

## Elftes Kapitel.

## Die Organe des äußeren Keimblattes.

Das äußere Keimblatt führt seit langer Zeit auch den Namen des Hautsinnesblattes. Hiermit sind gleich seine beiden wichtigsten Leistungen gekennzeichnet. Denn einmal liefert es die Oberhaut mit ihren mannigfachen Produkten, als: Haare, Nägel, Schuppen, Hörner, Federn; ferner Drüsen verschiedener Art; die Talg-, Schweiß- und Milchdrüsen. Zweitens ist es zugleich der Mutterboden, aus welchem sich das Nervensystem und die wichtigsten funktionellen Bestandteile der Sinnesorgane: die Seh-, Hör- und Riechzellen, herleiten.

## I. A. Die Entwicklung des Zentralnervensystems.

Da das Zentralnervensystem der Wirbeltiere zu den Organen gehört, welche sich nach Sonderung des Keimes in die vier primären Keimblätter am frühzeitigsten anlegen, mußte auf die ersten Stadien seiner Entwicklung schon früher (S. 70 u. 83) eingegangen werden: 1. auf die Sonderung des äußeren Keimblattes in zwei Bezirke: in das dünnere Hornblatt und in die dickere, median gelegene Nerven- oder Medullarplatte (Fig. 73 *mp*); 2. auf die Umwandlung der letzteren zur Medullarrinne, indem die Ränder der Platte sich zu den Rückenwülsten erheben, und endlich 3. auf die Umbildung der Rinne zum Nervenrohr durch Verwachsung der Medullarwülste an ihren Rändern (Fig. 73—75).

Als eine einheitliche Anlage erhält sich das Nervenrohr nur beim *Amphioxus lanceolatus*, bei allen übrigen Wirbeltieren dagegen sondert es sich in Rückenmark und Gehirn.

## 1. Die Entwicklung des Rückenmarks.

Der Teil des Nervenrohrs, der sich zum Rückenmark umbildet, zeigt auf dem Querschnitt eine ovale Form (Fig. 137). Von Anfang an läßt er eine Sonderung in eine linke und eine rechte Hälfte erkennen (Fig. 300). Denn seine beiden Seitenwandungen sind stark verdickt und bestehen aus mehreren Lagen langer, zylindrischer Zellen, während oben und unten seine Wand längs eines schmalen Streifens dünn bleibt und als vordere und hintere Kommissur oder als Boden- und Deckplatte (*bp* und *dp*) (His) unterschieden werden.

So bleibt in der Zusammensetzung des Nervenrohrs aus zwei größeren, dicken und zwei schmalen, dünneren Streifen, welche Anordnung ebenso auf den Bau des fertigen Organs übergeht, die paarige Entstehung aus zwei längsverlaufenden Nervenplatten, welche einstmals den spaltförmigen, längsgestreckten Urmund begrenzten, auf das

### 1. Die Entwicklung des Rückenmarks.



deutlichste erhalten. Die Bodenplatte oder vordere Kommissur, in deren Bereich die Ausbildung von Ganglienzellen unterbleibt und die Epithelzellen sich nur in epitheliale Stützsubstanz umwandeln, entspricht der Verwachsungslinie der Urmundränder; die Deckplatte oder hintere Kommissur dagegen ist die später entstehende Nahtlinie, welche sich bei der Umwandlung der Nervenrinne zum Rohr ausbildet.

In den beiden verdickten Seitenhälften (Fig. 300) kommt es nachträglich noch zu einer weiteren Sonderung in eine dorsale (*fp*) und eine ventrale Längszone (*gp*), welchen His auch die Namen Flügelplatte und Grundplatte gegeben hat. Sie werden durch eine allerdings nur wenig ausgeprägte Rinne: die Grenzfurche von His (*gf*), voneinander getrennt. Ihre Sonderung hängt mit der getrennten Ausbildung sensibler und motorischer Ganglienlager zusammen. Demnach sind sowohl am embryonalen als auch am ausgebildeten Rückenmark folgende Bezirke zu unterscheiden:

1. die linke Medullarplatte;
2. die rechte Medullarplatte, jede wieder zusammengesetzt aus:
  - a) einer dorsalen sensiblen,
  - b) einer ventralen motorischen Längszone;
3. die vordere Kommissur oder Bodenplatte, welche der Nahtlinie der Urmundränder entspricht;
4. die hintere Kommissur oder Deckplatte, welche die hintere Nahtlinie des Nervenrohrs darstellt.

