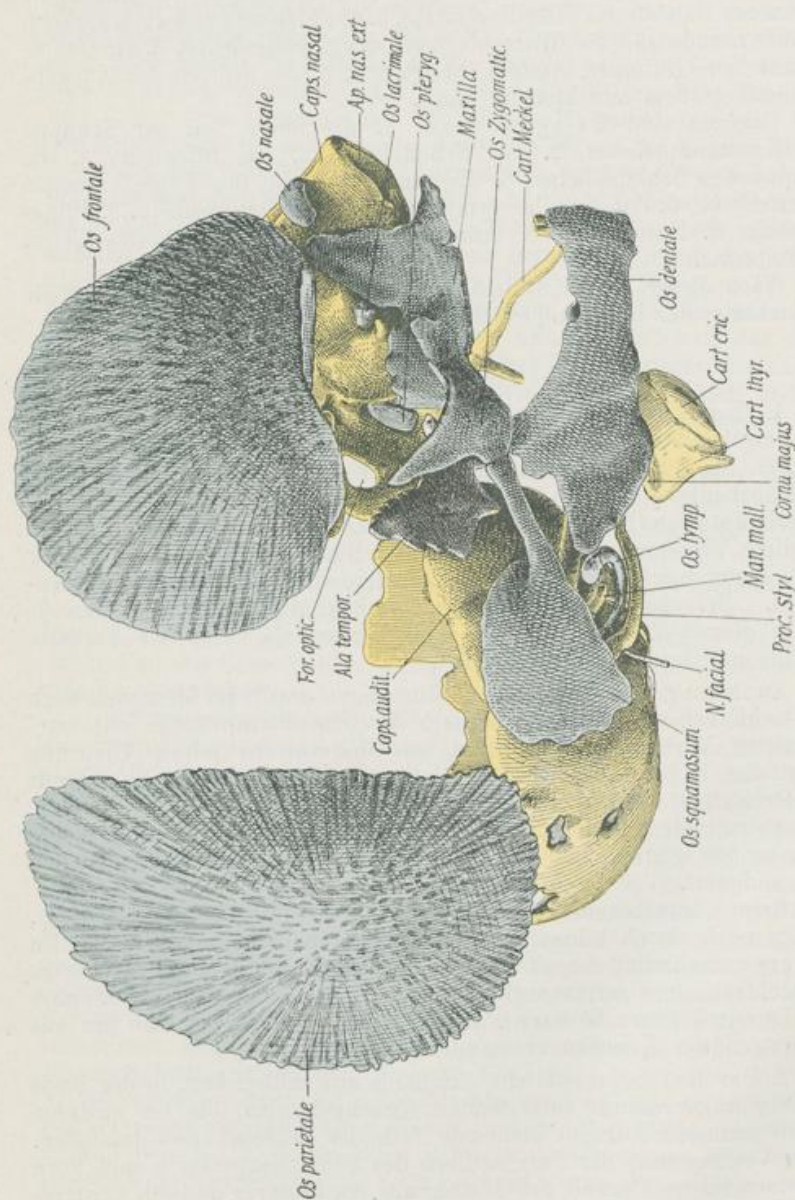


Fig. 412. Seitliche Ansicht des in den Figg. 406 u. 407 dargestellten menschlichen Primordialcranium mit den dazu gehörigen Belegknochen, die durch gelben Farbton vom blauen Ton der knorpeligen Teile unterschieden sind. Nach O. HERZIG. Zeichnung des ZIEGLERSCHEN Modells von GAUPE.

Knochen des menschlichen Schädels stellen somit Knochenkomplexe 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 Teile des menschlichen Schädels: 1. das Hinterhauptsbein mit Ausnahme des oberen Teiles 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, Amboß, Steigbügel, 6. der Körper des Zungenbeins mit großem und kleinem Horn.

Dagegen sind Belegknochen: 1. der obere Teil 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. Tränenbein, 11. Jochbein, 12. Oberkiefer, 13. Unterkiefer.

Nach dieser Übersicht 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. 406), dann von vier Punkten aus zu verknöchern beginnt. Ein Knochenkern bildet sich nach vorn, ein anderer nach hinten vom Hinterhauptsloch (Fig. 406 10), zwei weitere zu seinen Seiten (Fig. 406 9). Auf diese Weise entstehen vier Knochen, die je nach dem Grade ihrer Entwicklung durch breitere, später schmalere Knorpelstreifen zusammenhängen. Bei niederen Wirbeltieren, Fischen, Amphibien, erhalten sie sich in diesem Zustand getrennt und werden als Occipitale basilare, superius und laterale unterschieden.

Zu ihnen gesellt sich bei den Säugetieren und beim Menschen noch ein Deckknochen, der weit oberhalb des Hinterhauptslochs mit zwei getrennten Verknöcherungszentren im Bindegewebe seinen Ursprung nimmt, das Interparietale. Es beginnt schon im 3. Fötalmonat 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 Teile andeutet.

Beim Neugeborenen sind Schuppe, Occipitale lateralia und O. basilare noch durch schmale Knorpelreste voneinander getrennt. Im 1. Jahre verschmilzt darauf die Schuppe mit den Seitenteilen (Partes condyloideae), und zuletzt verbindet sich mit diesen noch im 3.—4. Jahre der Grundteil (Pars basilaris). Das Hinterhauptsbein ist also ein aus fünf getrennten Knochen entstandener Komplex.

2. Das Keilbein entsteht gleichfalls aus zahlreichen, in der Basis des Primordialcranium auftretenden Knochenkernen, die bei niederen Wirbeltierklassen getrennt bleibende Teile 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 der letzteren in der knorpeligen Anlage des Keilbeins am frühzeitigsten auf (Fig. 406 7 und Fig. 407 *Ala temporal.*).

Bei den meisten Säugetieren verschmelzen die kleinen Flügel mit dem vorderen Körper, die großen Flügel mit dem hinteren Körper. Es entstehen daher zwei 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 (Fig. 412 *Os pteryg.*). Im Bindegewebe unter der Schleimhaut entwickelt sich ein besonderer Verknöcherungsherd und liefert ein dünnes Knochenplättchen, das sich bei vielen Säugetieren als ein besonderes, dem Flügelfortsatz des Keilbeins anliegendes Skelettstück (*O. pterygoideum*) erhält. Beim Menschen verschmilzt es frühzeitig mit dem Keilbein, obwohl es einen von ihm ganz verschiedenartigen Ursprung hat.

3. Das Schläfenbein ist ein Komplex verschiedener Knochen, die noch beim Neugeborenen zum größten Teil getrennt sind. Das Felsenbein mit dem Warzenfortsatz entwickelt sich mit mehreren Knochenkernen aus dem Teil 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 zweiten Schlundbogens hervorgeht und durch einen eigenen Knochenkern selbstständig verknöchert.

Zu den primordialen gesellen sich beim Menschen noch zwei Deckknochen, Schuppe und Paukenteil, welche dem Primordialcranium ebenso fremd sind wie die Scheitel- oder Stirnbeine. Von ihnen ist der Paukenteil (Fig. 412 *Os tymp.*, Fig. 409 7, Fig. 407 u. Fig. 410) 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 und von dem mit ihm verbundenen MECKEL'Schen Knorpel. Man vergleiche die Ansicht der Gehörknöchelchen von außen (Fig. 409) und von innen (Fig. 410) und die dazu gegebene Figurenerklärung. So erklärt sich die Lage des langen Fortsatzes des Hammers in der Fissura petrotympanica, wenn bald nach der Geburt die primordialen und die Deckknochen untereinander 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, eingeschlossen waren.

Bei niederen Wirbeltieren, 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 Teil der knorpeligen Nasenkapsel entwickeln, während ihr vorderer Teil bestehen bleibt und die knorpelige Nasenscheidewand und die äußeren Nasenknorpel liefert.

Von den Deckknochen des Primordialeranium, die im allgemeinen am Anfange des 3. Monats zu verknöchern beginnen, erhalten sich getrennt: das Scheitelbein, das Stirnbein, Nasenbein, Tränenbein 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 Tränenbeine sind Belegknochen der knorpeligen Nasenkapsel (Fig. 406 11 und 412 *Os lacrimale*). Das Pflugscharbein entsteht zu beiden Seiten der knorpeligen Nasenscheidewand im 3. Monat als paarige Bildung (Fig. 407 *Vomer*). Die beiden Lamellen verschmelzen später unter Schwund des zwischen ihnen gelegenen Knorpels.

β) Knochen des Viszeralskeletts.

Die übrigen Kopfknochen, welche bisher nicht erwähnt wurden, gehören dem Viszeralskelett an, teils als primordiale, teils als Belegknochen.

Primordiale Teile sind das Zungenbein und die Gehörknöchelchen, Amboß, 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 Periostr aus einen knöchernen Überzug, innerhalb dessen hier und da Knorpelreste auch beim Erwachsenen bestehen bleiben. Nach neueren Untersuchungen erweist sich der Hammer als ein zusammengesetztes Skelettstück. Der lange Fortsatz nämlich entwickelt sich als ein Belegknochen (Fig. 409 6) auf dem Teil des MECKEL'Schen Knorpels (8), der zwischen Felsenbein und Paukenring hindurehtritt. Während der Knorpel sich rückbildet, verschmilzt der Belegknochen mit dem größeren primordialen Teil des Hammers. Wahrscheinlich entspricht er dem *Os angulare* niederer Wirbeltiere.

Die Belegknochen des Viszeralskeletts, Oberkiefer, Gaumenbein, Flügelbein, Jochbein und Unterkiefer, entwickeln sich in der Umgebung der Mundhöhle im Bindegewebe des häutigen Oberkiefer- und Unterkieferfortsatzes.

Die Oberkiefer (Fig. 412 *Maxilla*) sind ein Komplex von zwei Paar Knochen, die sich bei den meisten Wirbeltieren auch getrennt erhalten. Ein Paar entwickelt sich aus 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 Teil des Stirnfortsatzes. Es entspricht einem wirklichen paarigen Zwischenkiefer (*Intermaxillare*, *Praemaxillare*) und schließt später die Anlagen der vier Schneidezähne in sich ein.

Die zwei Zwischenkiefer verschmelzen beim Menschen frühzeitig mit den Anlagen der zwei Oberkiefer, nachdem sich zuvor die zwei 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 Grenzen zwischen Maxillare und Intermaxillare.

Von den zwei Oberkiefern wachsen frühzeitig horizontale Lamellen in die Gaumenfortsätze hinein und erzeugen mit entsprechenden Fortsätzen der beiden Gaumenbeine den harten oder knöchernen Gaumen.

Gaumenbeine (Fig. 407 *Palat.*) und Flügelbeine (Fig. 412 *Os pteryg.*) entwickeln sich in der Decke und Seitenwand der Mundhöhle; sie sind daher Schleimhautknochen. Die Flügelbeine legen sich, wie schon auf S. 421 erwähnt wurde, den knorpeligen, nach vorn gerichteten Auswüchsen der großen Keilbeinflügel an. Bei vielen Säugetieren 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 Viszeralskeletts, welche schon in den früheren Abschnitten (S. 200, 347) besprochen worden sind, geben die Grundlage ab für das Verständnis 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. 338, 357—359).

Bei totaler Hemmung, bei doppelseitiger Gaumen-, Kiefer-, Lippenspalte (Fig. 413) 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 Mittelstückes 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. In diesem Fall ist mit dem



Fig. 413. Doppelseitige Spalte von Oberlippe, Oberkiefer und Gaumen mit starker Prominenz des Zwischenkiefers bei einem 3 Wochen alten Mädchen. Ansicht von vorn nach E. SCHWALBE (Die Morphologie der Mißbildungen).

weichen Gaumen auch das Zäpfchen in eine linke und eine rechte Hälfte gespalten (Staphyloschisis).

Eine derartige totale Mißbildung ist bei Ansicht von unten in der schematischen Fig. 414 dargestellt. Sie ist sehr lehrreich auch für das

Verständnis der früher (s. S. 345 bis 348) beschriebenen normalen Entwicklungsprozesse.

Wenn die Hemmung nur eine teilweise 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 (Hasenscharte), 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

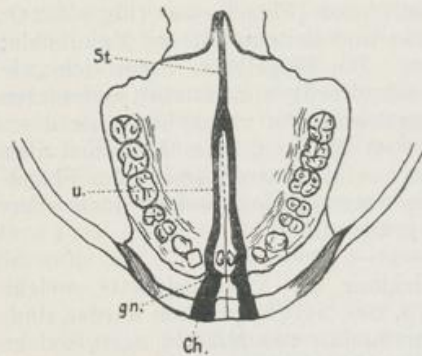


Fig. 414. Schema der Oberlippen-Kiefer-Gaumenspalten nach A. FRÄNKEL aus E. SCHWALBE (Die Morphologie der Mißbildungen).

Ch Cheiloschisis, c Lippenspalte, gn Kieferspalte (Gnathoschisis), u Gaumenspalte (Uranoschisis), St Spaltung des Zapfens (Staphyloschisis).

den harten Gaumen hindurchgeht (Wolfsrachen). Eine doppelseitige Oberlippenspalte (Hasenscharte) mit gut entwickeltem Philtrum ohne

andere Störungen in der Kiefer- und Gaumenbildung zeigt uns Fig. 415 von einem jungen Kind.



Fig. 415. Doppelseitige unkomplizierte Oberlippenspalte mit gut entwickeltem Philtrum. (Nach BRAMAN aus E. SCHWALBE, Die Morphologie der Mißbildungen.)

Seite, während beim Menschen ein kleiner Zwischenraum zwischen ihnen bleibt.

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 MECKELsche Knorpel (Fig. 407 Carl. Meckel u. 410), der mit seinem Schädelende die Anlage des Hammers liefert und dadurch wieder mit dem Amboß (*Incus*) in Gelenkverbindungen steht (vgl. S. 414). An seinem ventralen Ende verbindet er sich in der Mittellinie bei den Säugetieren mit dem entsprechenden Teil der anderen Seite, während beim Menschen ein kleiner Zwischenraum zwischen

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. 405) 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 Säugetieren und beim Menschen ist die Aufgabe der im ersten Schlundbogen entstandenen Knorpel eine wesentlich andere geworden; sie ist in den Dienst des Gehörapparates getreten; eine tiefgreifende, in ihrem Endergebnis wunderbare und höchst bedeutungsvolle Metamorphose hat sich hier vollzogen. Um dieselbe zu verstehen, muß ich ein paar vergleichend-anatomische Tatsachen 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 Kopfskeletts der Fall ist, von zweierlei verschiedener Art, primäre und sekundäre. Primär ist ein Knochen, der im Gelenkteil 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 Skelettstück, das eine beträchtliche Größe erreicht, in seinem oberen Rande die Zähne aufnimmt und den MECKELschen Knorpel derart umwächst, daß er fast allseitig in einen knöchernen Zylinder eingeschlossen wird. Der ganze komplizierte Apparat, zusammengesetzt aus mehreren Knochen und aus dem von ihnen eingeschlossenen, ursprünglichen Knorpel, bewegt sich im primären Kiefergelenk zwischen Palatoquadratum und *Os articulare*.

Denselben Anlagen begegnen wir auch bei den Säugetieren und beim Menschen wieder. Im Gelenkteil des Unterkieferknorpels, der die Form des Hammers angenommen hat (Fig. 407, 409 3 u. 410 *Malleus*), bildet sich ein besonderer Knochenkern, der dem *Articulare* anderer Wirbeltiere entspricht. In seiner Nähe erscheint als Belegknochen ein außerordentlich kleines *Angulare* (Fig. 409 6), das später mit ihm verschmilzt und den langen Fortsatz des Hammers liefert. Der zweite Belegknochen oder das *Dentale* (Fig. 407 *Dentale*, 410 u. 412 *Os dentale*) erreicht dagegen eine beträchtliche Größe und wird allein zum später funktionierenden Unterkiefer, während die übrigen Teile, welche bei den Knochenfischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln im zusammengesetzten Kieferapparat beim Kaugeschäft mitwirken (Palatoquadratum resp. Quadratum, *Articulare*, *Angulare* und MECKELscher Knorpel), ihre ursprüngliche Funktion verlieren und eine anderweite Verwendung finden.

Die wichtigste Veranlassung zu dieser tiefgreifenden Umgestaltung ist wohl hauptsächlich darin zu suchen, daß bei den Säugetieren und beim Menschen sich an Stelle des primären Kiefergelenks ein neues sekundäres Kiefergelenk entwickelt. Das primäre Kiefer-

gelenk, in welchem das zahntragende Dentale bewegt wird, liegt, wie wir oben gesehen haben, zwischen Palatoquadratum und Articulare.

Da nun bei den Säugetieren das Palatoquadratum und das Articulare dem Amboß und dem Hammer entsprechen, so ist im Hammer-Amboßgelenk das primäre Kiefergelenk niederer Wirbeltiere zu suchen. Vermittels desselben wird bei den Säugetieren und dem Menschen das Dentale nicht mehr bewegt, weil dieses selbst mit der Schädelkapsel eine direktere Gelenkverbindung eingeht. Es sendet nämlich einen Knochenfortsatz, den *Processus condyloideus* (Fig. 412), nach oben empor und verbindet sich hierdurch mit der Schuppe des Schläfenbeins in einiger Entfernung vor dem primären Gelenk zum sekundären Kiefergelenk, an welchem nur Belegknochen teilnehmen.

Die naturgemäße Folge von der neuen Gelenkbildung ist, daß der primäre Unterkieferapparat für den Kauakt überflüssig geworden ist und in seiner Entwicklung gehemmt wird. Amboß, Hammer und das dem Hammer verbundene Angulare werden in Teile des Gehörorgans umgewandelt (s. S. 414). Der übrige Teil des MECKELschen Knorpels (Fig. 407 u. 410) 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 maxillare inferioris*, um. Eine kleine Strecke nahe am vorderen Ende erhält schon früh einen besonderen Knochenkern und verschmilzt mit dem Belegknochen. Was sonst noch vom MECKELschen Knorpel im Kanal 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 zahntragenden Hälften. Diese erhalten sich bei vielen Säugetieren 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. Über die Stellung des Kopfskeletts zum Rumpfskelett.

Schon in verschiedenen Abschnitten dieses Lehrbuchs, bei Besprechung der Rückensegmente, des Nervensystems, besonders aber jetzt bei Besprechung des Achsenskeletts wurde auf vielfache Übereinstimmungen hingewiesen, welche zwischen Einrichtungen des Kopfes und des Rumpfes wahrgenommen werden. Auf die Übereinstimmungen und Verschiedenheiten, welche zwischen beiden Regionen des Körpers im Laufe ihrer Entwicklung hervortreten, sei hier im Zusammenhang noch einmal kurz hingewiesen.

