

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

*Medusen
Polypen*



Fig. 236.

Fig. 236. Epithelmuskelzelle aus der endodermalen Auskleidung der Tentakeln einer Actinie (*Sagartia parasitica*). Nach O. und R. HERTWIG.

Fig. 237. A Muskepithel aus dem Entoderm einer Aktinie, die Zellen durch Mazeration isoliert. Jede Zelle mit einer Fibrille versehen. B Muskepithel einer Meduse. Die Fibrillen sind gemeinsames Produkt der Epithelzellen. Schematisch. Nach O. und R. HERTWIG.

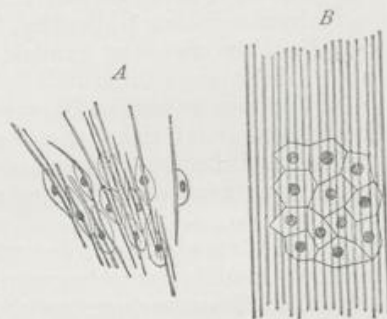


Fig. 237.

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

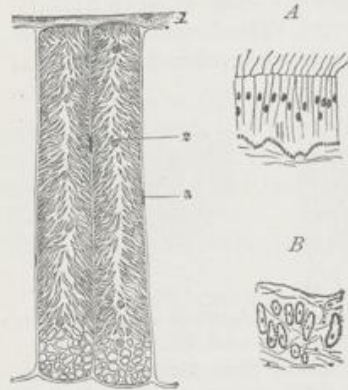


Fig. 241.



Fig. 242.

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.

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 auszuschleiden, mit welchen die Embryonen schon schwache Zuckungen ausführen können. Indem nun immer neue Fibrillen zu den an der Chordaoberfläche gebildeten hinzugefügt werden und indem die Abscheidung jetzt auch an beiden Flächen der sich berührenden Zellplatten geschieht, entstehen charakteristische, quergestreifte Muskelblätter. Diese sind wie die Blätter eines Buches links und rechts an der Chorda angeheftet. Je mehr Fibrillen ausgeschieden werden, um so mehr nimmt zwischen ihnen das Protoplasma der Bildungszellen an Menge ab; es wird der Kern mit einem Rest von Protoplasma nach dem der 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 HATSCHKE.) Es geht dorsal- und ventralwärts durch Übergangszellen (Fig. 243 *WZ*) in die Lage, welche Muskelblätter bildet, in ähnlicher Weise über wie im Linsensäckchen das Linsenepithel in die Linsenfaser.

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 Binde substanzzellen 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

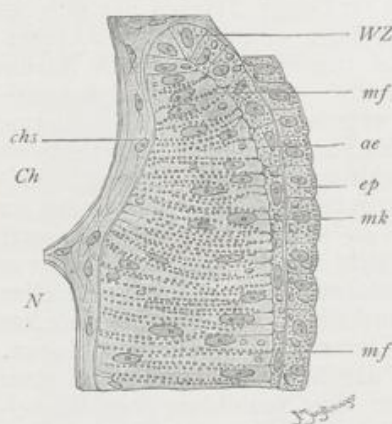


Fig. 243.

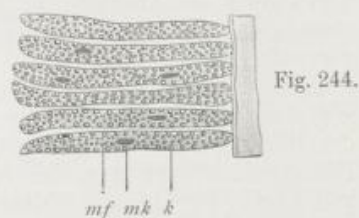


Fig. 244.



Fig. 245.

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 neben- und übereinander 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, Bindesubstanz 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 *Amphioxus*larven (Fig. 58) und *Cyklostomen*larven (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.

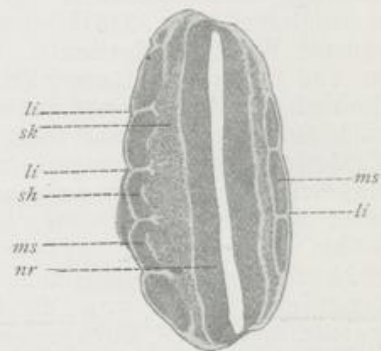


Fig. 247.

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, kontraktile 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

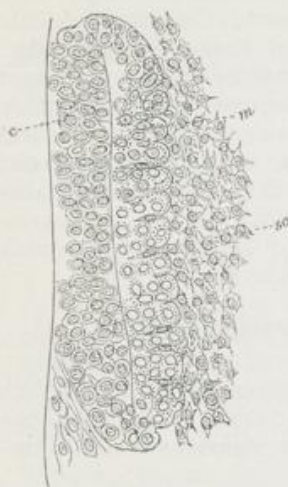


Fig. 248.

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.

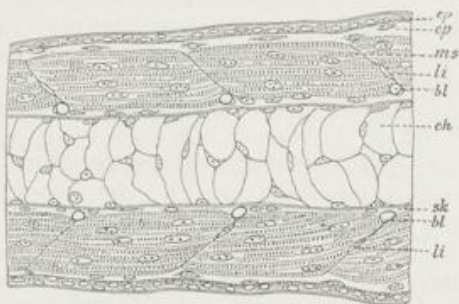


Fig. 249.