Die weitere Entwicklung erfolgt in der Weise, daß linke und rechte Medullarplatte sich sehr frühzeitig außerordentlich stark verdicken (Fig. 301). Bei der lebhaften Vermehrung ihrer Zellen ist leicht die interessante Tatsache festzustellen, daß alle Kernteilungsfiguren immer dicht an der inneren, dem Zentralkanal zugewandten Fläche des Nervenrohrs, zuweilen in überraschender Menge, liegen, eine Erscheinung, die auch bei der Entwicklung der Hirnblasen wiederkehrt. Nervenrohr und Epidermis haben also infolge der verschiedenen Bedingungen, unter welche sie beim Entwicklungsprozeß geraten sind, verschieden orientierte Zuwachsflächen zur Vermehrung ihrer Elementarteile erhalten.

Die Zellen des Nervenrohrs sondern sich frühzeitig in zwei verschiedene histologische Gruppen: 1. in Elemente, welche das Stützgerüst liefern: das den Zentralkanal (Fig. 301 *ck*) umhüllende Epithel und die Spongiosa (Spongioblasten von His), und 2. in Elemente, welche sich in Ganglienzellen und in Nervenfasern umwandeln (Neuroblasten, His). Bei dem letzteren Prozeß kommt es noch zu einer neuen Sonderung. Die an Zahl immer mehr zunehmenden Nervenfasern lagern sich nämlich der Zellenmasse von außen auf; sie sind bei ihrem ersten Auftreten marklos (Fig. 301 *ws* u. Fig. 326) und umgeben sich erst nachträglich teils früher, teils später mit einer Markhülle. Auf diese Weise entsteht eine zentral gelegene, die Ganglienzellen enthaltende, graue Substanz (*gs*) und eine ihr oberflächlich wie ein Mantel aufgelagerte, weiße Substanz (*ws*), an welcher dann wieder eine Einteilung in vordere, seitliche und hintere Rückenmarksstränge vorzunehmen ist.

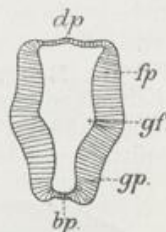


Fig. 300. Schematischer Durchschnitt durch die Anlage des Nervenrohrs zur Unterscheidung einzelner Regionen. Einteilung nach His. Schema nach FROEYER.

*bp* Bodenplatte, *dp* Deckplatte, *gp* Grundplatte, *fp* Flügelplatte, *gf* Grenzfurche.



Da die Boden- und die Deckplatte an der mächtigen Volumzunahme nicht beteiligt sind, wie sie auch keine Ganglienzellen bilden, so kommen sie immer mehr in die Tiefe, an den Grund einer vorderen und einer hinteren Längsfurche (Fig. 301) zu liegen. Schließlich setzt sich das ausgebildete Rückenmark aus zwei mächtigen Seitenhälften zusammen, die durch eine vordere und eine hintere, tiefe Längsspalte voneinander getrennt und nur in der Tiefe durch eine dünne Querbrücke, die Rückenmarkskommissur, verbunden werden. Da diese sich von der im Wachstum zurückgebliebenen Deck- und Schlußplatte ableitet, birgt sie in ihrer Mitte den ebenfalls klein gebliebenen Zentralkanal.

Anfangs nimmt das Rückenmark die ganze Länge des Rumpfes ein, beim Menschen bis zum 4. Monat der embryonalen Entwicklung. Es reicht daher zu der Zeit, wo sich das Achsenskelett in einzelne Wirbelabschnitte gegliedert hat, von dem ersten Hals- bis zum letzten Steißbeinwirbel herab. Das Ende des Rückenmarks beginnt aber keine Ganglienzellen und Nervenfasern zu bilden, sondern bleibt zeitlebens als ein dünnes, epitheliales Rohr erhalten. Es setzt sich von dem größeren, vorderen Abschnitt, der Nervenfasern und Ganglienzellen entwickelt hat, durch eine konisch verjüngte Stelle ab, die in der deskriptiven Anatomie als *Conus medullaris* beschrieben wird.

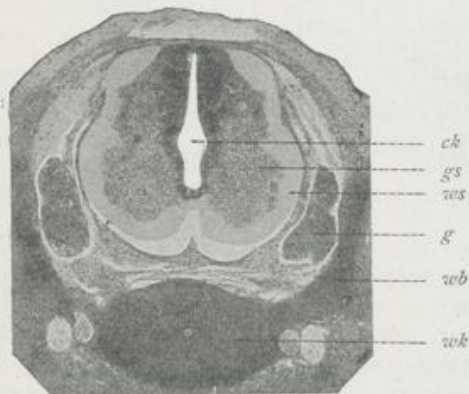


Fig. 301. Querschnitt durch Rückenmark und knorpelige Wirbelsäule eines menschlichen Embryo. Nach HERTWIG.