Die Gliederung des Wirbeltierkörpers nimmt ihren Ausgang von den Wandungen der primären Leibessäcke, deren dorsaler Abschnitt, der an der Chorda und das Nervenrohr angrenzt, durch Faltenbildung in hintereinander gelegene Säckchen, die Rückensegmente, zerfällt (Fig. 135 u. 136).

Da sich aus der Wand der Rückensegmente die willkürliche Muskulatur entwickelt, so stellt sie das am frühzeitigsten segmentierte Organsystem der Wirbeltiere dar. Die „Myomerie“ ist nun wohl die

direkte 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 Segmentierung der Muskulatur und der peripheren Nervenbahnen schon ausgebildet hat, ist das Skelett 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 Achsenskelett 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 ansehnlichsten Hirnblasen ausweitet, drittens dadurch, daß die Wandungen des Kopfdarms von regelmäßigen Schlundspalten durchbohrt werden und so ebenfalls eine Art von Segmentierung (die Branchiomerie) erfahren.

Der Abschnitt des Körpers, der sich in dieser Weise zum Kopf umwandelt, 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 Teil der Leibeshöhle wird durch das Auftreten der Schlundspalten in mehrere, hintereinander 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 Verengerung der einzelnen Abschnitte des Kiemendarms, während am Rumpf die willkürliche Muskulatur nur von den Rückensegmenten 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 Achsenskelett anzulegen. Es ist mithin eine Einrichtung von verhältnismäßig jungem Ursprung, wie sie denn auch nur dem Stamm der Wirbeltiere eigentümlich ist und hier selbst ihrem einfachsten Vertreter, dem *Amphioxus lanceolatus*, noch fehlt.

Das knorpelige Achsenskelett entwickelt sich von vornherein in den beiden Hauptabschnitten des Körpers zum Teil in gleichartiger, zum Teil in ungleichartiger Weise.

Gleichartig ist die Entwicklung, insofern der Verknorpelungsprozeß am Kopf und Rumpf im perichordalen Bindegewebe beginnt, sich dann von oben und unten um die Chorda erstreckt und sie einschleidet und schließlich sich noch auf die Bindegewebsschicht fortsetzt, welche das Nervenrohr umhüllt.

Die Ungleichartigkeit dagegen spricht sich in der eintretenden oder ausbleibenden Segmentierung aus. Am Rumpf entsteht unter dem Einfluß der Muskulatur eine Gliederung des knorpeligen Achsenskeletts, indem feste Wirbelstücke mit binde-

gewebig bleibenden Zwischenwirbelbändern abwechseln. Am Kopf entwickelt sich gleich eine zusammenhängende Knorpelkapsel um die Hirnblasen. Die Gliederung, welche sich hier in anderen Organsystemen, in dem Auftreten, der Kopfsegmente und in der Anordnung der Hirnnerven ausprägt, hat keine Gliederung des zu ihnen gehörigen Achsenskeletts zur Folge. Bei keinem Wirbeltier 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 Segmenten des Kopfes hervorgehenden Muskeln, in der voluminösen Entfaltung des Gehirns und der Sinnesorgane Faktoren 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 Segmentierung des Achsenskeletts notwendig gemacht hat, in Wegfall.

In den letzten Jahren ist von mehreren Seiten (ROSENBERG, STÖHR, FRORIEP) die Ansicht ausgesprochen worden, daß in einigen Wirbeltierklassen die Occipitalregion des Primordialeranium einen Zuwachs durch Verschmelzung mit Wirbelanlagen der Halsregion erfahre und so gleichsam „in stetem kaudalen Vorrücken begriffen sei“.

Außer der Gliederung in Wirbel spricht sich eine Segmentierung des Achsenskeletts 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 Skeletteile steht in Abhängigkeit zu den ersten Segmentierungen, von welchen der Organismus der Wirbeltiere betroffen wurde. Denn die Rippen entwickeln sich zwischen den Muskelsegmenten durch Verknorpelungsprozesse in den sie trennenden Bindegewebsblättern, den Zwischenmuskelbändern; die Schlundbogen aber stehen in Abhängigkeit zu den Schlundspalten, durch welche die ventrale Kopfgegend in eine Summe aufeinander folgender Segmente zerlegt worden ist. Aus dem Bestehen von Rippen und von Schlundbogen läßt sich nicht folgern, daß die dazu gehörige Skelettachse gleichfalls segmentiert gewesen sein müsse. Sie sind nur ein Zeichen für die Segmentierung der Körperregion, zu welcher sie hinzugehören.

Daß bei den ausgebildeten Wirbeltieren die embryonal vorhandene Segmentierung des Kopfes mehr oder minder verloren geht, hängt besonders von zwei Momenten ab. Erstens entwickeln sich die Kopfsegmente nur wenig, liefern unbedeutende Muskeln, bilden sich zum Teil ganz zurück, zweitens wird das Viszeralskelett von tief eingreifenden Metamorphosen betroffen. Namentlich bei den höheren Wirbeltieren erfährt es solche Rück- und Umbildungen, daß schließlich nichts mehr von der ursprünglich segmentalen Anordnung seiner Teile (Kiefergarnenapparat, Gehörknöchelchen, Zungenbein) zu erkennen ist.

B. Die Entwicklung des Extremitätenskeletts.

Die Gliedmaßen setzen sich bei den Wirbeltieren vorn und hinten zur Seite des Rumpfes als kleine, flossenartige Auswüchse an (Fig. 176, 246, 416). Daß sie hier mehr zur ventralen als zur dorsalen Fläche des Körpers gerechnet werden müssen, geht daraus hervor, daß sie von den ventralen Ästen der Rückenmarksnerven innerviert werden.

Ferner scheinen die Gliedmaßen zu einer größeren Anzahl von Rumpfsegmenten zu gehören. Es läßt sich dies sowohl aus der Art der Nervenverteilung, als auch aus der Abstammung ihrer Muskulatur erschließen. Denn die vorderen und die hinteren Gliedmaßen beziehen ihre Nerven immer von einer größeren Anzahl von Spinalnerven. Die Muskeln aber stammen aus derselben Quelle wie die ganze Rumpfmuskulatur, nämlich von den Rumpfsegmenten ab, Verhältnisse, die bei Selachierembryonen leicht festzustellen sind (vgl. S. 245). Bei ihnen wachsen, wie Untersuchungen von DOHRN gelehrt haben, von einer größeren Anzahl von Rumpfsegmenten je zwei Knospen in das Gallertgewebe der Flossenanlage hinein, lösen sich dann von ihrem Mutterboden ab und teilen sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, die Anlage der Streck- und der Beugemuskulatur. Jede Flosse enthält mithin eine Reihe hintereinander gelegener, segmental entstandener Muskelanlagen, eine Tatsache, welche noch bei manchen anderen Fragen, welche den Ursprung der Gliedmaßen betreffen, ins Gewicht fällt.

Beim Menschen nimmt die Anlage der Gliedmaßen 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 oder Fuß wird (Fig. 203). Auch beginnt an der vorderen Extremität bereits die

Hand an ihrem vorderen Rand Einkerbungen zu erhalten, durch welche sich die ersten Rudimente der Finger markieren. In der 6. Woche sind die drei Hauptabschnitte der Gliedmaßen zu erkennen, indem sich noch das proximale Stück durch eine Querfurche im 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 Ähnlichkeit mit der von der Sohle aus betrachteten Vorderextremität

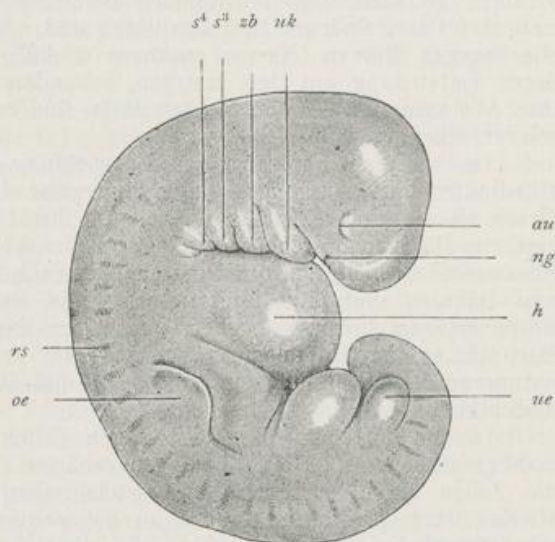


Fig. 416. Sehr junger menschlicher Embryo aus der 4. Woche von 4 mm Nacken-Steißlänge, der Gebärmutter einer Selbstmörderin 8 Stunden nach ihrem Tode entnommen. Nach RABL.

au Auge, ng Nasengrube, uk Unterkiefer, zb Zungenbeinbogen, s³, s⁴ dritter, vierter Schlundbogen, h durch die Entwicklung des Herzens verursachte Auftreibung der Rumpfwand, rs Grenze zweier Rückensegmente, oe, ue obere, untere Extremität.

eines Karnivoren auf; die Polster sind bei zehenartiger Kürze und Dicke der Finger stark entwickelt.“

Bei ihrer Vergrößerung legen sich die Gliedmaßen der Bauchfläche des Embryo an und sind dabei schräg von vorn nach hinten gerichtet, und zwar die vorderen Gliedmaßen 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 fünfte Finger und die fünfte Zehe sind schwanzwärts gewandt. Hieraus, sowie aus der Annahme, daß die Gliedmaßen mehreren Rumpsegmenten angehören, erklären sich einige Verhältnisse in der Verteilung 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, sekundären Stamme des Plexus ihre Abstammung aus dem achten Hals- und ersten Dorsalnerven uns schwer erkennen läßt“ (SCHWALBE). *Thorsical*

Im weiteren Fortgang der Entwicklung verändern die beiden Gliedmaßen 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 Homologien 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 Skelett- und Muskelanlagen schärfer voneinander ab, indem die Zellen einen bestimmteren, histologischen Charakter gewinnen. Hierbei ist folgende Erscheinung zu beobachten: Die Teile des Extremitätenskeletts werden nicht alle gleichzeitig angelegt, sondern halten eine bestimmte Reihenfolge ein, etwa in der Weise, wie bei der Entwicklung des Achsenskeletts, der Gliederungsprozeß vorn beginnt und nach rückwärts fortschreitet. So bilden sich an den Gliedmaßen die proximal, d. h. dem Rumpfe näher gelegenen Skelettstücke 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 Gliedmaßen den hinteren in ihrer Ausbildung etwas voraus.

Bei der Entstehung des Extremitätenskeletts 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 Skeletts der freien

Extremität tragen. Hierdurch zerfällt jeder Knorpel in eine dorsale, der Wirbelsäule genäherte und in eine ventrale Hälfte. Die erste ist bei den Säugetieren 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 Teil auch noch beim Neugeborenen sind. In ihnen entstehen hier und da noch akzessorische Kerne im Kindesalter.

Vom Gelenkteil des Schulterblattes geht ventralwärts ein knorpeliger Fortsatz aus, der beim Menschen kurz, bei anderen Wirbeltieren aber von beträchtlicher Größe ist und dann bis zum Brustbein heranreicht. Er entspricht der hinteren der oben erwähnten Spangen, in welche sich der ventrale Teil 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.

Über die Stellung, welche das Schlüsselbein am Schultergürtel einnimmt, gehen die Ansichten nach zwei Richtungen auseinander. Nach GÖTTE und HOFFMANN usw. gehört es zu den primordialen, knorpelig vorgebildeten Skeletteilen und entspricht der vorderen ventralen Spange, welche die Urform des Schultergürtels besessen hat. Nach GEGENBAUR ist es ein Belegknochen, der mit dem knorpeligen Skelett in ähnlicher Weise, wie am Schädel die Belegknochen mit dem Primordialcranium in Verbindung getreten ist. Zu der verschiedenen Auffassung hat die eigentümliche 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 Längenwachstum 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 Säugetieren 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 Teil, welcher sich mit dem Sacralabschnitt der Wirbelsäule verbindet, den Darmbeinknorpel, unterscheiden, sowie zwei ventrale, in der Symphyse zusammenstoßende Knorpelspannen, 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 Wachstum der drei Knochenstücke nach der Pfanne vor, wo sie untereinander zusammentreffen, aber noch bis zur Pubertät durch Knorpelstreifen, welche eine dreistrahligte Figur zusammen bilden, getrennt bleiben. Im 8. Lebensjahre etwa verschmelzen Scham- und Sitzbein mit ihrem ab- und aufsteigenden Ast untereinander, so daß jetzt jedes Hüftbein aus zwei durch Knorpelgewebe in der Pfanne vereinigten Stücken, dem Darmbein und einem Schambeinsitz, 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 im 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 ischi. Sie gesellen sich zum Hauptknochen erst am Ende der Wachstumsperiode hinzu.

2. Skelett der freien Extremität. Alle Skeletteile 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 faserige Bindegewebsschicht, die Knorpeloberhaut oder das Perichondrium, abgegrenzt.

Vom Anfang des 3. Monats beginnt der Verknöcherungsprozeß an den größeren Skelettstücken. Es wird in ähnlicher Weise wie an der Wirbelsäule das Knorpelgewebe zerstört und durch Knochengewebe ersetzt. Hierbei treten mehrere, allgemein gesetzmäßige Erscheinungen hervor, auf welche ich noch näher eingehen will, ohne indessen dabei die komplizierten, histologischen Vorgänge zu berücksichtigen, über welche Lehrbücher der Gewebelehre Auskunft geben.

Der Verknöcherungsprozeß 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 Zentrum untereinander. 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 an ihrer Oberfläche gelegenen Zellen 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 Überzug 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 ossifizieren beginnt. Bei den übrigen findet die Verknöcherung nach der Geburt, wie KÖLLIKER abgibt, in folgender Reihenfolge statt:

I. An der Hand: 1. Capitulatum 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). 2. Cuneiforme I und II (3. Jahr). 3. Cuneiforme III (4. Jahr).

In einer komplizierteren Weise vollzieht sich der Verknöcherungsprozeß 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 Weiterwachstum des so aus zwei Geweben zusammengesetzten Skelettstücks geht in einer doppelten Weise vor sich: erstens durch Wucherung des Knorpels und zweitens durch Vermehrung der Knochen- substanz. Das Knorpelgewebe vermehrt sich an den beiden Enden des Skelettstücks und trägt zu seiner Verlängerung und Verdickung bei. In der Mitte dagegen, wo es von einem Knochenzylinder eingehüllt ist, bleibt es im Wachstum stehen. Hier findet fortwährend eine Auflagerung neuer Knochenlamellen auf die bereits gebildeten von der ursprünglichen Knorpelhaut 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 Skelettstücks aus; es werden immer neue Knorpelbezirke vom Knochen eingeschleitet und in ihrem Wachstum gehemmt. Die periostale Knochenscheide aber nimmt infolgedessen die Form zweier mit ihren Spitzen verbundener Trichter an.

Der den Trichter ausfüllende Knorpel erfährt frühzeitig eine allmähliche Um- und Rückbildung. Von der knöchernen Scheide 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 stehengebliebenen Knorpelreste ausgeschieden wird, entwickelt sich eine spongiöse, knöcherne Substanz, welche die trichterförmigen Höhlen des periostal entstandenen, kompakten Knochenmantels ausfüllt. Der

Endochondrale Ossifikation!

perichondrale Ossifikation

Spongiosa

spongiöse Knochen ist übrigens nur eine vergängliche Bildung. Nach und nach wird er von der Mitte des Skelettstücks aus wieder aufgelöst; an seine Stelle tritt dann weiches, mit Blutgefäßen reichlich versehenes Mark. Auf diese Weise entsteht in der ursprünglich ganz kompakten Knorpelanlage die große Markhöhle der Röhrenknochen.

Mark

Während dieser Vorgänge bleiben die beiden Enden immer noch knorpelig und dienen noch lange Zeit durch ihre Wucherung zum Längenwachstum des Skelettstücks. Sie werden als die beiden Epiphysen bezeichnet, im Gegensatz zu dem zuerst verknöcherten Mittelstück, welches den Namen der Diaphyse erhalten hat. Diese vergrößert sich auf Kosten des Epiphysenknorpels, indem sich der enchondrale Verknöcherungsprozeß mit einer sich deutlich markierenden Verknöcherungslinie nach beiden Enden fortsetzt.

Eine neue Komplikation 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 Verknöcherungszentren, die sogenannten Epiphysenkerne, aus, indem in der schon früher beschriebenen Weise blutgefäßführende Kanäle 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 Überzug an der freien Oberfläche und stellt den „Gelenkknorpel“ dar. Zweitens bleibt eine dünne Knorpelschicht lange Zeit zwischen dem zuerst entstandenen, knöchernen Mittelstück und der knöchernen, scheibenförmigen Epiphyse bestehen und dient dem Längenwachstum des Skelettstücks. Der Knorpel nämlich vermehrt sich durch Wucherungen seiner Zellen in energischer Weise und wird in demselben Maße 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 Maße, die sich rascher vergrößernde Diaphyse.

So kommt es, daß man Röhrenknochen, deren Wachstum noch nicht abgeschlossen ist, in drei Knochenstücke zerlegen kann, wenn man die organischen Teile durch Fäulnis entfernt. Eine Verschmelzung zu einem einzigen Knochenstück erfolgt erst, wenn zur Zeit der Geschlechtsreife das Längenwachstum 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 hauptsächlichsten Zentren, von denen die Verknöcherung der knorpeligen Anlage eines Röhrenknochens ausgeht, legen sich in vielen Fällen noch kleinere Verknöcherungszentren von einer mehr untergeordneten Bedeutung an, welche man als akzessorische Knochenkerne oder als Nebenerne 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 Epicondylis usw. Sie dienen zur Umwandlung derselben in Knochenmasse und verschmelzen gewöhnlich am spätesten mit dem Hauptknochen.

Angaben über den Beginn der Verknöcherung in den einzelnen Skelettstücken. Das Oberarmbein verknöchert in der Diaphyse in der 8. Woche. Epiphysenkerne bilden sich erst nach der Geburt am Anfang des ersten 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.—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 major, im 13.—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 1 Jahr später als in der Tibia erfolgen. GEGENBAUR sieht hierin eine Unterordnung der funktionellen 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 Teile der Hand Gesagte.

3. Die Entwicklung der Gelenke. Da sich die einzelnen Knorpelstücke in dem Mesenchym des Körpers durch histologische Metamorphose anlegen, so werden sie ursprünglich untereinander 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 Skeletteile ist bei niederen Wirbeltieren, wie bei den Haien, die vorherrschende. Bei den höheren Wirbeltieren 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 aufeinander stoßenden Skeletteile einen höheren Grad von Beweglichkeit zueinander gewinnen, tritt an Stelle der einfacheren, bindegewebigen Vereinigung die kompliziertere Gelenkverbindung.