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,

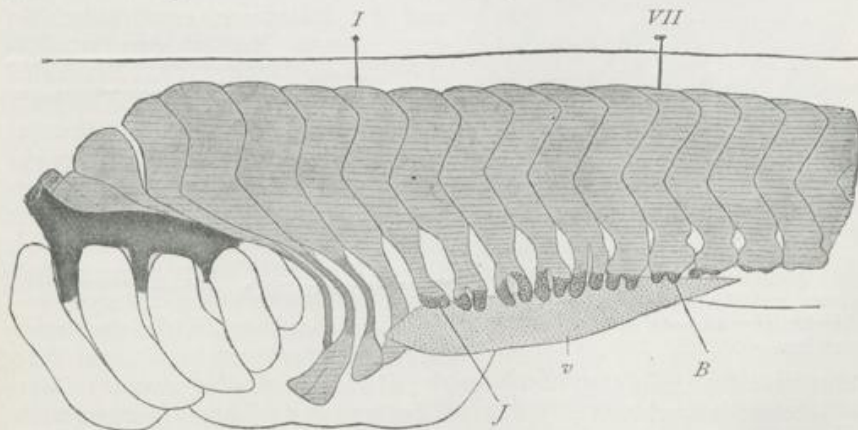


Fig. 250. Vordere Rumpfmyotome und metotische Muskelsegmente eines 19 mm langen Embryo von *Spinax niger*. Nach BRAUS.

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, schicke ich einige einleitende Bemerkungen über die Körperregion

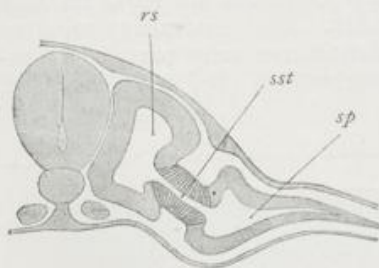


Fig. 251. Schematische Darstellung der Differenzierung des Mesoderm. Nach FELIX.

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 Cölom untereinander verbunden werden; bei anderen ist das Lumen geschwunden; die Segmentstiele sind daher solide Zellstränge. Infolge ihrer Abstammung aus den Rumpfsegmenten 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

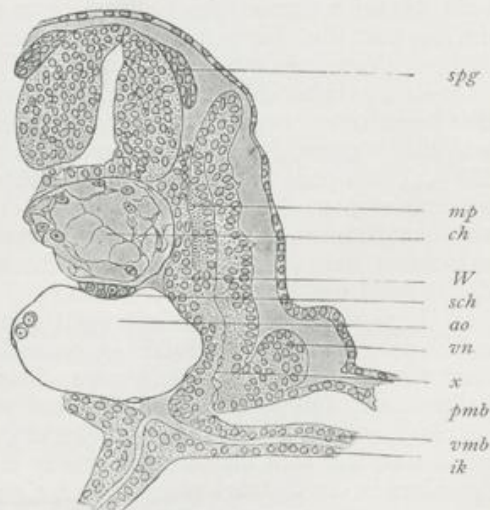


Fig. 252. Querschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus*. Nach RABL.

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 WJHE angibt, die mehrfachen Trichter zu einem einzigen verschmolzen sind, sei es, daß nach der Darstellung von RÜCKERT alle Trichter bis auf einen einzigen sich schließen und zurückbilden.

Auch bei den Amphibien legt sich die Vorniere an der Stelle, wo 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 verkümmelter 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.

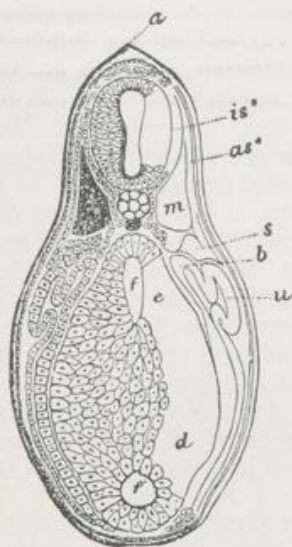


Fig. 253.

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, *c* Darmhöhle, *e* Darmblatt, in die Dotterzellenmasse *d* übergehend, *f* ventraler Blindsack des Darmes, der zur Leber wird.

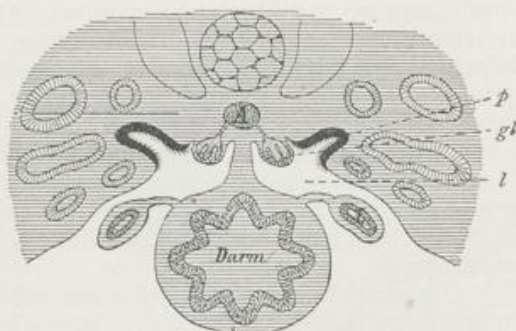


Fig. 254.

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. 137Wd) 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. 137Wd); später entfernt er sich weiter von ihm und rückt in größere Tiefe, indem sich embryonales Bindegewebe dazwischenschiebt (Fig. 147wd) u. Fig. 256ug). Der Kanal hat eine Anzahl verschiedener Namen erhalten und wird in der Literatur als Vornierengang, Urnierengang, WOLFFscher Gang oder

Segmentalengang 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 hervorwachsen 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

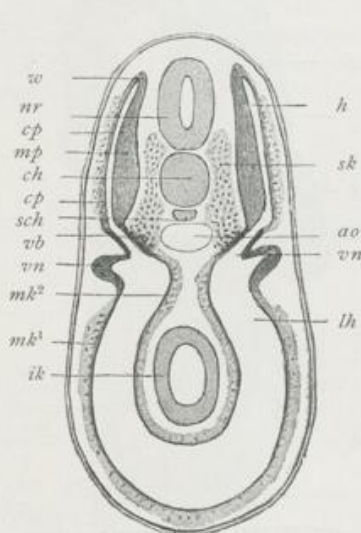


Fig. 255.