ck Zentralkanal, gs graue Substanz, ws weiße Substanz des Rückenmarks, g Spinalganglion mit hinterer Wurzel, wk Wirbelkörper mit Chordarest, wb Wirbelbogen.

kanal zu verlassen. Die Anordnung ändert sich beim Menschen vom 4. Monat an; von da ab bleibt das Rückenmark in seinem Wachstum hinter dem Wachstum der Wirbelsäule zurück und kann daher den Wirbelkanal nicht mehr ganz ausfüllen. Da es nun oben an der Medulla oblongata befestigt ist, und da diese mit dem Hirn in der Schädelkapsel festgehalten wird, so muß es in dem Wirbelkanal von unten nach oben emporsteigen. Im 6. Monat findet sich der *Conus medullaris* im Anfang des Sakralkanal, bei der Geburt in der Gegend des dritten Lendenwirbels und einige Jahre später am unteren Rande des ersten Lendenwirbels, wo er auch beim Erwachsenen endet.

Bei dem Heraufsteigen (dem *Ascensus medullae spinalis*) wird das letzte Ende des Rückenmarks, das dünne epitheliale Rohr, welches am Steißbein festgeheftet ist, in einen langen, dünnen Faden ausgezogen, der auch noch beim Erwachsenen als *Filum terminale internum* und *externum* bestehen bleibt. Der Faden zeigt am Anfang



eine kleine Höhlung, die von flimmernden Zylinderzellen umgeben wird und eine Fortsetzung vom Zentralkanal des Rückenmarks ist. Weiter nach abwärts setzt er sich dann in Form eines Bindegewebsstranges bis zum Steißbein fort.

Eine zweite Folge des Emporsteigens des Rückenmarks ist eine Änderung in der Verlaufsweise der Anfänge der peripheren Nervenstämmen. Da ihre Ursprünge zugleich mit dem Rückenmark im Wirbelkanal immer mehr kopfwärts zu liegen kommen, die Stellen aber, wo sie durch die Zwischenwirbellöcher austreten, sich nicht verändern, so müssen sie aus der queren in eine immer schrägere Verlaufsrichtung übergehen, um so mehr, je weiter unten sie den Wirbelkanal verlassen. In der Halsgegend ist ihr Verlauf noch ein querer, in der Brustgegend beginnt er mehr und mehr schräg zu werden und wird endlich in der Lendengegend und noch mehr in der Kreuzbeingegegend ein steil nach abwärts gerichteter. Hierdurch kommen die vom letzten Teil des Rückenmarks ausgehenden Nervenstämmen eine große Strecke weit in den Wirbelkanal zu liegen, ehe sie zu den zum Durchtritt dienenden Löchern im Kreuzbein gelangen; sie umfassen dabei den Conus medullaris und das Filum terminale und stellen die als Pferdeschweif oder *Cauda equina* bekannte Bildung dar.

Endlich erfährt das Rückenmark auch noch in seiner Form einige Veränderungen. Schon vom 3. und 4. Monat an wachsen die Stellen, an denen die peripheren Nerven zur vorderen und zur hinteren Extremität abgehen, und welche dem Hals- und Lendenmark angehören, stärker, indem in ihnen Ganglienzellen reichlicher zur Ausbildung kommen; sie werden als Hals- und Lendenanschwellung (*Intumescencia cervicalis und lumbalis*) unterschieden.

## 2. Die Entwicklung des Gehirns.

Die Ausgangsform für das Gehirn wie für das Rückenmark ist ein einfaches Rohr. Dasselbe erfährt frühzeitig, sogar schon ehe es überall geschlossen ist, durch größeres Wachstum einzelner Strecken und durch geringeres Wachstum anderer eine Gliederung; durch zwei Einschnürungen an seinen Seitenwandungen zerfällt es in die drei primären Hirnblasen (Fig. 304 P., M., R.), die durch weite Öffnungen miteinander in Verbindung bleiben und als Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen (*Prosencephalon, Mesencephalon, Rhombencephalon*) bezeichnet werden. An ihnen treten bald weitere Veränderungen ein, am frühzeitigsten am Vorderhirnbläschen. Seine seitlichen Wandungen wachsen rascher und stülpen sich nach außen zu den beiden Augenblasen hervor (Fig. 302 au), die nach einiger Zeit sich von ihrem Mutterboden bis auf dünne, hohle Verbindungsstiele\* (Fig. 303 au) abzuschneiden beginnen. Die Stiele bleiben, da die Abschnürung hauptsächlich von oben nach unten erfolgt ist, mit der Basis des Vorderhirnbläschens in Zusammenhang. Dann fängt auch die vordere Wand des Bläschens an, sich nach vorn auszubuchten und sich durch eine seitliche Furche, die von oben-hinten schräg nach unten-vorn verläuft, abzugrenzen (Fig. 303). Auf diese Weise wird das primäre Vorderhirnbläschen (*Prosencephalon*) noch in zwei weitere Abteilungen zerlegt: in die Anlagen für das Großhirn (*gh*) *Telencephalon*, Endhirn) und für das Zwischenhirn (*zh*) (*Diencephalon, Thalamencephalon*), mit dessen Basis die beiden Sehnerven verbunden bleiben.