Bei der Entwicklung der Gelenke sind folgende allgemeine Erscheinungen zu beobachten:

Junge Knorpelanlagen, wie z. B. im Ober- und Unterschenkel, sind auf frühen Stadien an den Stellen, wo sich später die Gelenkhöhle ausbildet, durch ein sehr zellenreiches Zwischengewebe getrennt (Zwischen-

scheibe 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 Skeletteile 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 nur selten ausgeführt werden. Hieraus folgt, daß während des embryonalen Lebens die Gelenkflächen ihre spezifische Form nicht unter dem Einfluß der Muskeltätigkeit gewinnen können. Wenn von manchen Seiten angenommen worden ist, daß sich die Gelenkflächen gleichsam durch Abschleifung und Anpassung aneinander infolge bestimmter, wiederkehrender Verschiebungen auf einfach mechanischem Wege bilden, so läßt sich diese Annahme nicht aufrecht erhalten. Die frühzeitig eintretende typische Gestaltung der Gelenke erscheint daher als eine ererbte (BERNAYS). Nur für Veränderungen auf späteren Stadien kann die Muskeltätigkeit 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; andere Faserzüge formen sich zu einzelnen straffen Gelenkbändern.

Etwas abweichend gestaltet sich der Entwicklungsprozeß, wenn die Gelenkflächen nicht aufeinander passen. In diesen Fällen können sich die Enden der Knorpel nicht in der eben 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 faserknorpelige Zwischengelenkscheibe (Zwischenknorpel), welche sich als ein elastisches Polster zwischen die Skelettstücke 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 Zwischen-scheibe in zwei Räume getrennt ist.

Endlich kommt noch eine besondere Modifikation der Gelenke zustande, wenn sich die Knorpel teilweise berühren, teilweise durch Zwischengewebe getrennt bleiben. In diesem Falle erscheint an der Berührungsstelle eine einfache Gelenkspalte; seitwärts aber vergrößert sich dieselbe dadurch, daß sich die nicht kongruenten Teile der Knorpel-flächen von dem sie trennenden Zwischengewebe abspalten. So entsteht zwar eine einheitliche Gelenkhöhle, doch schieben sich in sie von der Gelenkkapsel her die Umbildungsprodukte 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 Verknöcherungsprozesses und bildet einen nur wenige Millimeter dicken Knorpelüberzug an den Gelenkflächen. Einen solchen besitzen die Gelenkflächen aller Knochen, welche sich aus einer knorpeligen Anlage entwickeln.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn Knochen, die im Bindegewebe direkt entstanden sind, wie die Belegknochen, in eine wirkliche Gelenkverbindung miteinander treten. Einen derartigen Fall bietet uns bei den Säugetieren 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 präformierte Knochen gibt, so hat man auch zu unterscheiden zwischen Gelenken mit einem Überzug von hyalinem Knorpel und Gelenken mit einem Überzug von faseriger Binde substanz.

knorpelig!

Repetitorium zu Kapitel XII.

I. Entwicklung des Herzens. 1. In der ersten Anlage des Herzens sind zwei verschiedene Typen bei den Wirbeltieren zu unterscheiden: a) Bei Cyclostomen, Selachiern, Ganoiden, Amphibien entwickelt sich das Herz als ein unpaares Säckchen an der unteren Fläche der Kopfdarmhöhle im ventralen Darmgekröse, welches dadurch in ein Mesocardium anterius und posterius zerlegt wird. b) Bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren entwickelt sich das Herz aus zwei getrennten Hälften, welche nachträglich untereinander 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 Wirbeltieren zuerst in der Kopfhalsgegend hinter dem letzten Schlundbogen an.

4. Das hintere, venöse Ende des Herzschlauchs 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 Herzschlauch 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 Ohrkanal, als Vorhof und Kammer gegeneinander 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 in eine rechte Hälfte abgeteilt 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, His), trifft sie den Ohrkanal 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 teilt sich in Pulmonalarterie und Aorta durch Entwicklung einer besonderen Scheidewand, welche zuerst oben beginnt, nach abwärts wächst und sich mit der Kammerscheidewand vereinigt.

e) Die vollständige Trennung im Vorhof erfolgt erst nach der Geburt durch dauernden Verschuß des Foramen ovale.

10. Am Ostium atrioventriculare und am Ostium arteriosum bilden sich die ersten Anlagen der Klappen als nach innen vorspringende Verdickungen des Endokards (Endothelkissen).

II. Entwicklung der großen Arterien des Menschen. 1. Aus dem Truncus arteriosus entspringen sechs 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 sechs 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 zum Anfangsstück der Subclavia; der letzte Bogen gibt Äste 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 zwei 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 Lendenteil 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 Kardinalvenen vom Rumpf, besonders aber von den Urnieren.

3. Jugular- und Kardinalvenen verbinden sich jederseits zu den CUVIERSchen 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 CUVIERSche Gänge, Dotter- und Nabelvenen zum Sinus reuniens, welcher später als selbstständiges Gebilde schwindet und in den Herzvorhof eingezogen wird.

7. Die Kardinalvenen verlieren an Bedeutung a) infolge 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 Teil als ein unpaares Gefäß zwischen beiden Kardinalvenen und verbindet sich darauf an der Einmündungsstelle der Nierenvene mit der rechten Kardinalvene, die sich so zum unteren Abschnitt der unteren Hohlvene umbildet.

9. Die CUVIERSchen 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 Kardinalvenen 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 Teil, der die Herzvenen aufnimmt und zum Sinus coronarius cordis wird. Ebenso schwindet das Herzende der linken Kardinalvene.

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, dienen, wenn sich die Leber entwickelt, dem 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 Anstomose mit der Dottervene unter der Leber, wodurch ihr Blutstrom sich am Pfortaderkreislauf beteiligt.

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 Teilung des Nabelvenenblutes in zwei Strombahnen zur Folge hat.

16. Nach der Geburt verkümmert die Nabelvene zum Ligamentum teres hepatis, der Ductus venosus Arantii obliteriert; die Venae hepaticae advehentes erhalten ihr Blut nur noch vom Endstück der Dottervene, der späteren Pfortader, welche das Blut vom Darmkanal 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 untereinander zusammenhängen.

18. Zuerst sondert sich der Herzbeutel von der Brusthöhle a) dadurch, daß die CUVIERSCHEN 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 mitüberwandern.

19. Die Brusthöhlen stellen eine Zeitlang, dorsal vom Herzbeutel links und rechts von der Wirbelsäule gelegene, röhrenförmige Hohlräume dar, welche die sich entwickelnden Lungen aufnehmen und kaudalwärts 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 Uskows) verschmilzt.

21. Das Zwerchfell setzt sich aus einem ventralen Teil, dem Septum transversum, und einem dorsalen Teil, 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, durch das Kranzband und einen Teil des Ligamentum suspensorium, mit dem Zwerchfell verbunden.

Entwicklung des Skeletts.

A. Die Wirbelsäule. 1. Man unterscheidet drei verschiedene Entwicklungsstufen: a) die häutige Wirbelsäule mit Chorda dorsalis (Rückenseite); b) die knorpelige und c) die knöcherne Wirbelsäule.

2. Die Chorda entwickelt sich aus einem unterhalb des Nervenrohrs gelegenen Zellenstreifen des inneren Keimblattes (Chordaentoderm, 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 Skelettanlage 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 Wirbeltieren 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 Verknorpelungsprozeß beginnt zu beiden Seiten der Chorda und bildet um sie einen Knorpelring, den Wirbelkörper, von welchem der Verknorpelungsprozeß sich in der häutigen Hülle des Nervenrohrs ausbreitet, die Wirbelbogen liefert und mit der Entsendung des Wirbeldorns seinen Abschluß findet.

8. Erst durch Verknorpelung der skelettbildenden Chordascheide erfährt das Achsenskelett 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 usw. werden.

9. Die Segmentierung der Wirbelsäule ist in Abhängigkeit von der Segmentierung der Muskulatur entstanden in der Weise, daß Skelett- und Muskelsegmente miteinander alternieren, und daß die neben dem Achsenskelett gelegenen Längsmuskelfasern sich mit ihren Enden an zwei Wirbel ansetzen und sie gegeneinander zu bewegen imstande sind.

10. Die von den knorpeligen Wirbelkörpern eingeschlossene Chorda wird in ihrem Wachstum gehemmt und bei den einzelnen Klassen der Wirbeltiere in verschiedener Weise rückgebildet: bei den Säugetieren 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 Wirbeltierklassen 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 jeder Bogenhälfte. (Später noch akzessorische Knochenkerne.)

13. Zu jedem Wirbelsegment gesellt sich ein Paar Rippen hinzu, welche durch einen Verknorpelungsprozeß 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 Teil 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 fünf Wirbeln und von den zu ihnen gehörigen Sacralrippen hervor, welche durch ihre Verschmelzung die Massae laterales erzeugen.

B. Das Kopfskelett. 1. Der Schädel durchläuft wie die Wirbelsäule drei Formzustände: a) das häutige, b) das knorpelige Primordialcranium, c) die 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 nach unten die Chorda umwachsen und sich zu einer Knorpelplatte verbinden.

b) Nach vorn von den Parachordalia treten die RATHKESCHEN 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 Verknorpelungsprozeß wie bei der Entwicklung der Wirbelsäule zuerst auf die Seitenwand, zuletzt auf die Decke des häutigen Primordialeranium über und nimmt hierbei zum Teil die höheren Sinnesorgane in sich auf.

4. Bei den Selachiern stellt das knorpelige Primordialeranium eine bleibende Bildung mit dicken Wandungen dar; bei den Säugetieren 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 Seitenteile knorpelig sind, während die Decke größere, durch häutige Membranen verschlossene Lücken aufweist.

5. Am knorpeligen Primordialeranium 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 Viszeralskelett mit dem Primordialeranium.

7. Das Viszeralskelett setzt sich aus gegliederten Knorpelspangen zusammen, die durch Verknorpelungsprozesse in den häutigen Schlundbogen zwischen den Schlund- oder Kiemenpalten entstehen.

8. Die knorpeligen Schlundbogen oder Viszeralbogen sind nur bei niederen Wirbeltieren (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 Säugetieren und beim Menschen wird ein knorpeliges Viszeralskelett nur sehr verkümmert angelegt und wandelt sich in die Gehörknöchelchen und das Zungenbein um.

11. Im häutigen Kieferbogen entsteht: a) der Amboß, welcher dem Palatoquadratum niederer Wirbeltiere entspricht; b) der Hammer, der Repräsentant des Gelenkteils des knorpeligen Mandibulare; c) der MECKELSCHE Knorpel, der dem übrigen Abschnitt des Mandibulare entspricht, sich aber später vollständig zurückbildet.

12. Der häutige Zungenbeinbogen liefert: a) in seinem obersten Teil 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 Primordialeranium zeigt auf keinem Stadium seiner Entwicklung eine Zusammensetzung aus Segmenten wie die Wirbelsäule.

15. Die ursprüngliche Segmentierung des Kopfes spricht sich allein in dem Auftreten mehrerer Kopfsegmente (Muskelabschnitte),

in der Anordnung der Hirnnerven und in der Anlage des Viszeral-skeletts aus.

16. Das Primordialeranium ist also eine unsegmentierte Skelett-anlage in einem anderweitig segmentierten Körperabschnitt.

17. Die Verknöcherung des Kopfskeletts ist ein viel komplizierterer Prozeß 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 Kopfskeletts zwei verschiedene Arten von Knochen, primordiale und Belegknochen, zu unterscheiden.

19. Die primordialen Kopfknochen entstehen aus knorpeliger Grundlage, wie die Knochenkerne in der knorpeligen Wirbelsäule.

20. Die Beleg- oder Deckknochen entstehen außerhalb des primordialen Kopfskeletts aus bindegewebiger Grundlage als Haut- und Schleimhautverknöcherungen und sind bei niederen Wirbeltieren Teile eines über den ganzen Körper verbreiteten Hautskeletts.

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 Zähne.

22. Beide Arten von Knochen erhalten sich auf späteren Stadien teils getrennt, teils verschmelzen sie untereinander zu Knochenkomplexen, wie das Schläfenbein und das Keilbein.

23. Vom Primordialeranium bleiben nur unbedeutende Reste als knorpelige Nasenscheidewand und als Nasenknorpel erhalten.

C. Das Extremitätenskelett. 1. Das Skelett der Gliedmaßen legt sich mit Ausnahme des Schlüsselbeins, dessen Entwicklung manche Eigentümlichkeiten zeigt, in knorpeligem Zustand an (knorpeliger Schultergürtel, knorpeliger Beckengürtel, Knorpel vom Arm und Bein).

[2. Die Verknöcherung erfolgt in derselben Weise wie an der Wirbelsäule und am Primordialeranium von Knochenkernen aus unter Zerstörung und Ersatz des Knorpelgewebes durch Knochengewebe.

3. Die kleinen Knorpel der Fuß- und Handwurzeln verknöchern zum größeren Teil von einem Knochenkern aus, die größeren platten Knorpel des Schulter- und Beckengürtels von mehreren Zentren aus.

4. Die knorpeligen Anlagen der Röhrenknochen verknöchern zuerst in der Diaphyse, während ihre beiden Enden, die Epiphysen, lange Zeit knorpelig bleiben und das Längenwachstum vermitteln.

5. Die knorpeligen Epiphysen beginnen beim Menschen teils im letzten Monat vor der Geburt, teils erst nachher von eigenen Zentren aus (Epiphysenkernen) zu verknöchern.

6. Die Verschmelzung der knöchernen Diaphyse und der knöchernen Epiphysen erfolgt mit Beendigung des Längenwachstums des Skeletts unter Verdrängung des trennenden Knorpelgewebes.

7. Vor beendetem Wachstum 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 Überzug 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 Überzug faseriger Binde substanz (Kiefergelenk.)

Schlußkapitel.

Das ontogenetische Causalgesetz¹⁾.

In den vorausgegangenen Kapiteln haben wir an zahlreichen Beispielen kennen gelernt, daß wie die einzelne Wirbeltierart im ganzen, so auch viele Organe eine Reihe komplizierter Metamorphosen durchmachen, ehe sie ihren funktionellen Endzustand erreichen. Von einem einfachen, mehr oder minder indifferenten Anfangsstadium an, in welchem ein Organ für uns überhaupt zuerst unterscheidbar wird, führt die Entwicklung unter fortschreitender Differenzierung zu einem zweiten, dritten, vierten Stadium usw., in denen sich die Formbildung in einer für die betreffende Art immer charakteristischer werdenden Weise vollzieht. Beim Studium dieser Metamorphosen, die mit einem Hauptreiz der entwicklungsgeschichtlichen Studien bilden, ist es schon älteren Embryologen aufgefallen, daß nicht nur die höheren Wirbeltiere im ganzen als Embryonen, sondern auch ihre einzelnen Organe in bestimmten Embryonalstadien Formzustände durchlaufen, die eine gewisse und zuweilen recht auffällige Ähnlichkeit mit Vertretern von systematisch tiefer stehenden Tierklassen zeigen.

Ein paar Beispiele werden das wichtige Verhältnis, aus dem einzelne Forscher weittragende Konsequenzen gezogen haben, deutlich machen. Wie im IX. Kapitel gezeigt wurde, bieten in früher Embryonalzeit die Embryonen der Reptilien, Vögel und Säugetiere eine gewisse Ähnlichkeit mit fischartigen Wirbeltieren dadurch dar, daß sie zu beiden Seiten des Halses vier Paar Schlundspalten und Schlundbögen und in diesen Skeletteile entwickeln, die bei vergleichend-anatomischer Untersuchung dem Viszeralskelett der Fische homolog sind (Fig. 176 u. 200).

1) Um den Leser über einige allgemeine prinzipielle Fragen der Entwicklungslehre aufzuklären, habe ich der vierten Auflage der Elemente zum erstenmal noch ein besonderes Schlußkapitel theoretischen Inhalts hinzugefügt. Ich habe in ihm Gedankengänge, welche ich schon an anderen Orten und in anderen Zusammenhängen ausgesprochen habe, zum Teil mit denselben Worten, zum Teil in veränderter Fassung und Gruppierung wiedergegeben. Ich verweise auf die drei Auflagen meiner allgemeinen Biologie (III. Auflage, Kap. 28: Die Biogenesistheorie und das biogenetische Grundgesetz, S. 666—675), ferner auf Band III des Handbuchs der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, 1906, Kap. X: Über die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Deszendenztheorie (das biogenetische Grundgesetz, Palinogenese und Cenogenese), endlich auf die gemeinverständliche Darstellung im I. Jahrgang der Internationalen Wochenschrift für Wissenschaft, Kunst und Technik, 1907: „Das biogenetische Grundgesetz nach dem heutigen Stande der Biologie“.

Das Achsenskelett eines Säugetiers durchläuft in früher Entwicklung (Kap. XII) das Stadium der häutigen Wirbelsäule, in welchem es aus einer Chorda und einer Hülle von skeletogenem Gewebe zusammengesetzt ist; es ist zu dieser Zeit in gewisser Beziehung der Chorda des Amphioxus und der Cyclostomen vergleichbar. Dann verwandelt es sich in eine knorpelige Wirbelsäule, wie sie als Dauerorgan nur bei Selachiern gefunden wird, bis endlich als Abschluß des Entwicklungsprozesses die definitive knöcherne Wirbelsäule durch Umwandlung der knorpeligen gebildet wird. — Das zweikammerige Herz der höheren Wirbeltiere wird zuerst als einfacher Schlauch (Kap. XII), wie er dauernd nur bei Amphioxus, Cyclostomen und Fischen bestehen bleibt, angelegt und erst später durch Ausbildung einer Scheidewand in eine linke und eine rechte Herzhälfte zerlegt. In ähnlicher Weise läßt sich fast für jedes Organ eine Reihe von genetisch verknüpften Stadien unterscheiden, welche Pendant zu den Stadien bieten, die der vergleichende Anatom bei der Untersuchung der einzelnen Tierklassen ermittelt und in Reihen zusammenstellen kann.