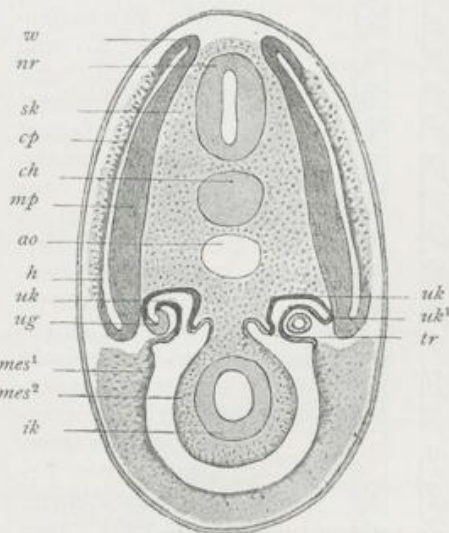


Fig. 256.

Fig. 255 u. 256. Schemata von Querschnitten durch jüngere und ältere Selachier-Embryonen. Nach WJHE. 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

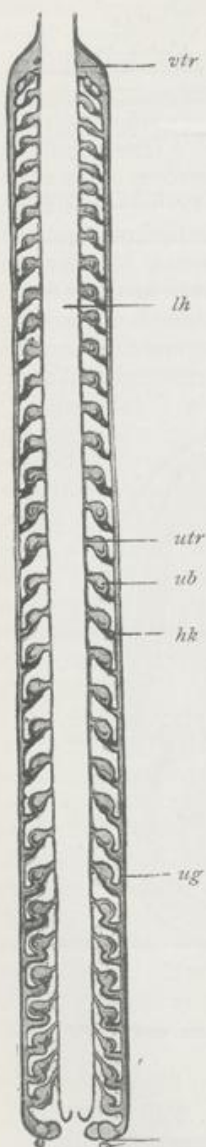


Fig. 257. Rekonstruktion der Urniere eines männlichen Pristiurus von 17 mm Länge. Nach RABL und FELIX.

hk Hauptkanälchen, lh Leibeshöhle, utr Urnierentrichter, ub Urnierenbläschen, ug Urnierengang, utr Urnierentrichter.

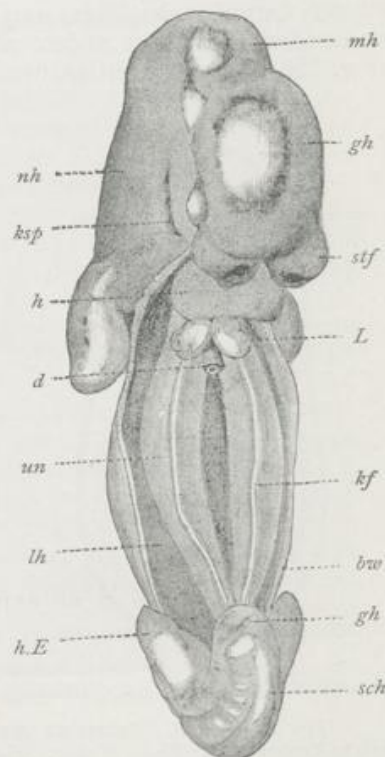


Fig. 258. Totalansicht der Urniere eines menschlichen Embryo. Aus KOLLMANN.

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, stf 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 hertreibt 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.

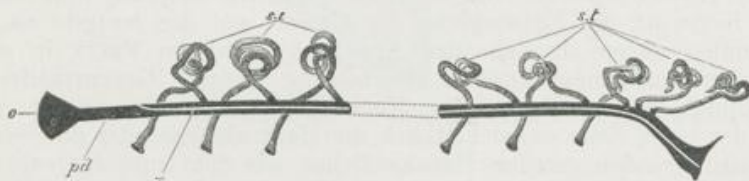


Fig. 259. Schema des ursprünglichen Zustandes der Niere beim Selachier-Embryo. *pd* Urnierengang, der sich bei *o* in die Leibeshöhle und am anderen Ende in die Kloake öffnet, *x* Linie, längs welcher sich vom Urnierengang der am Schema nach unten gelegene MÜLLERSche Gang abteilt, *s.t.* Urnierenkanälchen, 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 aufzuschlängeln (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 Querkänälchen; 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 Urnierengangs 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

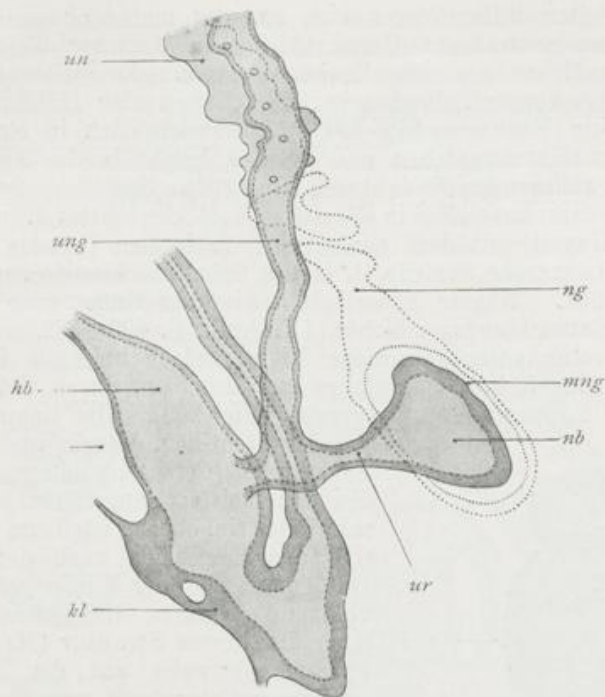


Fig. 260. Rekonstruktion der Nierenanlage eines menschlichen Embryo aus dem Anfang der 5. Woche. Nach SCHREINER.

un Urniere, ung Urnierengang, ur Ureter, nb Nierenbecken, hb Harnblase, kl Kloakenmembran, mng metanephrogener Gewebsstrang, ng Rest des nephrogenen Gewebsstranges.