spätere Sehnerven



Die Großhirnanlage beginnt bald durch ein sehr rasches Wachstum alle übrigen Teile des Gehirns an Größe zu überflügeln. Dabei wird sie noch in eine linke und eine rechte Hälfte zerlegt. Es wächst nämlich von dem das Nervenrohr einhüllenden Bindegewebe ein Fortsatz: die spätere große Hirnsichel (Falx cerebri), in der Medianebene von vorn und oben der Großhirnanlage entgegen und stülpt ihre obere Wand nach abwärts tief ein. Die beiden so entstandenen, an der Basis verbundenen Hälften (Fig. 306 hms) zeigen eine mehr flache mediane und eine konvexe äußere Fläche und heißen die beiden Hemisphärenbläschen, da sie die Grundlagen für die beiden Großhirnhemisphären abgeben. Am dritten Hirnbläschen, welches auf frühen Embryonalstadien den längsten Abschnitt des ganzen Hirnrohrs darstellt und, allmählich sich verjüngend, in das Rückenmarksröhr übergeht, erfährt

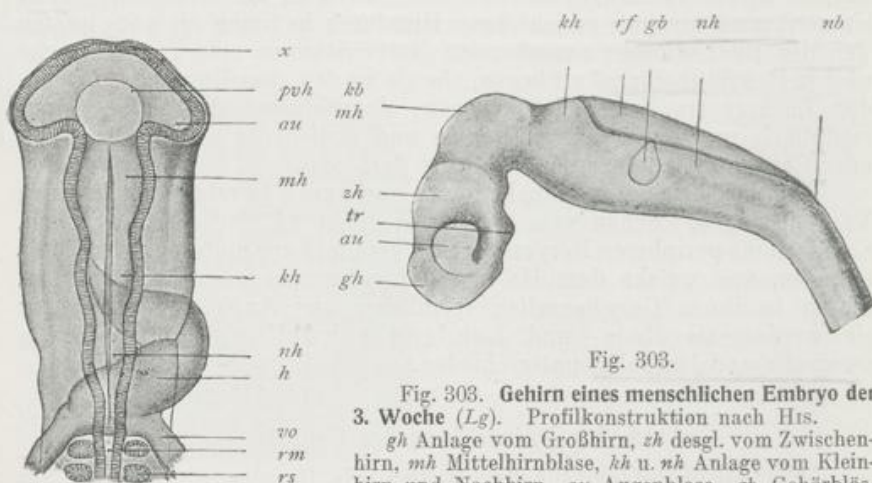


Fig. 302.

Fig. 303.

Fig. 302. Kopf eines 58 Stunden bebrüteten Hühner-Embryo in der Rückenlage bei durchfallendem Licht. 40fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

x Vordere Wand des primären Vorderhirnbläschens, welche sich später zum Großhirn ausstülpt, pvh primäres Vorderhirnbläschen, au Augenblase, mh Mittelhirnbläschen, kh Kleinhirnanlage, nh Nachhirn, h Herz, vo Vena omphalo-mesenterica, rm Rückenmark, rs Rückensegment.

Fig. 303. Gehirn eines menschlichen Embryo der 3. Woche (Lg). Profilkonstruktion nach HIS.

gh Anlage vom Großhirn, zh desgl. vom Zwischenhirn, mh Mittelhirnblase, kh u. nh Anlage vom Kleinhirn und Nachhirn, au Augenblase, gb Gehörbläschen, tr Trichter (Infundibulum), rf Rautenfeld, nb Nackenbeuge, kb Kopfbeuge.

die obere Wand in großer Ausdehnung eine erhebliche Verdünnung (Fig. 303 rf) mit Ausnahme eines kleinen Bezirks (kh) unmittelbar hinter der Einschnürung, durch welche es vom Mittelhirnbläschen (Mesencephalon, mh) abgegrenzt wird. Dadurch ist es möglich, auch hier schon die Anlagen für zwei später scharf gesonderte Hirnabschnitte zu unterscheiden: 1. die Anlage für das Kleinhirn (Metencephalon, Hinterhirn, Fig. 303 kh), und 2. die Anlage für das verlängerte Mark (Myelencephalon, Nachhirn, nh).