Schon früh waren die Anatomen bei ihren vergleichenden Untersuchungen auf diese Verhältnisse aufmerksam geworden. Schon der berühmte Anatom MECKEL stellte 1821 den Grundsatz auf, daß das höhere Tier in seiner Entwicklung die unter ihm stehenden, einfacher gebauten Formen der Tierreihe durchlaufe; er begründete so die Lehre von der Parallele zwischen der Entwicklung des Embryos der höheren Tiere und der Entwicklung der Tierreihe oder, wie CARL ERNST v. BAER sie nannte, die Lehre von der Parallele zwischen der „individuellen Metamorphose“ und der „Metamorphose des Tierreichs“. Unter der Herrschaft der OKENSCHEN Naturphilosophie waren derartige Anschauungen bis in die Mitte des 18. Jahrhunderts in der Gelehrtenwelt weit verbreitet. „Wenige Darstellungen von Verhältnissen in der organischen Welt haben“, wie CARL E. v. BAER als gewiß zuverlässiger Gewährsmann bemerkt, „so viel Beifall gefunden als sie“. „Diese Idee, lebendig geworden zu einer Zeit, wo außer von MALPIGHI und WOLFF noch keine zusammenhängenden Untersuchungen über die früheren Perioden der Entwicklungsgeschichte irgendeines Tieres angestellt waren und vorzüglich durchgeführt von einem Manne, der über die Entwicklungsgeschichte der höheren Organismen wohl die meisten Kenntnisse besaß, konnte nicht umhin, große Teilnahme zu erregen, da sie von einer Menge spezieller Beweise unterstützt wurde. Sie gewann noch mehr Gewicht, da sie sich fruchtbar bewies, indem eine Reihe Mißbildungen verständlich wurden, wenn man sie als Folge eines partiellen Stehenbleibens der Entwicklung auf frühen Bildungsstufen betrachtete. Kein Wunder also, daß sie mit Wärme aufgenommen und schärfer durchgeführt wurde.“

BAER selbst hat sich auf Grund seiner embryologischen Studien mit Entschiedenheit gegen diese Lehre ausgesprochen. Daß sie vorübergehend in den Hintergrund trat und aus der wissenschaftlichen Diskussion verschwand, ist wohl seinem Einfluß und dem Mißkredit, in welche die Naturphilosophie aus mannigfachen Gründen fiel, zuzuschreiben. Ein neues Leben gewann sie indessen bald wieder mit dem siegreichen Fortschreiten der DARWINSCHEN Lehre, namentlich in Deutschland. In einem geistvollen, von FRITZ MÜLLER verfaßten Schriftchen: „Für DARWIN“ wurde sie weiter ausgebaut; namentlich aber erhielt sie ihre wissenschaftliche Begründung und eine schärfere Formulierung durch

ERNST HAECKEL in seiner „Generellen Morphologie“ und in zahlreichen anderen, zum Teil auch populären Schriften.

HAECKEL gab der von ihm weiter ausgebauten MECKELschen Lehre den jetzt weit bekannten Namen „das biogenetische Grundgesetz“ und faßte es in die kurze Formel zusammen: „Die Ontogenese ist eine Rekapitulation der Phylogenie“, oder etwas ausführlicher: „Die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, ist eine kurze, gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die tierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben.“

Bei der genaueren Ausarbeitung seiner Theorie läßt HAECKEL den Parallelismus zwischen beiden Entwicklungsreihen „etwas verwischt sein, und zwar dadurch, daß meistens in der ontogenetischen Entwicklungsfolge vieles fehlt und verloren gegangen ist, was in der phyletischen Entwicklungskette früher existiert und wirklich gelebt hat“. Denn „wenn der Parallelismus beider Reihen“, fügt er dem Obigen weiter hinzu, „vollständig wäre, und wenn dieses große Grundgesetz von dem Causalnexen der Ontogenese und Phylogenese im eigentlichen Sinne des Wortes volle und unbedingte Geltung hätte, so würden wir bloß mit Hilfe des Mikroskops und des anatomischen Messers die Formenreihe festzustellen haben, welche das befruchtete Ei des Menschen bis zu seiner vollkommenen Ausbildung durchläuft; wir würden dadurch sofort uns ein vollständiges Bild von der merkwürdigen Formenreihe verschaffen, welche die tierischen Vorfahren des Menschengeschlechts von Anbeginn der organischen Schöpfung an bis zum ersten Auftreten des Menschen durchlaufen haben. Jede Wiederholung der Stammesgeschichte durch die Keimesgeschichte ist eben nur in seltenen Fällen ganz vollständig und entspricht nur selten der ganzen Buchstabenreihe des Alphabets. In den allermeisten Fällen ist vielmehr dieser Auszug sehr unvollständig, vielfach verändert, gestört oder gefälscht. Wir sind daher meistens nicht imstande, alle verschiedenen Formzustände, welche die Vorfahren jedes Organismus durchlaufen haben, unmittelbar durch die Ontogenie im einzelnen festzustellen; vielmehr stoßen wir gewöhnlich auf mannigfache Lücken.“

HAECKEL unterscheidet daher in der Entwicklung zwei verschiedene Arten von Prozessen: „1. die palingenetischen und 2. die cenogenetischen. Die ersteren sind geschichtliche Wiederholungen oder solche Erscheinungen in der individuellen Entwicklungsgeschichte, welche durch die konservative Vererbung getreu von Generation zu Generation übertragen werden, und welche demnach einen unmittelbaren Rückschluß auf entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der entwickelten Vorfahren gestatten.“ „Cenogenetische Prozesse hingegen oder keimesgeschichtliche Störungen“ nennt HAECKEL „alle jene Vorgänge in der Keimesgeschichte, welche nicht auf solche Vererbung von uralten Stammformen zurückführbar, vielmehr erst später durch Anpassung der Keime oder der Jugendformen an bestimmte Bedingungen der Keimesentwicklung hinzugekommen sind. Diese cenogenetischen Erscheinungen sind fremde Zutaten, welche durchaus keinen unmittelbaren Schluß auf entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der Ahnenreihe erlauben, vielmehr die Erkenntnis der letzteren geradezu fälschen und verdecken.“

Das biogenetische Grundgesetz wird vielfach auch als die „Rekapitulationstheorie“ bezeichnet, da sie in den embryonalen Stadien Wiederholungen von Vorfahrenformen sieht.

In der von HAECKEL ihm gegebenen Fassung ist „das biogenetische Grundgesetz“ zu einer Art Grundpfeiler der Darwinistischen Morphologie geworden und hat in sehr eingreifender Weise die Denkart der vergleichenden Embryologen und Anatomen sowie die Deutung ihrer Forschungsergebnisse beeinflußt. Nicht minder hat es eine große Macht auf das unter der Wirkung populärer Darstellungen stehende Laienpublikum ausgeübt und die Überzeugung wachgerufen, daß der Forscher mit diesem Instrument die Verwandtschaften und Abstammungsverhältnisse der Organismen feststellen und in das Dunkel des Werdenprozesses der Organismen helles Licht verbreiten könne. Die biologische Literatur von 50 Jahren steht unter dem Banne dieser Vorstellungsweise.

Wie ich schon bei verschiedenen Gelegenheiten glaube nachgewiesen zu haben, ist hier eine Reform dringend notwendig. Eine tiefere Kenntnis sowohl vom Wesen des Entwicklungsprozesses wie vom Wesen der Zelle führt zu einer anderen Auffassung.

Namentlich sind es zwei Gründe, welche eine Reform unvermeidlich machen: Erstens ist es unmöglich, die ontogenetischen Stadien eines Lebewesens als Wiederholung der Formen, welche sich in der langen Vorfahrenreihe einander gefolgt sind, wissenschaftlich zu charakterisieren; zweitens läßt sich aus der äußeren Ähnlichkeit embryonaler Formen mit niederen Tierarten kein Schluß auf eine gemeinsame Abstammung beider ziehen, wie es so vielfach geschieht.

1. Den ersten Einwurf wollen wir gleich an dem ersten Stadium, mit welchem jede Entwicklung beginnt, begründen. Es ist eine der wichtigsten und sichersten biologischen Erkenntnisse, eine Tatsache ersten Ranges, daß gewöhnlich jedes Lebewesen, Pflanze sowohl wie Tier, seine Entwicklung als eine Eizelle beginnt. Da liegt es ja klar auf der Hand, wird der Anhänger des biogenetischen Grundgesetzes sagen, daß das erste Stadium rekapituliert wird, mit welchem die Entstehung des Lebens auf der Erde begonnen hat; denn die einfachste uralte Ahnenform ist die Zelle gewesen.

Dabei übersieht man nur, daß der Gedankengang ein recht unklarer ist, und daß man in diesem Fall das Wort Zelle für zwei total verschiedene Gebilde verwendet. Denn unter der Zelle von dem Urbeginn der Entwicklung des organischen Lebens stellen sich die Deszendenztheoretiker etwas außerordentlich Einfaches vor; sie gebrauchen hierfür häufig die Ausdrücke „strukturloses oder homogenes Klümpchen von Protoplasma“ oder „lebendes Eiweiß“. Daß aber die Eizelle eines jetzt lebenden Tieres durchaus nicht etwas derartig Einfaches ist, bedarf eigentlich kaum eines Nachweises. Im befruchteten Säugetierei z. B. sind ja alle Bedingungen vereinigt, daß aus ihm nach Ablauf einer kurzen Zeit eine ganz bestimmte Säugetierart mit ihren zahllosen spezifischen Merkmalen, mit ihren komplizierten Organ- und Gewebsformen hervorgehen muß. Es ist, wie man sich gewöhnlich ausdrückt, die Anlage der bestimmten Säugetierart oder die Säugetierart im Eistadium. Als Anlage für eine bestimmte Organismenart muß die Eizelle am Beginn der Ontogenese auch schon eine ganz bestimmte spezifische Orga-

nisation besitzen, wie ich in meiner „Lehre von der Artzelle“ näher ausgeführt habe. Zwar sind wir zurzeit nicht in der Lage, diese Organisation, da sie für uns noch im Gebiet des Ultramikroskopischen liegt, wirklich zu sehen oder uns von ihr eine bestimmte Vorstellung zu machen. Wohl aber können wir uns auf das Beispiel des Chemikers berufen, wenn er die Verschiedenheiten der chemischen Körper auf ihre verschiedene Elementarstruktur zurückführt und sie durch Zerlegung einer Verbindung in ihre Elemente gleichsam ad oculos demonstriert. Dem Biologen werden die Eigenschaften, die in einer für unser Erkenntnisvermögen verborgenen Weise im befruchteten Ei enthalten sind, erst durch den Entwicklungsprozeß allmählich offenbar gemacht. Insofern können wir ihn auch gewissermaßen als eine biologische Analyse der Eizelle, nämlich ihres Inhalts an Anlagen bezeichnen; denn die biologische Analyse leistet uns, wenn auch in anderer Weise, etwas Ähnliches wie die chemische für die Unterscheidung chemischer Verbindungen.

Die biologische Analyse aber kann uns zu keiner anderen Vorstellung als der folgenden führen: Die befruchteten Eizellen der verschiedenen Pflanzen- und Tierarten sind ihrem Wesen nach ebenso sehr voneinander verschieden und sind ebensogut Träger spezifischer Artunterschiede als die am Ende der Ontogenese fertig gebildeten Individuen, auf deren Merkmale wir unser Tiersystem aufbauen. Während hier die systematischen Merkmale auf einem uns sichtbaren Gebiet, liegen sie dort auf einem Gebiet, das unserer Wahrnehmung zurzeit vollkommen verschlossen und daher für eine systematische Einteilung, wie diejenige chemischer Verbindungen nach ihrer Konstitutionsformel, jetzt nicht verwertbar ist.

Gesetzt aber den Fall, daß wir eine entsprechende Kenntnis vom feineren Bau der Geschlechtszellen, oder nach der Ausdrucksweise von NÄGELI von der Konfiguration ihres Idioplasma besitzen würden, so könnten wir schon allein auf Grund dessen eine Klassifikation des Tierreiches vornehmen, wahrscheinlich in besserer Weise, als wir es heute auf Grund unserer Kenntnis der ausgebildeten Formen tun; wir würden nach diesem neuen Prinzip die Eizellen der verschiedenen Tierarten nach ihrer größeren oder geringeren idioplasmatischen Ähnlichkeit in Stämme, Klassen, Ordnungen, Familien, Arten, Unterarten, Varietäten usw. einteilen müssen. Wenn aber schon am Beginn ihrer Ontogenese, schon im „einfachen Zellenstadium“, alle Organismen voneinander durch Stammes-, Klassen-, Ordnungs-, Familien-, Arten- und individuelle Charaktere in eben dem Maße wie im ausgebildeten Zustande, nur in anderer Weise, voneinander unterschieden sind, dann läßt sich die Eizelle einer heute lebenden Tierart nicht als die Wiederholung des einfachsten Anfangsstadiums der unendlichen Vorfahrenkette bezeichnen. Eine derartige Behauptung würde nur ein Anhänger der Lehre von der Artkonstanz machen können. Er würde sich damit auf den Standpunkt von HALLER und von den Anhängern der alten Präformationstheorie stellen, nach welcher die unveränderlichen Arten einem übernatürlichen Schöpfungsvorgang ihr Dasein verdanken.

Die Rekapitulationstheorie in ihrer alten Fassung führt uns, wir mögen sie betrachten, von welcher Seite wir wollen, in ein Dilemma: Fassen wir z. B. das menschliche Ei als einfachste Urzelle auf, wie sie am Anfang der Phylogenese als Lebewesen niederster Art durch Urzeugung vielleicht einmal entstanden ist, so setzen wir uns mit der Tatsache in Widerspruch, daß die Eizelle die Anlage einer bestimmten

Organismenart, also bereits etwas spezifisch genau Bestimmtes ist. Wenn wir aber dies wieder einräumen und gleichzeitig an der Vorstellung der Rekapitulation festhalten wollen, so setzen wir uns wieder in Konflikt mit der Hypothese einer natürlichen Entwicklung der Organismen. Denn die Vorstellung, daß die Eizelle eine Anlagesubstanz ist, verbunden mit der Lehre von der Rekapitulation, führt uns auf den Standpunkt der Anhänger der Präformationstheorie zurück.

Die Erkenntnis des bestehenden Widerspruchs zeigt uns auch den Weg zu seiner Lösung. Mit der Ansicht, zu der die moderne Biologie geführt hat, daß die Eizelle eine komplizierte Anlagesubstanz für das ausgebildete Tier ist, das aus ihr hervorgeht, läßt sich der die Wissenschaft beherrschende Gedanke einer natürlichen Entwicklung der Organismen nur durch die Annahme verbinden, daß die Eizelle in der Stammesgeschichte ebenfalls eine allmähliche Entwicklung, welche zu dem aus ihr hervorgehenden Endprodukt in Beziehung steht, hat durchmachen müssen, und daß sie dadurch aus einer Zelle mit wenigen und einfachen Anlagen zu einer unendlich und wunderbar komplizierten Anlagesubstanz geworden ist. Oder mit anderen Worten: Wir müssen in der Entwicklung einer Organismenart zwei verschiedene Reihen von Vorgängen auseinander halten: 1. die Entwicklung der Artzelle oder des Eies, welche sich in einer steten, fortschreitenden Richtung von einer einfacheren zu einer komplizierteren Organisation (des Idioplasmas) fortbewegt, und 2. die sich periodisch wiederholende Entwicklung des vielzelligen Individuums aus dem einzelligen Repräsentanten der Art oder die einzelne Ontogenese, die im allgemeinen nach denselben Regeln wie in der zunächst vorausgegangenen Ontogenese erfolgt, aber jedesmal ein wenig modifiziert, entsprechend dem Betrag, um welchen sich die Artzelle selbst in der Phylogenese verändert hat.

Beide Entwicklungsreihen müssen in einem kausalen Abhängigkeitsverhältnis stehen und einen vollständigen Parallelismus zueinander zeigen. Denn einmal muß jede Veränderung in der Anlage der Eizelle notwendigerweise einen entsprechend abgeänderten Verlauf der Ontogenese zur Folge haben. Und umgekehrt kann eine Veränderung, welche in späteren Stadien und im Endprodukt der Ontogenese durch äußere Faktoren bewirkt worden ist, nur dann zu einem bleibenden Erwerb der Art werden und sich nur dann in der Folge immer wieder geltend machen, wenn sie das Idioplasma der Eizelle für die nächste Generation in entsprechender Weise abgeändert hat. Ich habe dieses Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Eizustand einerseits und dem Verlauf und Endresultat der Ontogenese andererseits als das ontogenetische Causalgesetz und als den Parallelismus zwischen Anlage und Anlageprodukt bezeichnet (s. meine Allgemeine Biologie, III. Aufl., 1909, Kap. 25–28).

Nach dem ontogenetischen Causalgesetz schließt demnach das Entwicklungsproblem zwei Aufgaben in sich: Erstens ist zu untersuchen, wie und durch welche Mittel die in der Eizelle gegebene Anlage mittels der Ontogenese in die ausgebildete Endform übergeht, wie also das im Ei verborgene, innere Entwicklungsgesetz verwirklicht wird; hierin besteht die Aufgabe der deskriptiven und experimentellen Embryologie; und zweitens muß erforscht werden, wie im phylogenetischen Prozeß die Eigenschaften und Anlagen des befruchteten Eies entstanden sind, durch welche es wieder der Ausgangspunkt bestimmt gerichteter, komplizierter ontogenetischer Prozesse wird. Hier liegen

die schwierigsten und höchsten Probleme, welche der biologischen Forschung in Gegenwart und Zukunft gestellt sind, die Frage nach der Veränderlichkeit der Organismenwelt unter dem Einfluß äußerer Faktoren, die Frage der Vererbung, die Frage, was man sich unter einer Anlage in der Eizelle vorzustellen hat, wie Anlagen entstehen und schwinden, und in welcher Weise sie überhaupt den gesetzmäßigen Ablauf der Entwicklung bestimmen.

Was auf den vorhergehenden Seiten für die Eizelle genauer durchgeführt und bewiesen wurde, das gilt in gleicher Weise, wie sich ja von selbst versteht, für die ganze Reihe der aus dem Ei hervorgehenden Entwicklungsstadien. Sie lassen sich ebensowenig als Wiederholungen einer Reihe ausgestorbener Ahnenformen bezeichnen, als die Eizelle eine Wiederholung des Anfangsstadiums ist.

Abgesehen von den schon angestellten Erwägungen will es mir auch noch aus einem anderen Grund nicht zutreffend erscheinen, die Stadien eines ontogenetischen Prozesses als Wiederholung der Formenreihe ausgestorbener Vorfahren zu bezeichnen. Unter Vorfahren versteht man ja die Endformen einer Ontogenese, die ausgebildeten Individuen, die das Vermögen, sich direkt ineinander umzuwandeln, gar nicht besitzen und sich daher auch nicht als Glieder einer Entwicklungskette aneinanderreihen lassen. Bezeichnen wir Urgroßeltern, Großeltern, Eltern und Kind mit den Buchstaben A, B, C, D, so kann sich nicht A in B, B in C und C in D unmittelbar umwandeln, sondern die vier Generationen treten nur dadurch in einen genetischen Zusammenhang, daß sie sich durch Keimzellen fortpflanzen, welche erst auf Grund ontogenetischer Prozesse die Endformen B, C, D liefern. Wenn hierbei auch D diese und jene spezielle Eigenschaft von A, B und C, wie man sich ausdrückt, erbt, so kann man doch nicht sagen, daß D in seiner Entwicklung die Ahnenreihe A, B und C durchläuft, vielmehr geht D aus seiner Anlage, der befruchteten Eizelle, direkt hervor, ohne erst A, B und C zu werden.