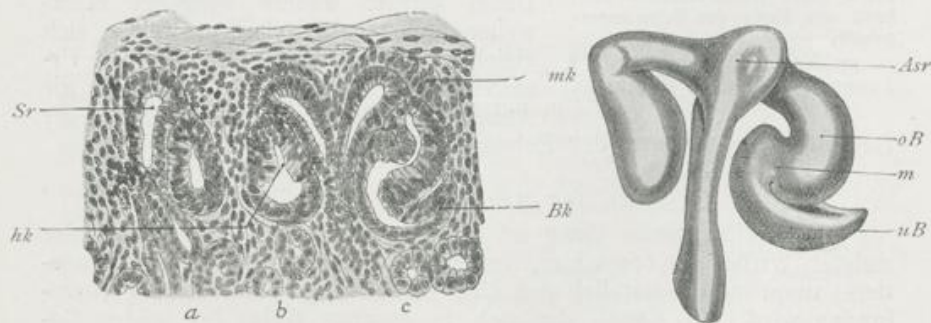


Fig. 261.

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

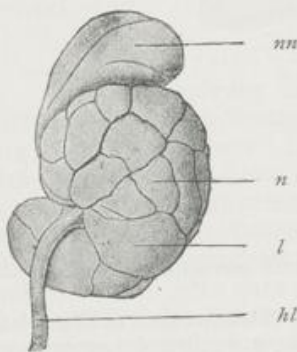


Fig. 263. Niere und Nebenniere eines menschlichen Embryo am Ende der Schwangerschaft.

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 Vorniere, Urniere und bleibenden Niere, bisher im Zusammenhang besprochen. Dabei wurden andere Vorgänge einseitig 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 Urnierengang 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 Urnierengang (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.

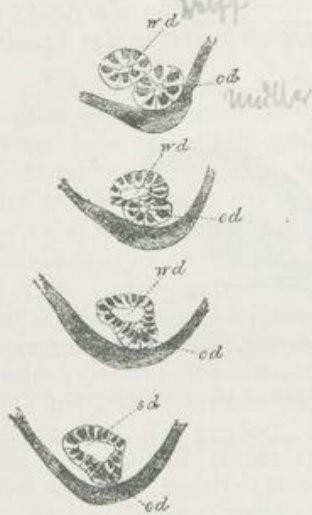


Fig. 264. Vier Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Urnierenganges eines weiblichen Embryo von *Scyllium canicula*. Nach BALFOUR.

Die Abbildung zeigt, wie sich vom Urnierengang *sd* und *wd* der MÜLLERSche Gang *od* abspalte.

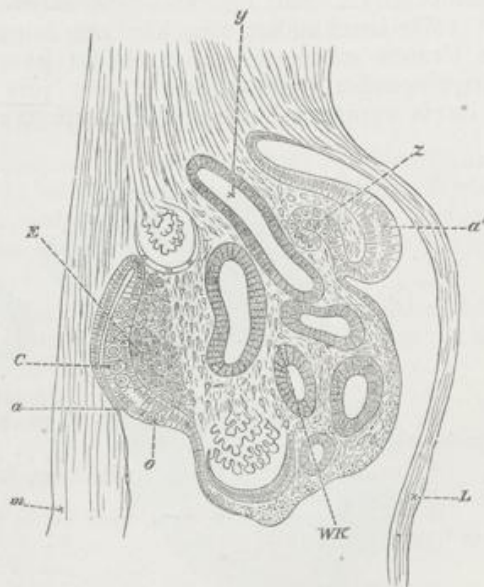


Fig. 265. Querschnitt durch die Urniere, die Anlage des MÜLLERSchen Ganges und die Keimdrüse beim Hühnerembryo vom 4. Tage. Nach WALDEYER. Vergr. 160-fach.

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 Urnieren 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 Säugetiere 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 Bindesubstanz 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.

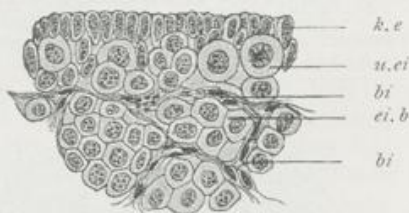


Fig. 267. Querschnitt durch den Eierstock eines 5 Tage alten Kaninchens. Stark vergrößert. Nach BALFOUR.
k.e. Keimepithel, u.ei Ureier, ei.b Eiballen, bi Bindegewebe.

Infolge des Durchwachstumsprozesses, welcher lange Zeit während der Entwicklung fort dauert, gehen aus dem Keimepithel dünnere und stärkere Zellen-

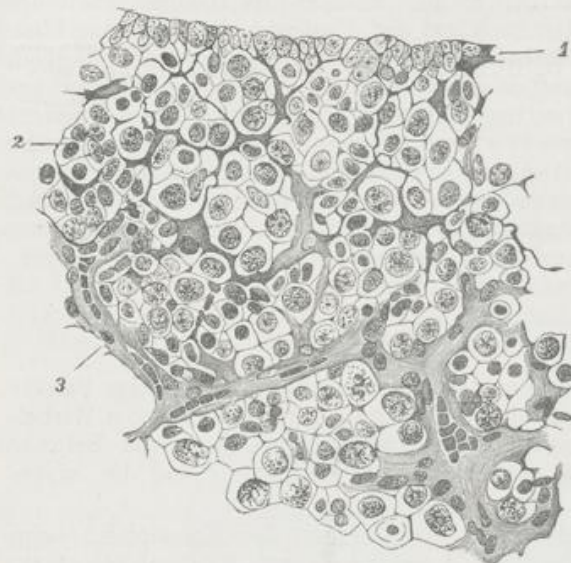


Fig. 268. Schnitt durch den Eierstock eines menschlichen Embryo von 11 cm Rumpflänge. Nach NAGEL.
1 Äußere Schicht der Eierstocksanlage (das spätere Eierstocksepithel), 2 Eifächer, 3 Stromagefäße.

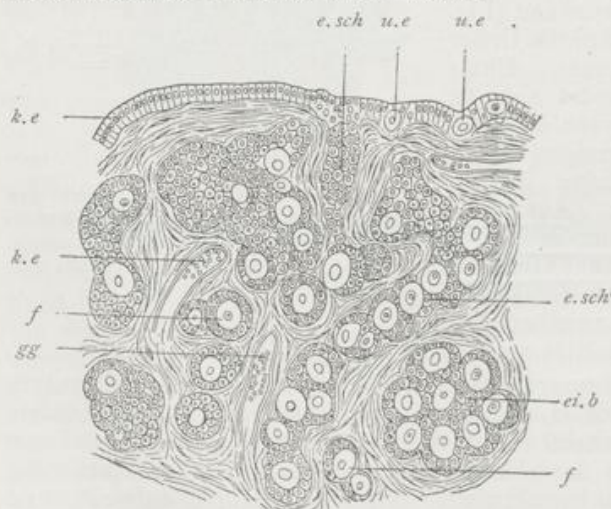


Fig. 269. Teil eines sagittalen Durchschnitts vom Eierstock eines neugeborenen Kindes. Stark vergrößert. Nach WALDEYER.

k.e Keimepithel, *e.sch* PFLÜGERSche Schläuche, *u.e* im Keimepithel gelegene Ureier, *e.sch'* länger, 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 Primordial- und die kleineren Epithelzellen, das spätere Follikel-epithel, zu unterscheiden.

stränge 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 (Ovocysten) an Größe immer mehr zu und erhalten sehr ansehnliche, bläschenförmige Kerne mit einem deutlich ent-¹wickelten Fadennetz. Sie liegen selten vereinzelt 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 Durchwachungsprozesses 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 PFLÜGERSche 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 Ei-quantum 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 Bindegeweshülle 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.

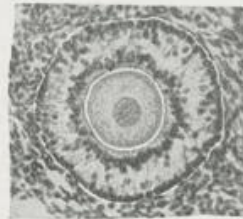


Fig. 271.



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 Follikel epithel 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.

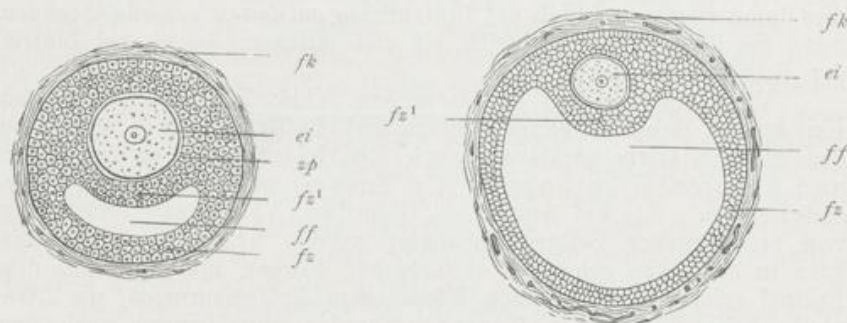


Fig. 273.

Fig. 274.

Fig. 273–274. **Zwei Entwicklungsstadien von Graafschen Bläschen.** Fig. 273 mit beginnender Entwicklung von Follikelflüssigkeit, Fig. 274 mit größerer Ansammlung derselben.

ei Ei, fz Follikelzellen, fz' Follikelzellen, welche das Ei umhüllen 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 Ureier 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 Spermatocyten (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 HOFMANN'S), von der Urniere dem Hoden entgegen. An der Basis der Hodenleiste angekommen, vereinigen sie sich untereinander zu einem Längskanal, von welchem feine Röhrchen 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 Ausführ Röhrchen 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 allgemeinen 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 Bauchfellsfalte, 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.

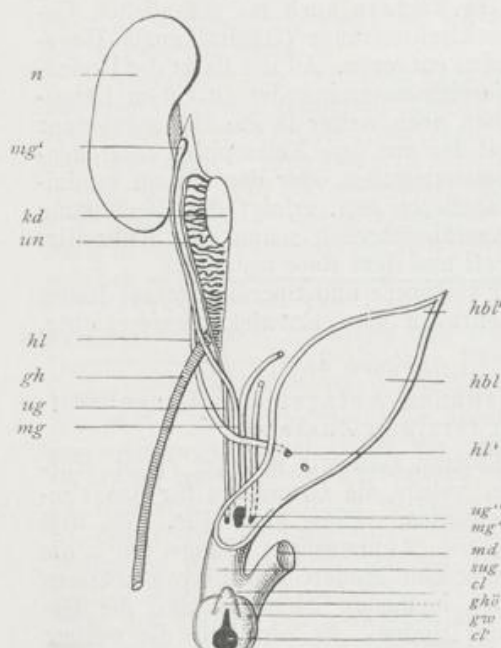
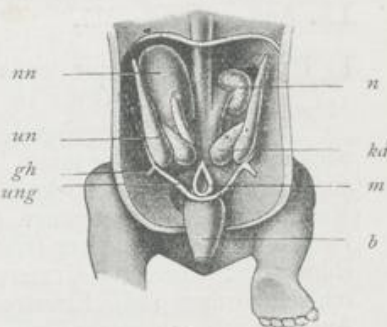


Fig. 275.



[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 zusammengeschnúrt. 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 zusammengedrückt 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

feinere Geschlechtsteile der männlichen
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.