In einem anderen Verhältnis als die zu einer Reihe angeordneten Vorfahren stehen die Entwicklungsstadien einer Ontogenese zueinander; sie laufen an ein und demselben Individuum ab. Denn mögen wir eine befruchtete Eizelle, eine Keimblase, eine vierblättrige Keimscheibe, einen Embryo mit Kiemenspalten während einer Ontogenese einer Tierart vor uns haben, so ist es doch immer ein und dasselbe Individuum, nur in verschiedenen Stufen seiner Ausbildung, die sich unmerklich und ohne sich eigentlich scharf gegeneinander abgrenzen zu lassen, ineinander umwandeln. Wie die Eizelle die Anlage für den ganzen Entwicklungsprozeß, so trägt jedes einzelne weitere Stadium die Anlage für das nächstfolgende und dieses für das nächste und so weiter in sich.

Daher sind die einzelnen, sich ineinander umwandelnden Stadien einer Ontogenese ihrem innersten Wesen nach von den Formen einer Ahnenreihe, die sich gar nicht ineinander umwandeln können, verschieden. In physiologischer Hinsicht spricht sich dies auch schon in dem Umstand aus, daß embryonale Organe und Gewebe während der Ontogenese sich meist längere Zeit in einem funktionslosen Zustand befinden oder auch für ganz andere Zwecke von vornherein bestimmt sind als die Organe niederer Tierformen, zu welchen sie morphologische Beziehungen (Homologien) darbieten, wie die Schlundbögen von Säugetierembryonen zu den Kiefer- und Kiemenbögen der Fische und Amphibien.

Wenn die Vorstellung, daß die Keimformenkette eine Wiederholung der Stammformenkette ist, sich in dieser Form nicht aufrecht erhalten läßt, was sollen wir dann an ihre Stelle setzen?

Eine richtigere Vorstellung der ursächlichen Beziehungen, die zwischen Ontogenese und Phylogenese bestehen, gewinnen wir, wenn wir den ganzen Formenkreis, der von der befruchteten Eizelle zum ausgebildeten Organismus führt, zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung wählen und zu einer ontogenetischen Einheit zusammenfassen. Dann läßt sich die Stammesgeschichte des Individuums einer Art mit einer Kette vergleichen, die sich aus einzelnen Gliedern — das sind die aneinander schließenden, zahllosen Entwicklungskreise oder Ontogenieen — zusammensetzt.

Der Vorzug unserer Betrachtungsweise ist ein doppelter. Denn einmal sind die Glieder der genealogischen Kette Größen, die sich wirklich untereinander vergleichen lassen, und zweitens stehen die einzelnen Glieder auch wirklich in einem genetischen und ursächlichen Zusammenhang untereinander, da die Endform einer Ontogenie wieder die Eizelle liefert, welche der Ausgangspunkt der nächst anschließenden Ontogenie wird. Wer die Lehre von der natürlichen Schöpfungsgeschichte der Organismen anhängt, wird annehmen, daß die einzelnen Glieder der genealogischen Kette in geringem Grade veränderliche Größen sind, trotzdem in den unmittelbar aneinander schließenden Entwicklungskreisen der Ablauf ein sehr gleichartiger ist. Er wird ferner annehmen, daß die einzelnen Glieder, je weiter wir sie historisch nach rückwärts verfolgen, in sehr langen Zwischenräumen allmählich immer einfacher werden, daß sowohl die Endformen in ihrer Organisation als auch gleichzeitig die Eizellen in ihrer Anlage sich vereinfachen, und daß Hand in Hand hiermit der Ablauf der Ontogenese mit seinen Zwischenformen und Übergangsstadien ein weniger komplizierter und dementsprechend auch ein kürzerer wird.

2. Unsere zweite These lautete: Auf die äußere Ähnlichkeit embryonaler Formen mit niederen Tierarten läßt sich kein Schluß auf eine gemeinsame Abstammung beider, wie es so vielfach geschieht, begründen.

Aus der Tatsache, daß die Ontogenese der Pflanzen- und Tierarten gewöhnlich mit einem einfachen Zellenstadium, dem befruchteten Ei, beginnt, hat man auf die Abstammung aller Organismen von einem gemeinsamen, einzelligen, indifferenten Vorfahren geschlossen; man hat die Hypothese vom monophyletischen Stammbaum aufgestellt. Wie unwahrscheinlich muß uns eine solche erscheinen, wenn wir von dem schon oben erörterten Gesichtspunkt ausgehen, daß nach dem ontogenetischen Causalgesetz die befruchteten Eizellen der verschiedenen Tierarten ihrem Wesen nach ebenso sehr voneinander verschieden und ebensogut Träger spezifischer Artunterschiede sind wie am Ende ihrer Ontogenese die ausgebildeten Individuen, auf deren Merkmale wir unser Tiersystem aufbauen!

Da die Anzahl der bis jetzt beschriebenen Tierarten schon auf mehr als eine halbe Million geschätzt werden kann — gibt es doch allein schon über 100000 verschiedene Käferarten — da ferner die verschiedenen Pflanzenspezies sich auf mehrere Hunderttausende belaufen,

kommen wir zu dem unabweisbaren Schluß, daß fast eine Million von Artzellen, die nach Organisation und Anlage verschieden sind, unsere Erde bevölkern. Und diese ungeheure Zahl muß doch noch als eine kleine bezeichnet werden, wenn wir uns auf den Boden der Entwicklungstheorie stellen und annehmen, daß jede einzelne der heute lebenden Artzellen mit ihrer höheren Organisation allmählich aus einfacher organisierter Ahnenzellen in einer unendlich langen genealogischen Kette hervorgegangen ist, und daß überhaupt in den Perioden der Erdentwicklung, wie uns die Paläontologie lehrt, zahllose Arten von Lebewesen, die sich von den gegenwärtigen sehr wesentlich unterscheiden haben, vollständig ausgestorben sind. Auch zeigt uns ferner die Kunst der Gärtner und Tierzüchter, daß jede Artzelle aus bekannten und unbekanntem Ursachen oft in weiten Grenzen variieren kann, und daß sich auf Grund dieser Variabilität viele Varietäten und Rassen von Artzellen züchten lassen. Es sei nur kurz an die vielen Varietäten der Rose, der Birne, der Stachelbeere oder der Taube und des Hundes erinnert. Wie viele neue Lebensformen kann endlich der Forscher durch Bastardierung, durch Kombination der Eigenschaften nahe verwandter Artzellen mittels des Befruchtungsaktes hervorrufen?

Wenn somit schon die „einfache Zelle“ eine Form des Lebens ist, die eine unser Denkvermögen übersteigende Fülle von Verschiedenheiten höheren und niederen Grades zuläßt, was könnte uns zu der so unwahrscheinlichen Annahme nötigen, daß unsere Erde auf einer früheren Periode der Entwicklung nur von einer einzigen Art von Zellen bevölkert gewesen sei, oder daß die schöpferische Natur bei der Urzeugung von Zellen (oder von noch einfacheren Lebensformen, aus denen erst die Zellen hervorgegangen sind) nur eine Art derselben nach einem einzigen Schema hervorzubringen vermocht habe?

Somit hat der Schluß, daß alle Organismen von einer gemeinsamen, einzelligen Ahnenform abstammen müssen, weil sie in ihrer Entwicklung zuerst das Stadium einer Zelle durchlaufen, gar keine Beweiskraft in sich; im Gegenteil hat a priori vor der monophyletischen Hypothese die polyphyletische eine viel größere Wahrscheinlichkeit für sich, die Hypothese, daß in größerer Zahl verschieden organisierte Urzellen während einer oder verschiedener Erdperioden zu wiederholten Malen auf natürlichem Wege entstanden sind.

Nicht viel anders steht es mit den Schlüssen, die man aus manchen Ähnlichkeiten in der Organisation zwischen den Embryonen höherer Tiere und den ausgebildeten Endformen systematisch tiefer stehender Gruppen gezogen hat. Es ist wissenschaftlich nicht zulässig, zu schließen, daß, weil die Säugetierembryonen vorübergehend eine Chorda bilden, sie deswegen von Amphioxus- oder Cyclostomenartigen Vorfahren abstammen, oder weil sie in einer Embryonalperiode mit Schlundspalten ausgestattet sind, ihre Ahnen in der Klasse der Fische gesucht werden müssen. Denn die Fähigkeit zur Entwicklung einer Chorda, oder das Vermögen, Schlundspalten usw. zu bilden, sind überhaupt allgemein systematische Merkmale des ganzen Wirbeltierstammes.

Wenn man auch gewöhnlich bei der Bestimmung der Organismen die Merkmale zu ihrer Charakteristik behufs Einordnung in Klassen, Ordnungen, Familien, Gattungen und Arten dem völlig ausgebildeten Tier zu entnehmen pflegt, so ist vom rein wissenschaftlichen Standpunkt doch nicht zu bestreiten, daß es zu einer erschöpfenden syste-

matischen Charakteristik einer Art auch die Aufzählung aller ihrer embryonalen Merkmale ebensogut hinzugehört. Denn das Wesen einer Art findet seinen vollen Ausdruck doch erst in der lückenlosen Formenreihe vom befruchteten Ei bis zur ausgebildeten Endform. Daher konnten wir auf einer der vorausgehenden Seiten den Grundsatz aussprechen, daß wenn wir einen vollen Einblick in den unserer Kenntnis verborgenen, ultramikroskopischen Bau der Eizellen aller Tiere besitzen würden, der Systematiker allein schon auf Grund dessen die Eizellen der verschiedenen Tierarten nach ihrer größeren oder geringeren idioplasmatischen Ähnlichkeit in Stämme, Klassen, Ordnungen, Familien, Arten, Unterarten usw. würde einteilen können.

Im übrigen erkennen die Systematiker den Grundsatz, embryonale Merkmale zur systematischen Charakteristik zu benützen, mehr oder minder unbewußt schon seit geraumer Zeit an. So teilen die Botaniker die Phanerogamen nach einem ontogenetischen Merkmal in Monocotylen und Dicotylen ein, die Zoologen benutzen die Anwesenheit embryonaler Eihüllen zur Einteilung der Wirbeltiere in Anamnia und Amnioten. Medusen und Hydroidpolypen, Blasen- und Bandwürmer, die einstmals als Arten beschrieben und zu verschiedenen Familien zusammengruppiert wurden, mußten nach Entdeckung des Generationswechsels als verschieden gestaltete Repräsentanten einer Art im System vereint werden. Alle Formen vom befruchteten Ei bis zu der aus ihm entwickelten Endform sind eben spezifisch bestimmt.

Daher kann man aus dem Auftreten von einer Chorda und von Schlundspalten in der Ontogenese der Säugetiere im Verein mit anderen Merkmalen doch nur schließen, daß die Säugetiere zu den Wirbeltieren gehören, für deren Ontogenese die Bildung von Chorda und von Schlundspalten ein allgemein zutreffender Charakterzug ist, und daß daher ihre Ahnen Wirbeltiere gewesen sind; dagegen liegt kein systematischer Grund vor, ihre Ahnen unter einer Klasse des Wirbeltierstammes wie der Fische zu suchen, welche wegen ihrer abweichenden systematischen Merkmale von den Säugetieren mit Recht unterschieden werden.

Zwar ist es richtig, daß Amphioxus und die Cyclostomen, oder die Fische, Dipneusten und Amphibien im Vergleich mit den Säugetieren, was die oben besprochenen Organe betrifft, niedriger organisierte Wirbeltiere sind; denn während bei den Säugetieren Chorda und Schlundspalten nur vergängliche embryonale Organe sind, die durch andere Bildungen fortschreitender Differenzierung ersetzt werden, stellen die Chorda bei Amphioxus und den Cyclostomen, oder die Schlundspalten bei den Fischen usw. Dauerorgane vor, schreiten also, wie man auch sagen kann, über ein bestimmtes embryonales Stadium der Säugetiere nicht hinaus oder sind auf ihm stehen geblieben. Aus diesem Umstand läßt sich aber ebensowenig folgern, daß die Vorfahren der Säugetiere einstmals zur Amphioxus- oder Fischgruppe gehört haben, als man annehmen wird, daß nach abermals Millionen Jahren Nachkommen unserer heutigen Amphioxus- oder Fischgruppe sich zu Angehörigen der Säugetierklasse fortentwickelt haben werden. „Im Grunde ist also nie der Embryo einer höheren Tierform“ — wie schon C. E. v. BAER ganz richtig bemerkt hat — „einer anderen Tierform gleich.“

Man muß daher CARL GEGENBAUR zustimmen, wenn er in einer seiner kleineren, kritischen Schriften die Ontogenie als ein Gebiet bezeichnet, „auf dem beim Suchen nach phylogenetischen Beziehungen eine rege Phantasie zwar ein gefährliches Spiel treiben kann, auf dem

aber sichere Ergebnisse keineswegs überall zutage liegen“ und wenn er „vor den Irrwegen warnt, die zur Konstruktion fiktiver Zustände, ja ganzer fiktiver Organismen führen“, da unkritisches Verhalten zu den „ontogenetischen Ergebnissen den Boden der Erfahrung verlasse und in bodenlose Spekulation verfalle“.

Vergleichende Anatomie und vergleichende Entwicklungsgeschichte sind wichtige und reiche Erkenntnis spendende Glieder der gesamten Biologie. Ihre Aufgabe besteht aber weniger in der Konstruktion phylogenetischer Hypothesen als in der Feststellung der allgemeinen Bildungsgesetze, von welchen der Entwicklungsprozeß der organischen Materie beherrscht wird. Ihre Aufgabe ist prinzipiell die gleiche wie in Chemie und Physik, die Erforschung der Naturgesetze.

Daß gewisse Formzustände in der Entwicklung der verschiedenen Tierarten mit so großer Konstanz und in prinzipiell übereinstimmender Weise wiederkehren, liegt hauptsächlich daran, daß sie unter allen Verhältnissen die notwendigen Vorbedingungen liefern, unter denen sich allein die folgende höhere Stufe der Ontogenese hervorbilden kann. Mit der Zelle beginnt die Ontogenese nicht deswegen, weil dadurch das phylogenetische Anfangsstadium rekapituliert wird, was ja in Wirklichkeit, wie wir nachgewiesen haben, gar nicht der Fall ist, sondern sie nimmt mit der Zelle deswegen ihren Anfang, weil sie die elementare Grundform ist, an welche das organische Leben beim Zeugungsprozeß gebunden ist. Denn die Zelle repräsentiert für sich schon „der Anlage nach“ die Eigenschaften der Art; daher ist sie, losgelöst von der höheren Individualitätsstufe, die aus der Vereinigung von Zellen hervorgegangen ist, auch wieder imstande, aus sich das Ganze zu reproduzieren.

Der einzellige Organismus kann sich ferner seiner ganzen Natur nach in einen vielzelligen Organismus nur auf dem Wege der Zellenteilung umwandeln, wie die biologische Forschung eines Menschenalters gelehrt hat. Daher muß sich bei allen Tieren an die Befruchtung des Eies zunächst der Furchungsprozeß anschließen. Aus einem Zellenhaufen kann sich ein Organismus mit bestimmt angeordneten Zellenlagen und Zellengruppen nur gestalten, wenn sich die Zellen bei ihrer Vermehrung in feste Verbände zu ordnen beginnen und dabei nach gewissen Regeln mit einfacheren Formen beginnend zu komplizierteren fortschreiten. So setzt die Gastrula das einfachere Keimblasenstadium als Vorbedingung voraus. So müssen sich die Embryonalzellen erst in Keimblätter anordnen, welche für weitere in ihrem Bereich wieder stattfindende Sonderungsprozesse die notwendige Grundlage sind.

Die hier aufgestellten Grundsätze stehen zum Teil in Widerspruch mit einer Richtung der Biologie, welche während eines halben Jahrhunderts die Forschung in maßgebender Weise beeinflusst hat. Sie sind daher auch nicht unangefochten geblieben. Doch erscheint mir das ontogenetische Kausalgesetz von so einfacher, logischer Natur, daß niemand es auf die Dauer wird umgehen und sich den aus ihm ergebenden Konsequenzen wird entziehen können.

Durch meine Auffassung der Entwicklung, welche ich in meiner allgemeinen Biologie als die Theorie der Biogenese dargestellt habe, werden die Gegensätze ausgeglichen, welche seit HALLERS Zeit zwischen den viel umstrittenen Theorien der Präformation und der Epigenese bestanden haben und allerdings in ihren extremen Fassungen: einerseits der Einschachtelungstheorie, andererseits der Auffassung der Ge-

schlechtsprodukte als einer sezernierten, unorganischen Flüssigkeit (C. FR. WOLFF, BLUMENBACH), unüberbrückbar sind.

Wir erleben hier eine ähnliche Auflösung scheinbar unvereinbarer, historisch aufgetretener Gegensätze, wie sie in dem Streit der Ovisten und Animalculisten die Entdeckung des Befruchtungsvorganges durch den mikroskopischen Nachweis gebracht hat, daß sowohl die Eizelle als die Samenzelle erst durch ihre Vereinigung und Amphimixis die Anlage des aus geschlechtlicher Zeugung hervorgehenden Geschöpfes sind.

Der Gegensatz zwischen Präformation und Epigenese wird in der „Biogenesislehre“ ausgeglichen, insofern man in der natürlichen Entwicklung der Organismen ein präformistisches und ein epigenetisches Moment wohl unterscheiden kann. Denn in gewisser Hinsicht läßt sich der einzelne Entwicklungszyklus vom Ei bis zum ausgebildeten Organismus als eine Art von Präformation bezeichnen. Präformiert ist gewissermaßen das einzelne Geschöpf in der Keimzelle, zwar nicht nach der Ansicht mancher Evolutionisten als verkleinertes Abbild mit seinen späteren Organen, aber doch, wie wir jetzt sagen, als Anlage; ist doch in der Organisation von Ei und Samenfaden der Ablauf des ontogenetischen Prozesses in artgemäßer Weise und auch in seinen feinsten individuellen Zügen festgelegt und gesichert. Daher konnte WEISMANN mit Recht auch von seinem Darwinistischen Standpunkt aus den Ausspruch tun: „Im ersten Kapitel meines Buches wird man einen förmlichen Beweis für die Wirklichkeit der Evolution finden, und zwar einen so allgemeinen und naheliegenden, daß ich heute kaum begreife, wie ich so lange an ihm vorübergehen konnte.“

Einen epigenetischen Charakter besitzt dagegen die historische Entstehung der Lebewesen in der Aufeinanderfolge der zusammengehörigen ontogenetischen Prozesse, denen die heutige Organismenwelt ihr Dasein verdankt. Denn eine moderne Deszendenztheorie kann sich den hypothetischen Vorgang nur in der Weise vorstellen, daß die ontogenetischen Prozesse, deren Endglieder die heute lebenden Geschöpfe sind, sich von einfachsten Anfängen an durch äußere und innere Ursachen immer komplizierter gestaltet haben.

Bei dieser Auffassung der „Biogenese“ ist der wissenschaftliche Charakter der beiden sich ergebenden Forschungsreihen klargelegt und scharf begrenzt.

Der vor unseren Augen erfolgende ontogenetische Zyklus vom Ei bis zum ausgebildeten Geschöpf ist ein der exakten wissenschaftlichen Erforschung zugängliches Gebiet. Sowohl direkte Beobachtung als experimentelle Forschung erlauben uns hier, entsprechend der noch wachsenden und noch lange nicht abgeschlossenen Vervollkommnung unserer Forschungsmittel, ein sicheres und tieferes Eindringen. Dagegen ist der historische Werdegang in der Aufeinanderfolge der einzelnen Ontogenieen der direkten Untersuchung nur zugänglich, soweit er sich in der Gegenwart abspielt (Studium der Variabilität, der Vererbung erworbener Eigenschaften, Veränderung durch äußere Eingriffe, künstliche Neubildung von Formen durch Bastardierung usw.). Darüber hinaus beginnt die Hypothese. Denn Entwicklungsprozesse, die sich vor tausend und abertausend Jahren zugetragen haben, entziehen sich der Natur der Sache nach einer naturwissenschaftlichen Erforschung. Die in fossilem Zustand uns überkommenen historischen Dokumente der ausgestorbenen

Lebewelten sind doch nur sehr spärliche und unvollkommene Bruchstücke und bieten keinen Ersatz für das, was nur das Studium des Lebens selbst uns lehren kann. Viel eher kann noch der Einblick in die Bildungsgesetze der Organismenwelt, zu welchen uns die Systematik, die Morphologie und die Physiologie mit ihren vergleichenden und experimentellen Methoden führen, der Ausgangspunkt für Hypothesen werden, durch welche wissenschaftliche Phantasie das Dunkel der Vorzeit zu erhellen sucht, gleich wie einzelne Astronomen und Physiker aus dem verschiedenen Zustand der Himmelskörper im Weltengebäude und aus allgemein physikalischen Gesetzen Hypothesen einer Kosmogonie zu entwerfen versucht haben.

Register.

- Abortiveier 21.
Acervulus cerebri 303.
Achsen skelett 125, 399.
Adergeflecht, hinteres 299.
Adergeflecht, vorderes 302.
Adergeflecht, seitliches 310.
Adergeflechtfalte 310.
Adergeflechtfurche 310.
After 67, 196.
Afteranlage 196, 199.
Aftergrube 198, 276.
Aftermembran 198, 276.
Albumen des Hühnereies 11, 148.
Allantois der Reptilien und Vögel 143, 146.
Allantois der Säugetiere 150, 155; des Menschen 170, 171, 185.
Allantoiskreislauf 377, 382, 384.
Amboß 414, 422.
Ammons falte 310.
Ammons furche 308, 310.
Ammons horn 308, 310.
Amnion der Reptilien und Vögel 143.
Amnion der Säugetiere 150.
Amnion des Menschen 173.
Amnion falte 143.
Amnion nabelstrang 170.
Amnionscheide der Nabelschnur 175, 185.
Amniontiere (Amnionten) 192.
Amnionwasser des Menschen 174.
Ampulle der halbkreisförmigen Kanäle 334.
Anamnia (Amnionlose) 192.
Animalculisten 12.
Animaler Eipol 7.
Animale Zellen des Keimes 38.
Aorta caudalis 389.
Aorta, primitive 382.
Aorta, bleibende 374, 377.
Aortenbogen 385, 387.
Aquaeductus Sylvii 297, 301.
Arbeitsteilung 64.
Area embryonalis 96.
Area opaca 91.
Area pellucida 91.
Area vasculosa 126, 132.
Area vitellina 132.
Arteria carotis 386.
Arteria centralis retinae 321, 323, 330.
Arteria hyaloidea 323.
Arteria omphalo-mesenterica 382.
Arteria perforans stapedis 415.
Arteria pulmonalis 374, 377, 386, 387.
Arteria sacralis media 389.
Arteria spermatica 266.
Arteria subclavia 386.
Arteria umbilicalis 185, 384, 389.
Arteria vertebralis 386, 403.
Arteriensystem 385.
Ascensus medullae spinalis 292.
Atlas 404.
Atresia pupillae congenita 323.
Atrioventricularklappe 372, 376.
Atrium bursae omentalis 230.
Auge 319.
Augenbecher 320.
Augenblase 293, 319.
Augenblasenstiel 321, 329.
Augenhäute 325.
Augenlid 330.
Augenkammer 325.
Augenspalte 320, 329.
Auriculae cordis 372.
Äußere Geschlechtsteile 275, 278.
Balgdrüsen der Zunge 220.
Balken 308, 311.
Basalplatte der Placenta uterina 182.
Bauchspeicheldrüse 227, 231.
Bauchstiel menschlicher Embryonen 170.
Beckendarmhöhle 141.
Beckengürtel 431.
Befruchtungsprozeß 26, 30.
Belegknochen 416.
 Aufzählung derselben 420.
Bildungsdotter 8, 44.
Bindegewebe, fibrilläres 365.
Bindesubstanz 122, 364.
Biogenesis 53, 57, 455.
Biogenetisches Grundgesetz 446.
Blastula 37.
Blinddarm 209.
Blutbildung 124, 126.
Blutgefäßsystem 366.
Blutinseln, Blutpunkte 129, 383.
Blutkörperchen, embryonale 130.
Blutkreislauf, einfacher 373, 397.
Blutkreislauf, doppelter 373, 397.
Branchiomerie 427.
Brücke 300.
Brückenbeuge 295.
Brustbein 403.
Brustbeinleisten 403.
Brusthöhle 380.
Bursa omentalis 208.
Calcar avis 308, 310.
Canalis hyaloideus 325.

- Canalis incisivus 348.
 Canalis neurentericus des Amphioxus 70; der Amphibien 84, 197; der Vögel, Reptilien usw. 109; der Säugetiere 109; des Menschen 109.
 Canalis reuniens 336.
 Canalis utriculo-sacculus 335.
 Cardinalvenen siehe Kardinalvenen.
 Caruncula lacrimalis 331.
 Cauda equina 293.
 Cavum tympani 342.
 Centroleithale Eier 6, 12.
 Centrosoma 29.
 Chalazen 11.
 Chorda dorsalis 71, 399.
 Chordaanlage 71, 81.
 Chordakanal 105.
 Chordarinne des Amphioxus 71; der Amphibien 81.
 Chordascheide, skeletogene 399, 400.
 Chorda tympani 343, 416, 421.
 Choriocapillaris 328.
 Chorioidea 328.
 Chorioidealspalte 329.
 Chorion der Säugetiere 150, 156.
 Chorion des Menschen 167, 172, 180.
 Chorionepithel 181.
 Chorionzotten 158, 167, 180.
 chromaffine Organe 282, 384.
 Chromatin des Kerns 4, 28, 31.
 Chromosomen 24.
 Cicatricula 9.
 Ciliarfortsätze, Ciliarkörper 327.
 Clitoris siehe Klitoris.
 Cloake, Cloakenmembran siehe Kloake.
 Coelenteron 67.
 Coloboma chorioideae 329.
 Coloboma iridis 329.
 Conarium 302.
 Conus medullaris 292.
 Corium 351.
 Corona radiata des Eies 7.
 Corpus luteum 263.
 Corpus papillare 351.
 Corpus striatum 308.
 Cortisches Organ 336.
 Cotyledonen siehe Kotyledonen.
 Crista acustica 333, 336.
 Cutisplatte 123, 241.
 Cuviersche Gänge 374, 379, 390.
 Cytomorphosis 65.
 Damm 280.
 Darmbein 432.
 Darmdottersack 142.
 Darmfollikel 233.
 Darmleibeshöhle 67.
 Darmnabel 143.
 Darmpforte 141.
 Darmplatte 139.
 Darmrinne 141.
 Darmrohr 141, 196, 204.
 Darmschleife 206, 208.
 Darmstiel 143.
 Decidua 159; des Menschen 169, 175, capsularis 169, 175; basalis 169, 175, 182; vera oder parietalis 169, 175.
 Deciduazellen 183.
 Deckknochen 416, 420.
 Dentale 425.
 Descensus testicularum 269, 281.
 Descensus ovariorum 274.
 Deutoplasma 3.
 Diaphyse (Diaphysenkern) 434.
 Diencephalon 293, 301.
 Differenzierung, histologische 64, 364.
 Diphyodont 215.
 Discus proligerus 9.
 Diverticulum Nuckii 275.
 Doppelbildungen 58.
 Dotter (Dotterplättchen) 3.
 Dotterblatt 93.
 Dottergang 143, 174, 185.
 Dotterhaut 3.
 Dotterhof 132.
 Dotterkerne 44.
 Dotterkreislauf 382, 384.
 Dotterpfropf 75.
 Dottersack 136, 138, 142, 155.
 Dottersack des Menschen 174.
 Dottersyncytium 43, 93.
 Ductus Botalli 388, 398.
 Ductus choledochus 228.
 Ductus cochlearis 333.
 Ductus Cuvieri 379, 390.
 Ductus endolymphaticus 333.
 Ductus lingualis 223.
 Ductus pleuropericardiacus 380.
 Ductus Santorini 231.
 Ductus venosus Arantii 396, 397.
 Ductus vitello-intestinalis 143.
 Ductus Wirsungianus 231.
 Duralscheide des Sehnerven 330.
 Durchbruch der Zähne 218, 220.
 Ei 1, 3; der Amphibien 8, 37, der Echinodermen 3, 18; des Menschen 7; von *Ascaris* 21; der Säugetiere 7; der Vögel 9.
 Eidotter 3.
 Eierstock 259.
 Eihäute, hinfallige 159 usw.
 Eihügel 262.
 Eihüllen der Reptilien und Vögel 143; der Säugetiere 150; des Menschen 162.
 Eikern 20, 50.
 Eileiter des Huhnes 11.
 Eileiter des Menschen 273.
 Einester 261.
 Eiweißsack beim Hühnerrei 147.
 Eizelle 3; holoblastische 36; meroblastische 36; isolecithale 6; centroleithale 6; telolecithale 6.
 Ejakulat 15.
 Ektoblast 67.
 Ektoderm 67.
 Embryonalbezirk 139.
 Embryonalfleck 96.
 Embryonalschild 92, 96.
 Embryonen des Menschen 186.
 Embryotrophe 159, 161.
 Empfängnishügel 28.
 Endocard 367.
 Endolympe des Gehörorgans 333.
 Entwicklungsprinzipien 59.
 Entoblast 67; Entoderm 67.
 Enterocoel 83.
 Epidermis 351.
 Epididymis 267.
 Epigenese 2.
 Epiphyse des Hirns 301.
 Epiphyse (Epiphysenkern) 434.
 Epistropheus 404.
 Epithelmuskelzellen 238.
 Epitrichium 350.
 Eponychium 356.
 Epoophoron 271.
 Ersatzhaar 354.
 Ersatzzähne 214; des Menschen 218.
 Ethmoidalregion des Schädels 408.
 Eustachische Röhre 342.
 Evolutionstheorie 2.
 Extremitäten, Skelett 428; Muskeln 429; Nerven 429.
 Faltenbildung 60.
 Faltungsprozeß 60, 61.
 Falx cerebri 294.
 Femur 435.
 Fibrin, kanalisiertes der Placenta 182.
 Fibula 435.
 Filum terminale 292.
 Fissuren des Gehirns 308.
 Fissura cerebri transversa 310.
 Fissura calcarina 308, 310.
 Fissura chorioidea 308, 310.

- Fissura hippocampi 308, 310.
 Fissura Glaseri 421.
 Fissura occipitalis 311.
 Fissura petrotympanica 421.
 Fissura parieto-occipitalis 308.
 Fissura sterna 403.
 Flügelbein 423.
 Follikelbildung im Eierstock 260.
 Follikelzellen 260.
 Foramen caecum 223.
 Foramen incisivum 422.
 Foramen Monroi 308.
 Foramen ovale 375, 378, 398.
 Foramen parietale 303.
 Foramen Panizzae 377.
 Fornix 308.
 Fossa Sylvii 308.
 Fretum Halleri 372, 377.
 Fruchthof 91, 126.
 Fruchtschmiere 350.
 Fruchtwasser des Menschen 174.
 Funiculus umbilicalis 175, 184.
 Furchungshöhle 36.
 Furchungskern 30.
 Furchungsprozeß 33, 35; aqualer 36; inäqualer 37; partieller diskoidaler 40; partieller superficialer 45.
 Furchungsschema 46.
 Fußwurzelknochen 433.
- Gallengang 228.**
 Gallenblase 228.
 Gallertgewebe 364.
 Gallertkern der Echinoderm-larven 63.
 Gallertkern der Zwischenwirbel-scheiben 401.
 Ganglion spirale 337.
 Ganglion acusticum 332.
 Gartnersche Kanäle 271.
 Gastrula des Amphioxus 66; der Amphibien 74; der Se-lachier 87; des Hühnchens 93; der meroblastischen Eier 86; der Reptilien 91; der Säugetiere 95.
 Gastrulation 65, 99.
 Gaumen 348, 413.
 Gaumenbein 423.
 Gaumenplatte 413, 423.
 Gaumensegel, primitive 200, 305.
 Gaumenspalte 347, 423.
 Gaumentonsille 221.
 Gebärmutter 273.
 Gefäßbildung 127, 132.
 Gefäßendothel 124.
- Gefäßhaut der Linse 323.
 Gefäßhof 127, 132, 382.
 Gefäßknäuel der Urniere 253; der Vorniere 248.
 Gehirn 293.
 Gehörknöchelchen 422.
 Gehörorgan 331.
 Gekröse 204.
 Gelber Dotter 10.
 Gelber Körper des Eierstocks 263.
 Gelenkbildung 435.
 Gelenkknorpel 434.
 Genitalstrang 267, 273, 277.
 Geruchsgrübchen 344.
 Geruchslyabyrinth 349.
 Geruchsorgan 344.
 Geschlechtstalten 278.
 Geschlechtsglied 278.
 Geschlechtshöcker 278.
 Geschlechtsorgane 246.
 Geschlechtsrinne 278.
 Geschlechtsstränge der Urniere 264, 265.
 Geschlechtsteil der Urniere 267.
 Geschlechtsteile, äußere 275.
 Geschlechtswulst 278.
 Gesichtsschädel 412.
 Glandula intercarotica 285.
 Glandula parotis 221.
 Glandula pinealis 302.
 Glandula sublingualis 221.
 Glandula submaxillaris 221.
 Glandulae uterinae 175.
 Glaskörper 322, 324.
 Gliedmaßen 428.
 Glomerulus der Urniere 253.
 Glomerulus der Vorniere 248.
 Graafsche Bläschen der Säugetiere 262.
 Grenzrinne 139, 143.
 Griffelsfortsatz 415.
 Großhirn 293, 307.
 Gubernaculum Hunteri 266, 269.
 Gyri 298, 311.
- Haarbalg 353.**
 Haare 351.
 Haarkern 351.
 Haarpapille 353.
 Haarwechsel 354.
 Haemotrophe 161.
 Haftwurzeln des Chorion 180.
 Hagelschnüre 11.
 Hahnentritt 9.
 Halbkreisförmige Kanäle, häutige 334; knöcherne 339.
 Halsbucht 203.
 Halsfisteln 204.
 Halshöhle 368, 379.
 Halsrippe 404.
 Halswirbel 403.
 Hammer 414, 422.
- Handwurzelknochen 433.
 Harnblase 277.
 Harnleiter 254.
 Harnorgane 246.
 Harnröhre 280.
 Harnsack der Reptilien und Vögel 143, 146, 385; der Säugetiere 155; des Menschen 170, 171.
 Hasenscharte 424.
 Hassallsche Körperchen der Thymus 222.
 Haut 350.
 Hautdottersack 142.
 Hautnabel 143, 145.
 Hautskelett 417.
 Hautstiel 142, 417.
 Hemisphärenbläschen 294, 307.
 Hemisphärenspalte 310.
 Hemmungsmissbildungen 73, 85, 204, 271, 281, 329, 381, 394, 403, 423.
 Hensenscher Knoten 102.
 Hermaphroditismus 281.
 Herz 125, 367.
 Herzbeutel 368, 379.
 Herzbeutelbrusthöhle 125, 379.
 Herzbeutel-falte 380.
 Herzkontraktionen 383.
 Herzendothel (Abstammung) 125.
 Herzgekröse 125, 227, 367.
 Herzhoren 372.
 Heterochromosomen 25.
 Hexenmilch 358.
 Highmorshöhle 349.
 Hinterhauptsbein 420.
 Hinterhaupts-lappen 309.
 Hinterhirnbläschen 293, 298.
 Hirnanhang 305.
 Hirnblasen 293.
 Hirnmantel 297.
 Hirnsand 303.
 Hirnsichel 294, 307.
 Hirnschlitz 300, 302.
 Hirnstamm 297, 309.
 Hoden 264.
 Hodensack 270, 281.
 Hörbläschen der Wirbeltiere 333; der Wirbellosen 333.
 Hör-fleck, Hörleiste 333.
 Hörgrübchen 332.
 Hörstein 333.
 Hohlvene, untere und obere 389, 390.
 Holoblastische Eier 36.
 Hornblatt 290.
 Hornhaut 325.
 Howshipsche Grübchen 219.
 Hüllbildungen des Hodens 271.
 Humerus 435.
 Huntersches Leitband 266.