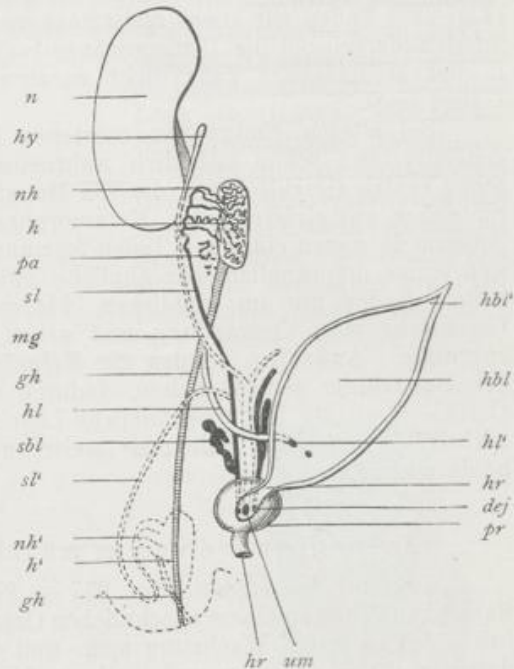


Fig. 278.

Utricular prostates
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 testiculorum, 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 Bauchaorta 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).

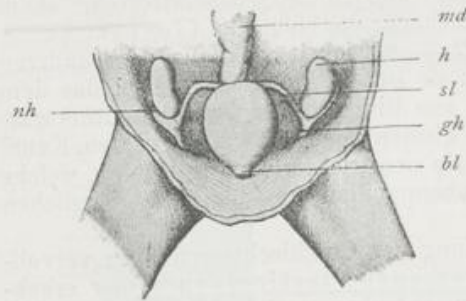


Fig. 279. Männlicher menschlicher Embryo aus dem 5. Monat. Natürl. Größe. Nach BRAMANN.

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 Scheidenfortsatz 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 bruchsackartigen 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.

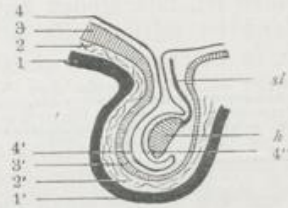


Fig. 281.

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 viszerale 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 testiculorum*, 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 *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 Mutterbande 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

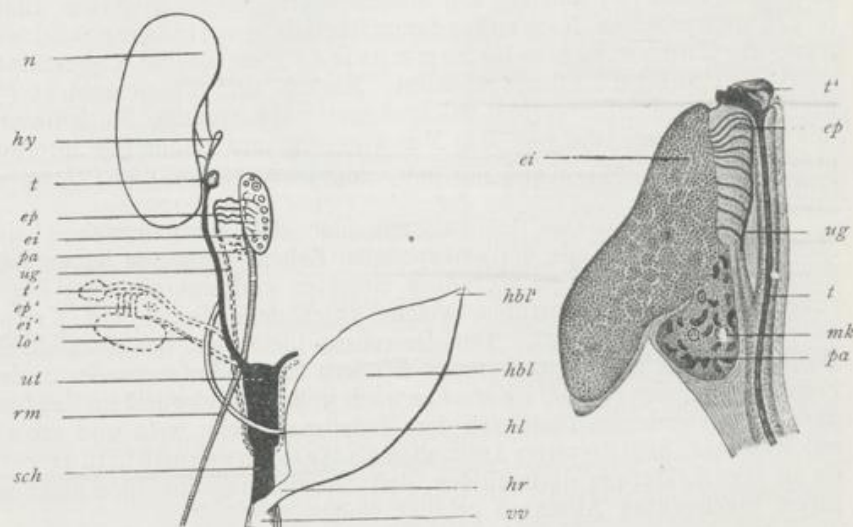


Fig. 282.

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 *uv*), 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.

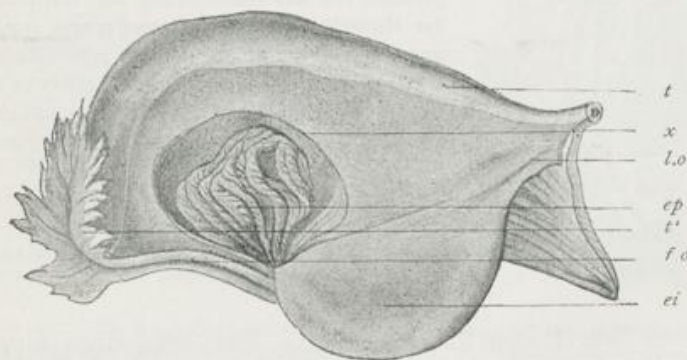


Fig. 284. Breites Mutterband mit Eierstock und Eileiter im ausgebildeten Zustand, von hinten gesehen.

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 *uv*) 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 *uv* u. 286 *mg*) dicht zusammengerückt

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 der 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, uv Uterovaginalkanal, u. m. die zum Uterovaginalkanal vereinigten MÜLLERschen Gänge.

Gleich dem Hoden haben auch die Eierstöcke einen nicht unbeträchtlichen Ortswechsel durchzumachen: den Descensus ovariorum (Fig. 282 ci', t'). 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

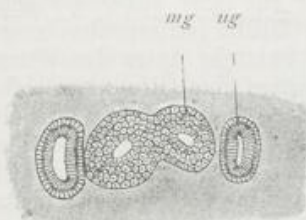


Fig. 286.

Fig. 286. Querschnitt durch den Genitalstrang. Nach TOURNEUX und LEGAY. Der Querschnitt zeigt die Verschmelzung der MÜLLERSchen Gänge *mg.* *ug* Urnierengänge.



Fig. 287.

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 Fallopiae.

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).