- Hydatide des Nebenhodens 268;
des Eileiters 273.
Hydramnion 174.
Hyoid 413.
Hyomandibulare 413.
Hypophysis 301, 305.
Hypophysensäcke 305.
Hypophysentasche 305,
407.
Hypospadie 281.
- Jacobson'scher Knorpel 349,
411.
Jacobson'sches Organ 348,
411.
Idioplasm 49.
Idioplasmtheorie 48.
Implantation des menschlichen
Eies 163.
Infundibulum 302.
Insel (Insula Reilii) 309.
Insertio centralis, margi-
nalis, velamentosa der
menschlichen Nabelschnur 185.
Interrenalorgan 282.
Intervillöse Räume der Pla-
centa 167, 184.
Intraplacentaire Räume 184
Intumescencia cervicalis
und lumbalis 293.
Intumescencia gangliformis
Scarpae 337.
Invagination 60.
Jochbein 418, 420.
Iris 326.
Irisspalte 329.
Isoleithale Eier 6, 7.
Jugularvenen 390.
- Kammerscheidewand 376.
Kardinalvenen 390.
Karunkel der Uterusschleimhaut
158.
Karyokinese 19.
Kehlkopf 225.
Keilbein 420.
Keimbläschen 3.
Keimblase 37.
Keimblasencölom 142, 155,
171.
Keimblatt, äußeres; inneres;
mittleres 59—113.
Keimblätter 59; des Am-
phioxus 66; der Amphibien
74; der Vögel und Reptilien
91; der Fische 86; der Säu-
getiere 95.
Keimepithel 258.
Keimfleck 3, 18.
Keimhaut 45.
Keimhöhle 36.
Keimkern 30.
Keimplasmatheorie 46.
Keimscheibe 9.
Kieferbogen 201, 412.
- Kiefergelenk, primäres 425;
sekundäres 425, 437.
Kieferspalte 423.
Kiemenarterien 386.
Kiemenblättchen 385.
Kiemenbogen 202, 412.
Kiemendeckelfortsatz 204.
Kiemenfurchen 201.
Kiemenspalten 201.
Kiemenvenen 386.
Kindspech 231, 350.
Kleinhirn 294, 300.
Kleinhirnanlage 294.
Klitoris 280.
Kloake 146, 276.
Kloakenmembran 276.
Kniescheibe 435.
Knochengewebe 365.
Knochenkern 402.
Knöchernes Labyrinth 338.
Knorpelgewebe 365.
Kolbenhaar 354.
Konjunktivalsack 330.
Konkrescenz 68, 76, 84.
Kopfbeuge 295.
Kopfdarmhöhle 141.
Kopffalte, Kopfhöcker 140.
Kopffortsatz des Primitiv-
streifens 104, 108.
Kopfhöcker 138, 140, 296.
Kopfhöhlen 427.
Kopfscheide 143.
Kopfsegmente 122, 428.
Kopfskelett 405, 416.
Körperform, Entstehung 136.
Kotyledo der Eihäute der
Wiederkäuer 158.
Kotyledo der menschlichen
Placenta 179, 180, 182.
Kranzband der Leber 382.
Kreuzbein 404.
Kryptorchismus 271.
- Labia maiora u. minora 280.
Labyrinth, häutiges 332;
knöchernes 338.
Labyrinthanhang 333.
Labyrinthregion des Schädels
408.
Lamina spiralis ossea 340.
Lamina fusca 329.
Lamina terminalis 308.
Lanugo 353.
Lappen des Großhirns 309.
Latebra des Hühnereies 10.
Leber 227.
Leberkreislauf 395.
Leberzylinder 228.
Lecithophor 93.
Lederhaut 351.
Leibeshöhle 71; äußerembryo-
nale 142.
Leistenband der Umiere 266,
269, 274.
Leistenkanal 270.
- Lendenwirbel 404.
Lieberkühsche Drüsen 233.
Ligamentum Arantii 397.
Ligamentum Botalli 398.
Ligamentum coronarium
hepatis 382.
Ligamentum gastrocolicum
212.
Ligamentum hepato-gastri-
cum 230.
Ligamentum hepato-duo-
denale 230.
Ligamentum hepato-umbi-
licale 397.
Ligamentum intermuscu-
lare 244, 400.
Ligamentum interverte-
brale 401.
Ligamentum laterale inter-
num maxillae inf. 426.
Ligamentum ovarii 274.
Ligamentum phrenico-lie-
nale 212.
Ligamentum stylo-hyoide-
um 415.
Ligamentum suspensorium
hepatis 230, 382.
Ligamentum teres hepatis
230, 397.
Ligamentum teres uteri 266,
274.
Ligamentum vesico-umbili-
cale medium 278.
Ligamentum vesico-umbili-
cale laterale 389.
Limbus Vieussenii 378.
Linse 320, 322.
Linsensäcke 320, 322.
Linsensterne 323.
Linsenwachstum 322.
Lippenspalte 423.
Liquor amnii 145, 173.
Liquor folliculi 262.
Lobus frontalis, temporalis
309.
Lobus parietalis, occip. 309.
Lobus olfactorius 312.
Luftkammer des Hühnereies
11, 147, 385.
Lufttröhre 225.
Lunge, Lungenanlage 225,
373.
Lungenalveolen, Luftzellen
227.
Lungenbläschen 226.
- Macula acustica 333, 336.
Macula germinativa 3.
Magen 205.
Magensaftdrüse 233.
Mamma 358.
Mammalia deciduata 159,
192; indeciduata 159,
192; achoria, choriata
192.

- Mandibulare 412, 425.
 Mantelspalte 307.
 Markseigel 300.
 Markstränge des Eierstocks 264.
 Maulbeerkugel des Eies 37.
 Meckelscher Knorpel 414, 424.
 Meconium 231.
 Mediastinum 381.
 Medulla oblongata 299.
 Medullarfalten, Medullarplatte 83, 290.
 Mehrfachbildungen 58.
 Meibomsche Drüsen 330.
 Membrana adamantina 216.
 Membrana bucconasalis 346.
 Membrana chorii 180.
 Membrana eboris 214, 216.
 Membrana granulosa 262.
 Membrana limitans 328.
 Membrana nictitans 331.
 Membrana pupillaris 323.
 Membrana reuniens superior 123.
 Membrana reuniens inferior 372.
 Membrana vitellina 3, 5.
 Meroblastische Eier 36.
 Merocyten 43.
 Mesencephalon 293, 300.
 Mesenchym 64, 122; Organe desselben 364.
 Mesenterium 204, 227.
 Mesoderm 69, 71, 80, 99.
 Mesocardium 125, arterius und posterius 227, 367.
 Mesocolon 210.
 Mesodermrinne 71.
 Mesodermstäckchen 99.
 Mesodermsegmente 118.
 Mesogastrium 205.
 Mesonephros 246.
 Mesorchium 266.
 Mesovarium 266.
 Metamerie der Wirbeltiere 117.
 Metanephros 246, 254.
 Metencephalon 294, 300.
 Milchdrüsen 356.
 Milchzähne, Milchzahngeiß 215, 218.
 Milz 399.
 Mittelhirnbläschen 293, 300.
 Mittelohr 342.
 Mittelplatte 252.
 Modiolus 340.
 Monrosches Loch 308.
 Morgagnische Hydatide 273.
 Morula des Eies 37.
 Mosaik Eier 58.
 Mosaiktheorie 56.
 Müllerscher Gang 256, 268, 273.
 Mund, Entwicklung des bleibenden Mundes 200.
 Musculus cremaster 271.
 Musculus obliquus abdom. int. 271.
 Musculus sphincter iridis 327.
 — dilatator pupillae 327.
 — ciliaris 327.
 — stapedius 416.
 Muskelblätter 239, 241.
 Muskelkästchen 239, 241.
 Muskelplatte 123, 243.
 Muskelprimitivbündel 239, 242.
 Muskulatur, willkürliche 239.
 Muskulatur der Extremitäten 245.
 Mutterbänder 266, 274.
 Mutterkuchen s. Placenta.
 Myelencephalon 294, 299.
 Myokard 367.
 Myomeren 244, 400, 426.
 Myotom 122, 240.
 Nabelbläschen des Menschen 174.
 Nabelgefäße 185, 384, 389, 395.
 Nabelschnur, Nabelstrang 175, 184.
 Nabelvene 395.
 Nachfurchung 42.
 Nachgeburt 186.
 Nackenbeuge 295.
 Nackenhöcker 296.
 Nagel, Nagelplatte 355.
 Nahrungsdotter 8, 44, 136.
 Nase 350.
 Nasenbein 422.
 Nasenfeld 344.
 Nasenfortsätze, innere und äußere 331, 345, 413.
 Nasenfurche 345.
 Nasengaumengang 348.
 Nasengrube 345.
 Nasenloch, inneres, äußeres 345.
 Nasenmuskeln 349, 422.
 Nasenrachengang 348.
 Nebeneierstock 271.
 Nebenhoden 267.
 Nebenknochenkern 434.
 Nebenniere 246, 282.
 Nebenschilddrüse 225.
 Nephrostom 247, 253.
 Nephrotom 251.
 Nerven 313, 315.
 Nervenleiste 314.
 Nervenplatte, Nervenrohr siehe Medullarplatte.
 Nervensystem 290, 313.
 Nervus acusticus 336.
 Nervus cochleae 337.
 Nervus laryngeus inf. 388.
 Nervus opticus 329.
 Nervus vagus 208.
 Nervus vestibuli 336.
 Netzbeutel, großer 208, 210; kleiner 230.
 Netzhaut 327.
 Neurencytium 317.
 Neuroblast 291.
 Neuromer, Neuromerie 298.
 Nickhaut 331.
 Niere 246, 254.
 Nierentrichter 247, 253.
 Oberarmbein 435.
 Oberhaut 350.
 Oberkiefer 422.
 Oberkieferfortsatz 201, 331, 345, 413.
 Oberschenkel 435.
 Occipitalregion des Schädels 408.
 Odontoblasten 213, 217.
 Ohr, äußeres 343; inneres 332; mittleres 342.
 Ohrenschmalzdrüsen 356.
 Ohrkanal des Herzens 372.
 Ohrmuschel 344.
 Omentum maius 208, 210; minus 230.
 Ontogenetisches Causalgesetz 444.
 Ooskop von Preyer 145.
 Orbitalregion des Schädels 408.
 Organe des inneren Keimblattes 196; des mittleren K. 238; des äußeren K. 290.
 Os acetabuli 432.
 Os angulare 422, 425.
 Os articulare 425.
 Os coracoideum 431.
 Os dentale 425.
 Os entoglossum 413.
 Os intermaxillare 422.
 Os interparietale 420.
 Os maxillare 422.
 Os petrosus 421.
 Os praemaxillare 422.
 Os pterygoideum 421.
 Os squamosum 421.
 Os tympanicum 421.
 Os zygomaticum 418, 420.
 Ostoklasten 219.
 Ostium abdominale tubae 257.
 Otolith 333.
 Ovisiten 12.
 Ovogenese 21.
 Ovocyste 21.
 Ovogonien 259.
 Palatoquadratum 412, 425.
 Panderscher Kern 10.
 Pankreas 227, 231.
 Papille der Milchdrüse 358.
 Papillarkörper der Haut 351.
 Parachordalknorpel 406.

- Paraderm 93, 99.
 Paradidymis 268.
 Paraplasma 3.
 Parietalauge 304.
 Parietalhöhle 369, 379.
 Paroophoron 273.
 Parovarium 271.
 Pars membranacea des Herzens 377.
 Parthenogenese 13, 52.
 Parthenogenetische Eier 21, 31.
 Paukenhöhle 342, 416.
 Paukentreppe 342.
 Penis 280.
 Periblast 43.
 Perikard 367, 379.
 Perilymphatische Räume 339.
 Pflugscharbein 422.
 Pflügersche Schläuche 260.
 Pfortader 396.
 Pialscheide des Sehnerven 330.
 Placenta des Menschen 179; der Säugetiere 158.
 Placenta discoidea 159.
 Placenta foetalis 158, 180.
 Placenta praevia 179.
 Placenta uterina 158, 182.
 Placenta zonaria 159.
 Placentarkreislauf 383, 384.
 Placentarraum 184.
 Pleuropericardialfalte 380, 391.
 Plexus chorioideus siehe Tela chorioidea.
 Plexus chorioideus lateralis 310.
 Plica semilunaris 331.
 Pol des Eies, animaler, vegetativer 7.
 Polare Differenzierung des Eies 7.
 Polständiges Dottermaterial 12.
 Polyphyodont 215.
 Polzellen 18, 20.
 Postanaler Darm 198.
 Postbranchiale Körperchen 224.
 Präformationstheorie 2, 53.
 Praespermatiden 23.
 Primärfollikel 261.
 Primitivgrube 102.
 Primitivorgane 67.
 Primitivplatte, 92, Primitivknoten 92, 102.
 Primitivrinne 102, 196; Primitivstreifen 102, 112.
 Primordialeranium, vertebrales, evertbrales, chordales, prächordales, häutiges, knorpeliges 405, 407, 408.
 Primordiale Knochen 416, Aufzählung derselben 420.
 Prinzip der organbildenden Keimbirke 53.
 Proamnion 143.
 Processus vaginalis peritonei 270, 275.
 Processus styloideus 415.
 Prochorion 153.
 Pronephros 246.
 Pronucleus 120.
 Prosencephalon 293, 301.
 Prostata 281.
 Pulmonalarterie 374.
 Pupille 326.
 Rabenschnabelfortsatz 431.
 Rachenhaut 200, 305.
 Rachtensille 221.
 Radius 435.
 Randbogen 310.
 Randkerbe der Selachier 89.
 Randsegmente des Eies 41.
 Randsinus der Placenta 184.
 Randvene (-sinus) des Gefäßhofs 132.
 Randwulst 93.
 Randzone des Keims 74.
 Rathkesche Schädelbalken 406.
 Rathkesche Tasche 305.
 Raubersche Schicht 96.
 Recessus labyrinthi 333.
 Reduktionsteilung 25, 50.
 Regio olfactoria, respiratoria 347.
 Regulationseier 58.
 Reifeerscheinungen des Eies 18.
 Reservestoffe des Eies 4.
 Rete testis 265.
 Retina 327.
 Rhinencephalon 312.
 Rhombencephalon 293, 298.
 Richtungskörper 20.
 Riechlappen 312.
 Riechnerv 312.
 Riesenzellen der Placenta 183.
 Rindenfurchen 308, 311.
 Rippen 402.
 Rückenmark 290.
 Rückenrinne 77.
 Rückenplatte 120.
 Rückensegmente 118, 122.
 Rumpfplatte 139.
 Rundes Mutterband 266, 274.
 Rusconischer Dotterprotopf 75.
 Sacculus 335.
 Sacralrippen 404.
 Samenampullen 264.
 Samenkanälchen 265.
 Samenbildung 21, 264.
 Samenfaden 12.
 Samenkern 29, 50.
 Samenkörper der Nematoden 30.
 Samenleiter 267.
 Samenmutterzellen 265.
 Samenzelle 265.
 Scalae (Scala tympani, vestibuli) 338, 342.
 Scapula 431.
 Schädel 405.
 Schädelbalken 406.
 Schafhäutchen 143.
 Schale des Hühneries 11.
 Schalenhaut des Hühneries 11.
 Schambein 432.
 Schamlippen 280.
 Scheide 273.
 Scheidenfortsatz des Bauchfells 270.
 Scheidenvorhof 280.
 Scheitelbein 422.
 Scheitelhöcker 296, 301.
 Scheitellappen 309.
 Schilddrüse 221, 223.
 Schilddrüseknorpel 415.
 Schläfenbein 421.
 Schläfenlappen 309.
 Schlüsselbein 431.
 Schlundbogen 202, 412.
 Schlundbogengefäße 385, 412.
 Schlundfurchen 201.
 Schlundspalten 201, 221, 342.
 Schlußplatte der Placenta 183.
 Schmelzkeim 215.
 Schmelzmembran 213, 216.
 Schmelzorgan 216.
 Schmelzleppe 217.
 Schnecke 335.
 Schneckenang, häutiger 333; knöcherner 340.
 Schulterblatt 431.
 Schultergürtel 430.
 Schwanz 196.
 Schwanzdarm 141, 198.
 Schwanzfalte, Schwanzhöcker 138, 140.
 Schwanzknospe 197.
 Schwanzscheide 143.
 Schweißdrüsen 356.
 Segmentstiel 246, 251.
 Sehnerv 329.
 Seitenfalten des Rumpfes 140.
 Seitenfortsatz der Wirbel 404.
 Seitenplatten 120.
 Seitenventrikel 297, 309.
 Semilunarklappen 377.
 Semiplacenta 159.
 Septa placenta 182.
 Septum atriorum 374.
 Septum pellucidum 311.
 Septum pleuroperitoneale 381.