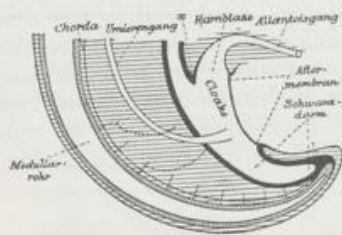


Fig. 288. Profilkonstruktion nach einem Plattenmodell eines menschlichen Embryo von 4 mm Länge. Nach KEIBEL.

xxx 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 Ausscheidungsprodukte 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 abgetrennt 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), weit

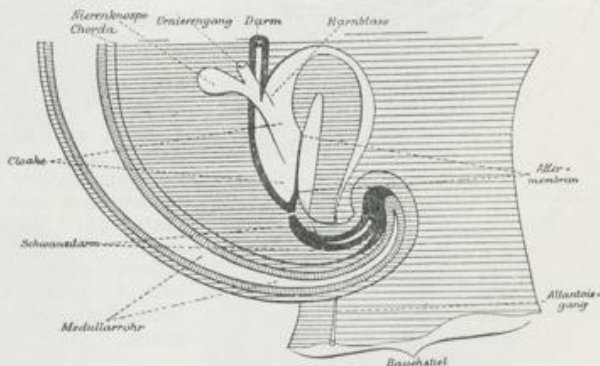


Fig. 289. Profilkonstruktion nach einer Serie durch einen menschlichen Embryo von 8 mm St.-N.-L. Nach KEIBEL.

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 außerembryonalen 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.

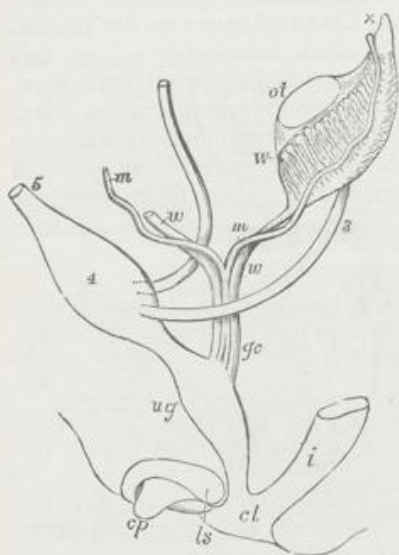


Fig. 290. Schema der Urogenitalorgane eines Säugetieres aus frühem Stadium. Nach ALLEN THOMSON, aus BALFOUR.

Die Teile sind vorzugsweise im Profil, der MÜLLERSche und der Urnierengang aber von vorn gesehen dargestellt.

3 Ureter, 4 Harnblase, 5 Urachus, ot Keimdrüse (Eierstock oder Hoden), W linke Urniere, x Zwerchfellsband der Urniere, w Urnierengang, m MÜLLERScher Gang, gc Genitalstrang, aus den von gemeinsamer Scheide umschlossenen WOLFFschen und MÜLLERSchen Gängen bestehend, i Mastdarm, ug Urogenitalsinus, cp Geschlechtshöcker, der zur Klitoris oder zum Penis wird, ls Geschlechtswülste, 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 Geschlechtsspalte (*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.

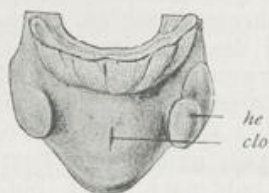


Fig. 292.

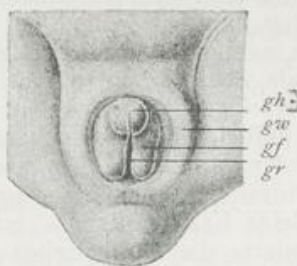


Fig. 293.

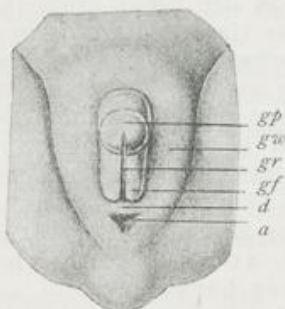


Fig. 294.

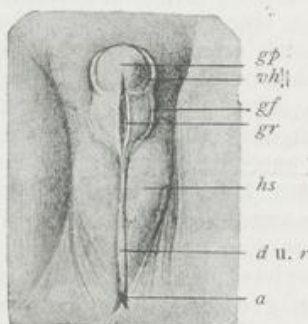


Fig. 295.

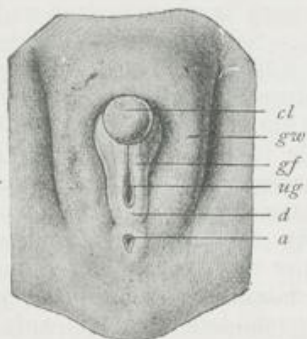


Fig. 296.

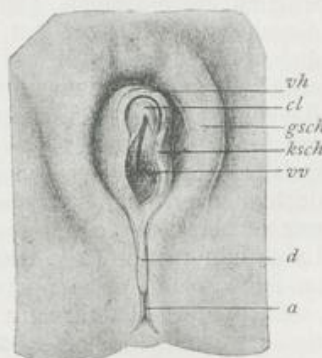


Fig. 291–296. Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane im männlichen und im weiblichen Geschlecht. Nach ECHER-ZIEGLERSchen Wachmodellen.

Obwohl in neueren Abhandlungen Abbildungen gegeben sind, welche die fraglichen Verhältnisse genauer darstellen, sind die vorliegenden Figuren doch beibehalten worden, da die ECHER-ZIEGLERSchen Wachmodelle 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 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 1/2 und 4 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, gs große Schamlippen (Labia majora), ks 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 Ausführungsgang 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 *gsh*).

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 Geschlechtshüllen (*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 ringförmigen 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 testiculorum

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

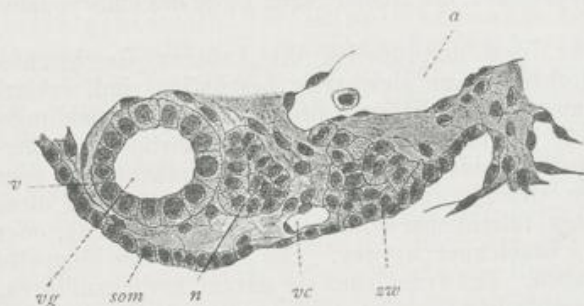


Fig. 297. Schnitt durch einen 15 mm langen Embryo von *Hypogeophis rostratus*. Nach BRAUER.

Zwischenriemenknospen (*zw*) im Cölomepithel (*som*), *a* Aorta, *n* Nephrotom, *v* Vena, *cc* Vena cardinalis, *vg* Vornierengang.

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 (Zwischenriemen) 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 Zwischennierenknospen, 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 Zwischennierenknospe, die vom Keimepithel wie von der Urniere vollständig getrennt ist, auf einem Querschnitt durch einen Gymnophionembryo, ebenso Fig. 298 von einem 25 Tage alten menschlichen Embryo.

In einer zweiten Phase der Organogenese lösen sich die Zwischennierenknospen 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 Cölomenepithel 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 Ent-

deckung 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

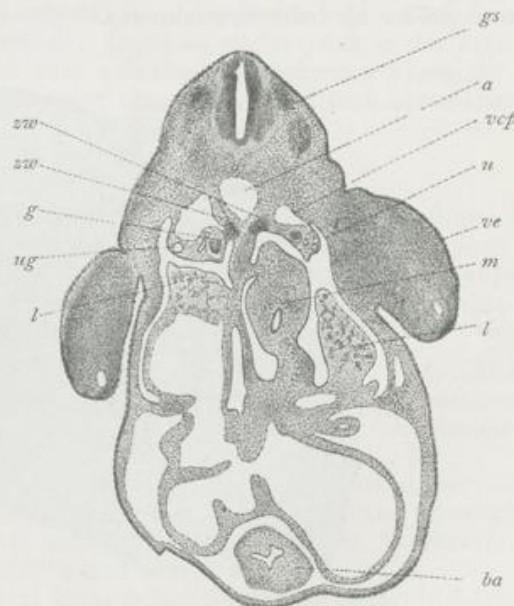


Fig. 298. Schnitt durch einen 25 Tage alten, 6 mm langen, menschlichen Embryo. Nach SOULIÉ.

Zwischennierenknospen (zw) im Cölo-
menepithel 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.

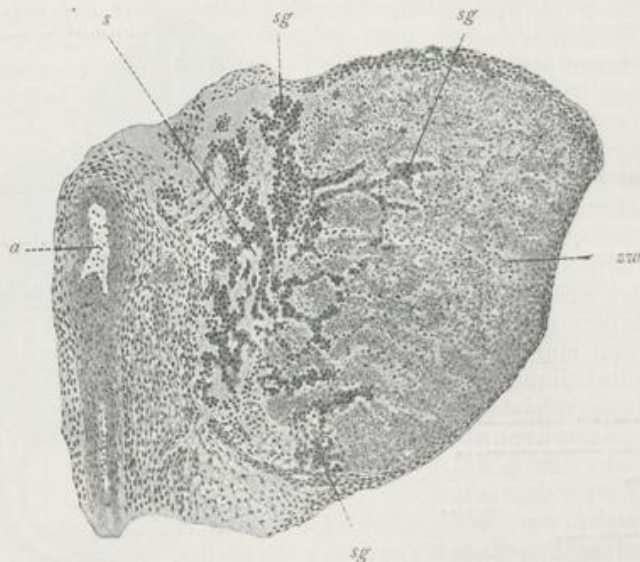


Fig. 299. Schnitt durch die Nebennierenanlage eines 17 mm langen menschlichen Embryo. Nach WIESEL.
sg Chromaffines Gewebe, s Sympathicus, zw Rinde der Nebenniere, a Aorta.

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 Urniere, der Niere, der zuerst indifferenten Geschlechtsdrüse.

2. Vorniere und Vornierengang entstehen aus mehreren, segmental auftretenden Auswüchsen des parietalen Mittelblattes, die sich zu einem Längsstrang verbinden, der sich später aushöhlt.

3. Die segmental entstandenen, in 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 Urnierengang 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 Urnierenblastem, 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 Urnierengang ablöst und auf die hintere Fläche der Harnblase wandert.

10. Bei niederen Wirbeltieren entsteht durch Abspaltung vom Urnierengang 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 Durchwachsungsprozesses 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 Verschuß 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 viszerale 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 MÜLLERschen Gänge und die Urnierengänge aufgenommen hat.

30. Die Kloake wird durch vorwachsene 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 Eizellen</i>
	Urnere.	
a) Nebenhoden. Epididymis mit Rete testis und Tubuli recti.	a) Vorderer Teil mit den Geschlechtssträngen (Geschlechtsteil).	a) Epooophoron mit Marksträngen des Eierstocks.
b) Paraididymis.	b) Hinterer Teil (eigentlicher Urnierenteil).	b) Paroophoron.
Samenleiter mit Samenbläschen.	Urnierengang.	GARTNERSche Kanäle einiger Säugetiere.
Niere und Ureter.	Niere und Ureter.	Niere und Ureter.
Hydatide des Nebenhodens.	} MÜLLERScher Gang. }	} Eileiter und Fimbrien. }
Sinus prostaticus. (Uterus masculinus).		
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.	Geschlechtstalten.	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.