- Septum transversum 227, 379, 390.
 Septum ventriculorum 376.
 Seröse Hülle 143, 146, 150.
 Siebbein 422.
 Siebbeinzellen 349.
 Sinnesorgane 318.
 Sinus cervicalis (praecervicalis) 203.
 Sinus coronarius 391.
 Sinus ethmoidales 349.
 Sinus frontales 349.
 Sinus occipitales 350.
 Sinus sphenoidales 349.
 Sinus prostaticus 269, 281, 289.
 Sinus reuniens 374.
 Sinus superior der vertikalen Bogengänge 335.
 Sinus terminalis 132, 382.
 Sinus urogenitalis 277.
 Sinus venosus 374.
 Sitzbein 432.
 Skelett 399.
 Skeletogenes Gewebe 123.
 Sklerotom 122, 240, 400.
 Smegma embryonum 350.
 Somiten 118.
 Speicheldrüsen 221.
 Spermakristalle 16.
 Spermatische 21, 23, 265.
 Spermatozyten 21, 265.
 Spermatozytogenese 21, 264.
 Spermatozytogenen 23, 259, 264.
 Spermatozoen 12.
 Spina bifida 69, 73, 86.
 Spinalknoten 313.
 Spongioblasten 291.
 Spritzloch der Schachier 343, 412.
 Stammteil der Großhirnhemisphären 309.
 Steißbügel 415, 422.
 Steißbein 404.
 Stenonscher Gang 348.
 Stirnbein 422.
 Stirnfortsatz 200, 413.
 Stirnlappen 309.
 Streifenhügel 308.
 Substanzinseln 128.
 Sulcus centralis 312.
 Sulcus interventricularis 372, 376.
 Sulcus-tubotympanicus 343.
 Suprarenalorgan 282.
 Sutura incisiva 423.
 Sylvische Wasserleitung 297, 301.
 Sympathicus 318.
 Synopsis 26.
 Syncytium des Eies 43.
 Syncytium des Uterusepithels 159.
 Syncytium des Chorion 165.
 Talgdrüsen 356.
 Teilung des Eies siehe Furchungsprozeß.
 Teilungsebenen des Eies 35.
 Tela chorioidea inf. 299.
 Tela chorioidea sup. 302.
 Telencephalon 293, 307.
 Telolecithale Eier 6, 7.
 Tensor tympani 343, 416.
 Testa 11.
 Thalamencephalon 293.
 Theca folliculi 262.
 Thymus 221.
 Tibia 435.
 Tonsille 221 (Tons. palat. u. pharyng.).
 Totalfurchen des Gehirns 308, 311.
 Tränenausführungsapparat 331.
 Tränenbein 422.
 Tränenrüse 331.
 Tränenröhrchen 331.
 Trommelfell 342, 343.
 Trophoblast 165, 172, 181.
 Truncus arteriosus 372, 376.
 Tuba Eustachii 342.
 Tuba Fallopii 273.
 Tubuli recti des Hodens 265.
 Tubuli seminiferi 265.
 Tunica vaginalis communis 271.
 Tunica vaginalis propria testis 271.
 Tunica vasculosa lentis 323.
 Ulna 435.
 Umwachsungsgrad der Keimscheibe 90.
 Unterkiefer 412, 424.
 Unterkieferfortsatz 201, 413.
 Unterkiefergelenk 437.
 Urachus 147, 277.
 Urdarm 67.
 Ureter 23, 259.
 Ureter 254.
 Urmund 67, 196.
 Urmundschluß 69, 84.
 Urmundspalte 86.
 Urmundtheorie 85, 91.
 Urnägel 355, 429.
 Urniere 246, 250.
 Urnierenblastem 252.
 Urnierenkanälchen 252.
 Urnierengang 249, 250, 271.
 Urnierenstränge 251.
 Urogenitalsystem 246.
 Ursamenzellen 23, 259, 264.
 Ursegmente 117.
 Ursegmentstiel 246, 251.
 Urwirbel siehe Ursegment.
 Uterindrüsen 175.
 Uterinmilch der Wiederkäuher 159.
 Uterus 273.
 Uterus masculinus 268, 274, 281.
 Utriculus des Labyrinths 334.
 Uvea der Iris 328.
 Vagina 273.
 Valvula Eustachii 378, 398.
 Valvula foraminis ovalis 378, 398.
 Valvula Thebesii 378.
 Vasa efferentia testis 267.
 Vas deferens 267.
 Vegetativer Eipol 7.
 Vegetative Zellen 38.
 Velum medullare ant. und post. 300.
 Vena azygos 395.
 Vena cardinalis 390, 391.
 Vena cava super. 390; infer. 390.
 Vena coronaria 391.
 Vena hemiazygos 394.
 Vena hepatica 395.
 Vena jugularis 390.
 Vena omphaloomesent. 379, 382, 390.
 Vena terminalis 132.
 Vena umbilicalis 185, 384, 389, 395.
 Vena vitellina 382.
 Venensinus des Herzens 377, 379, 390.
 Venensystem 389.
 Ventrales Mesenterium 227.
 Ventriculus septi pellucidi 311.
 Ventrikel des Hirns 297.
 Vererbungstheorie 48.
 Verknöcherung, entochondrale 416; perichondrale 416.
 Vernix caseosa 350.
 Vesicula germinativa 3.
 Vesicula blastodermica 96, 98.
 Vesicula umbilicalis 174.
 Vestibulum vaginae 280.
 Vierergruppe des Kerns 24.
 Vierhügel 301.
 Viszeralbogen 202, 412.
 Viszeralskelett 412, 422.
 Vitellus 3, formativus, nutritivus 8.
 Vogelklaue 308, 310.
 Vorderhirnbläschen 293, 301.
 Vorhof des Herzens 372.
 Vorhofsscheidewand 374, 378.
 Vorhofstreppe 342.
 Vorkern 20.
 Vorniere 246, 247.
 Vornierengang 247, 249.
 Vornierenglomerulus 248.
 Vornierenkammer 248.

- Vornierentrichter 248.
Vorsteherdrüse 281.
- Wachstum**, Prinzip des un-
gleichen 59.
- Warzenhof 358.
Weißer Dotter 10.
Whartonsche Sulze 185.
Winslowsches Loch 230.
Wirbelanlage 401.
Wirbelkörper 401.
Wirbelsäule, häutige 399;
knorpelige 400.
Wirbelverknöcherung 402.
Wolffscher Gang 249,
250.
Wolffscher Körper 250.
Wolfsrachen 424.
Wollhaar 353.
Wurmfortsatz 209.
- Wurzelscheide des Haares
353.
- Zahnanlage 212; der Seelachier
213; des Menschen 215.
Zahnfurche 216.
Zahnleiste 214, 215.
Zahnpapille 213, 216.
Zahnsäckchen 217.
Zahnwechsel der Haie 215;
der Säugetiere und des Menschen
219.
- Zentralfurche des Großhirns
312.
Zentralkanal des Rückenmarks
292.
Zentralnervensystem 72, 83,
290.
Zirbeldrüse 301, 302.
Zirbelfortsatz 302.
Zona pellucida 7, 152.
- Zonula Zinnii 327.
Zottenepithel 181.
Zottensyncytium 181.
Zungenanlage 220.
Zungenbein 415, 422.
Zungenbeinbogen 203, 412,
414.
Zwerchfell 379, 380.
Zwerchfellsband der Urniere
265.
Zwerchfellshernie 381.
Zwischenblatt 63, 122,
364.
Zwischenhirn 293, 301.
Zwischenkiefer 422.
Zwischenknorpel der Gelenke
436.
Zwischenmuskelbänder 244,
400.
Zwischennierte 282.
Zwitterbildung 281.

Druckfehlerverzeichnis.

In der Erklärung der Fig. 167 (S. 165) lies:

1. anstatt Schema des Eistammes Schema der Eikapsel,
2. und anstatt Kronblasenhöhle Eiblasenhöhle.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Die Biologie und ihre Schöpfer. Von **William A. Lacy**, Ph. D., Sc. D.,
Professor an der Northwestern University.
Autorisierte Übersetzung der zweiten amerikanischen Auflage von E. Nitardy.
Mit einem Geleitworte von Prof. Dr. J. Wilhelmi. Mit 97 Abbildungen im
Text. (XII, 416 S. gr. 8°.) Preis: 7 Mark 50 Pf., geb. 8 Mark 50 Pf.

Inhalt: I. **Die Anfänge der Biologie (mit Ausschluß der Stammes-
geschichte).** 1. Skizzierung des Ursprungs der Biologie und ihrer historischen
Epochen. 2. Vesalius und der Sturz des Autoritätenglaubens in der Wissenschaft.
3. William Harvey und die experimentelle Beobachtung. 4. Die Einführung des
Mikroskops und der Beginn unabhängiger Beobachtung. 5. Fortschritt in der
mikroskopischen Anatomie im 18. Jahrhundert. 6. Linné und die Naturwissenschaft.
7. Cuvier und die vergleichende Anatomie. 8. Bichat und die Histologie. 9. Die
Physiologie; Harvey, Haller und Joh. Müller. 10. Bär und die Embryologie. 11. Die
Zelltheorie; Schleiden, Schwann, Schultze. 12. Das Protoplasma als Grundlage des
Lebens. 13. Pasteur und Koch. 14. Erbllichkeit und Keimfolge; Mendel, Galton,
Weismann. 15. Die Kenntnis der Fossilien.]

II. **Die Lehre von der Stammesentwicklung.** 16. Erklärung des Aus-
drucks: Entwicklung. 17. Entwicklungstheorien; Lamarck, Darwin. 18. Fort-
setzung der Entwicklungstheorie; Weismann, de Vries. 19. Der Entwicklungs-
gedanke und seine Förderung. 20. Rückblick und Ausblick. Heutige Bestrebungen
der Biologie. — Anmerkungen des Übersetzers. — Reading List (Literatur im
Originalabdruck). — Alphabetisches Inhaltsverzeichnis.

Der Hauptzweck des Buches liegt in der Aufdeckung der Quellen biologischer
Gedanken und der Hauptwege der biologischen Entwicklung, und weiterhin darin, den
Leser mit jenen vornehmen Gestalten bekannt zu machen, deren Arbeit die Epochen der
Geschichte der Biologie bezeichnet, sowie zu zeigen, daß die Entwicklung der biologischen
Anschauungen eine lückenlose ist.

Die vorzeitlichen Säugetiere. Von **O. Abel**. Mit 250 Abbildungen und
2 Tabellen im Text. (VII, 309 S. gr. 8°.)
1914. Preis: 8 Mark 50 Pf., geb. 9 Mark 50 Pf.

Inhalt: Einleitung. — Die erhaltenen Überreste der fossilen Säugetiere.
— Der Erhaltungszustand der vorzeitlichen Säugetierreste. — Die wichtigsten
Fundorte größerer vorzeitlicher Säugetierfaunen. — Die ältesten Säugetierreste. —
Die Einreihung der vorzeitlichen Säugetiere in das System der lebenden Säugetiere.
— Übersicht der vorzeitlichen Säugetiere. — Aufstieg, Blüte und Niedergang der
Säugetierstämme. — Sachregister.

Moderne Probleme der Biologie. Sechs Vorträge, gehalten an der Uni-
versität Jena im Dezember 1912. Von
Charles Sedgwick Minot, L. L. D., Yale, Toronto und St. Andrews; Hon.
D. Sc., Oxford, Prof. der vergleichenden Anatomie und Direktor des ana-
tomischen Laboratoriums an der Harvard Medical School, Boston, Mass.-Präsi-
dent der Boston Society of Natural History, Mitglied der National Academy,
Washington. Mit 53 Abbild. im Text. 1913. Preis: 3 Mark, geb. 4 Mark.

Inhalt: 1. Die neue Zellenlehre. — 2. Die Cytomorphose. — 3. Die Un-
sterblichkeit. — 4. Die Entwicklung des Todes. — 5. Die Bestimmung des Ge-
schlechtes. — 6. Der Begriff des Lebens.

Von demselben Verfasser erschien gleichzeitig:

Die Methode der Wissenschaft und andere Reden. Übersetzt von Dr.
Joh. Kaufmann
(Bonn). (VIII, 205 S. gr. 8°.) 1913. Preis: 5 Mark.

Inhalt: Die Aufgabe des Naturforschers in der Welt. — Wissen und Praxis.
— Die embryologische Basis der Pathologie. — Das Problem des Bewußtseins in
seinen biologischen Beziehungen. — Genetische Interpretationen auf dem Gebiete
der Anatomie. — Die Beziehungen der Embryologie zu den Fortschritten der Medizin.
— Gewisse Ideale der ärztlichen Ausbildung. — Die Methode der Wissenschaft. —
Die Lage der Naturforschung in Amerika.

Diese Reden, die beim Antritt des Vorsizes von gelehrten Gesellschaften oder bei
akademischen Feiern gehalten wurden, beschäftigen sich mit allgemeinen Fragen und geben
in ihrer Gesamtheit die Lebensanschauungen eines biologischen Forschers wieder.

Zoologisches Wörterbuch. Erklärung der zoologischen Fachausdrücke. anatomischer, entwicklungsgeschichtlicher und naturphilosophischer Werke. Zum Gebrauch beim Studium zoologischer Werke. Verfaßt von Prof. Dr. E. Bresslau in Straßburg i. E. und Prof. Dr. H. E. Ziegler in Stuttgart, unter Mitwirkung von Prof. J. Eichler in Stuttgart, Prof. Dr. E. Fraas in Stuttgart, Prof. Dr. K. Lampert in Stuttgart, Dr. Heinrich Schmidt in Jena und Dr. J. Wilhelmi in Berlin, revidiert und herausgegeben von Prof. Dr. H. E. Ziegler in Stuttgart. Zweite vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 595 Abbildungen im Text. (XXI, 737 S. gr. 8^o.) 1912. Preis: 18 Mark, geb. 19 Mark.

Die zweite Auflage enthält über 5500 Artikel.

Neue Weltanschauung 1913, Heft 2:

Die gemeinsame Arbeit dieser Herren hat unter der Leitung von Prof. Ziegler ein Werk geschaffen, das des höchsten Lobes würdig ist und das berufen erscheint, der Wissenschaft große Dienste zu leisten. Es erleichtert das Studium selbst schwieriger Fachwerke und macht sie weiteren Kreisen überhaupt erst zugänglich. Möge es auch in seiner neuen Gestalt viele Freunde finden und fleißig benutzt werden.

Der Mensch. Sein Ursprung und seine Entwicklung. In gemeinverständlicher Darstellung. Von Wilhelm Leche, Prof. a. d. Universität zu Stockholm. (Nach der zweiten schwedischen Auflage.) Mit 369 Abbildungen im Text. 1911. Preis: 7 Mark 50 Pf., geb. 8 Mark 50 Pf.

Inhalt: Vorwort. 1. Deszendenztheorie. 2. Der Mensch und die Wirbeltiere. Die Ausbildungsstufen der Wirbeltiere. 3. Die Aussage der ausgestorbenen Lebewesen. 4. Der Mensch im Lichte der vergleichenden Anatomie. 5. Das Ergebnis der Embryologie. 6. Die rudimentären Organe des menschlichen Körpers. 7. Das Gehirn. 8. Der Mensch und seine nächsten Verwandten. 9. Die ersten Menschen. 10. Der Affenmensch von Java. Die Menschheit der Zukunft. —

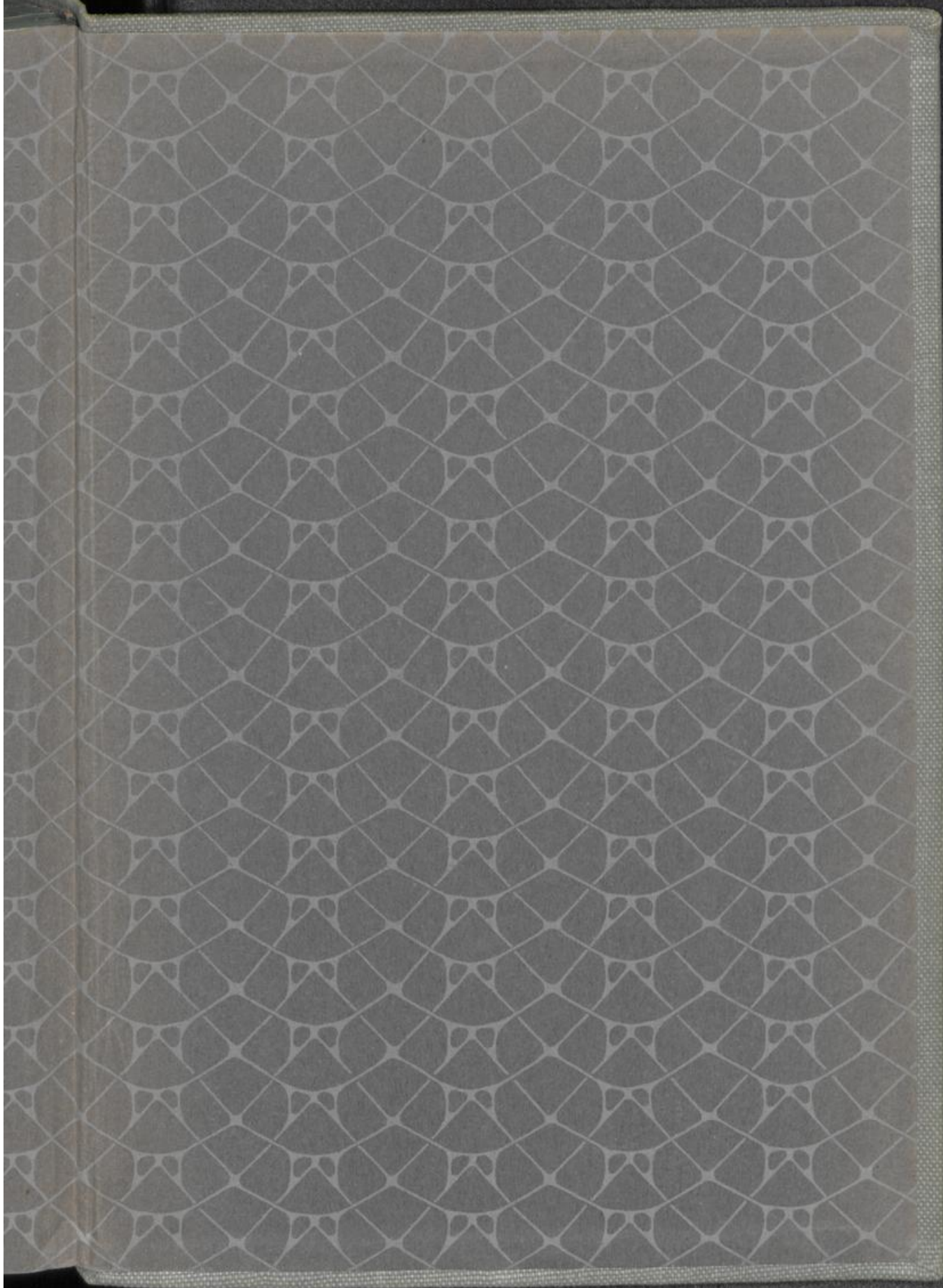
Aus der Natur 1912, Heft 3:

Als eine „Anthropogenie“ kann man dieses Buch bezeichnen und darf es, was die Klarheit und elegante Form der Darstellung anlangt, jenem bekannten Werke E. Haeckels sehr wohl zur Seite stellen. Bei allen diesen Erörterungen vermeidet der Verfasser jegliche tendenziöse Mache; er spricht zum Leser lediglich als Forscher. Das Buch, das sich auf jeder Seite als Leistung eines bedeutenden Gelehrten zu erkennen gibt, darf als eine der besten Darstellungen über die Entwicklungsgeschichte des Menschen angesprochen werden. Hervorgehoben sei noch die gediegene Illustrierung, die zahlreiche originelle und selten reproduzierte Bilder enthält.

Die Abstammungslehre. Zwölf gemeinverständliche Vorträge über Deszendenztheorie im Lichte der neueren Forschung. Gehalten im Winter-Semester 1910/11 im Münchener Verein für Naturkunde. Mit 325 teils farbigen Abbildungen im Text. 1911. Preis: 11 Mark, geb. 12 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung in die Abstammungslehre. Von Geh. Rat Prof. Dr. Richard Hertwig (München). — 2. u. 3. Die Artbildung im Lichte der neueren Erblchkeitslehre. Von Prof. Dr. Richard Goldschmidt (München). — 4. Können erworbene Eigenschaften vererbt werden? Von Prof. Dr. Richard Semon (München). — 5. Zuchtversuche zur Abstammungslehre. Von Privatdozent Dr. Paul Kammerer (Wien). — 6. Die Stellung der modernen Wissenschaft zu Darwins Auslesetheorie. Von Prof. Dr. Franz Doflein (München). — 7. Tiergeographie und Abstammungslehre. Von Prof. Dr. August Brauer (Berlin). — 8. Paläontologie, Systematik und Deszendenzlehre. Von Dr. Edgard Dacqué (München). — 9. Die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere für die Abstammungslehre. Von Prof. Dr. O. Abel (Wien). — 10. Die Tatsachen der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte und die Abstammungslehre. Von Prof. Dr. Otto Maas (München). — 11. Anzeichen einer Stammesentwicklung im Entwicklungsgang und Bau der Pflanzen. Von Prof. Dr. Karl Giesenhagen (München). — 12. Die Stellung des Menschen im Naturganzen. Von Prof. Dr. Hermann Klaatsch (Breslau). — Register.





FÖRSTER, LUDWIG & CO.
BUCHBINDEREI LEIPZIG