Über die Sonderungen des embryonalen Hirnrohrs der Wirbeltiere in drei und darauf in fünf Abschnitte hat KUPFFER im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre zwei lehrreiche Schemata gegeben (Fig. 304 u. 305), an welchen man sich über die oben besprochenen Verhältnisse sowie über die gleich zu beschreibenden Krümmungen des Hirnrohrs noch weiter unterrichten möge.



Die einzelnen durch Einschnürung und Ausstülpung sowie durch ungleiche Verdickung der Wandungen hervorgerufenen Abschnitte des Hirnrohrs setzen sich in der Folgezeit noch schärfer voneinander ab, indem sie ihre Lage verändern. Anfangs lagern die drei Hirnbläschen, wenn die Einschnürungen an ihnen eben entstanden sind, in einer geraden Linie hintereinander (Fig. 134) über der Chorda dorsalis, welche aber nur bis zum vorderen Ende des Mittelhirnbläschens reicht und hier zugespitzt aufhört. Später, und zwar von dem Augenblick an, wo sich die Augenblasen abzuschnüren beginnen, verstellen sich die 3 Hirnbläschen so, daß die sie verbindende Längsachse starke, charakteristische Krümmungen er-

fährt, welche als Kopf-, Brücken- und Nackenbeuge unterschieden werden (Fig. 303 kb, nb, Fig. 305). Die Ursache für die Entstehung der Krümmungen, die für die Hirnanatomie gleichfalls von grundlegender Bedeutung sind, ist wohl in erster Linie in einem stärkeren

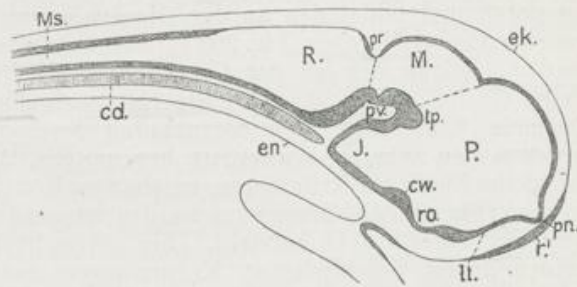
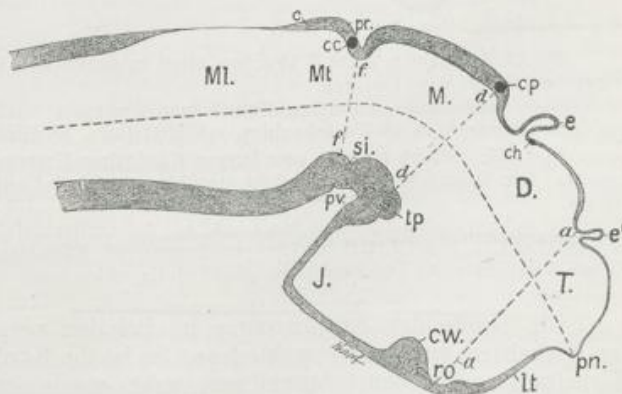


Fig. 304. Schema von der Dreigliederung des Nervenrohrs. Nach KUPFFER.

P. Prosencephalon, M. Mesencephalon, R. Rhombencephalon, pn. Processus neuroporicus, lt. Lamina terminalis, ro. Recessus opticus, J. Infundibulum, tp. Tuberculum posterius, pv. Plica encephali ventralis, pr. Plica rhombo-mesencephalica, Ms. Medulla spinalis, r. unpaare Riechplakode.

Fig. 305. Schema von dem fünfgliedrigen Stadium des Nervenrohrs. Nach KUPFFER.

T. Telencephalon, D. Diencephalon, M. Mesencephalon, Mt. Metencephalon, MI. Myelencephalon, e' Paraphysis, e Epiphysis, c Cerebellum, si. Sulcus intraencephalicus posterior, ch Commissura habenu-laris, cp Commissura posterior, cc. Commissura cerebellaris, aa. Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon, dd. Grenze zwischen Diencephalon und Mesencephalon, ff. Grenze zwischen Mesencephalon und Metencephalon. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 304.



Längenwachstum zu suchen, durch welches sich das Hirnrohr namentlich in seiner dorsalen Wand vor den umgebenden Teilen auszeichnet. Wie His durch Messungen festgestellt hat, nimmt die Gehirnanlage um mehr als das Doppelte an Länge zu, während das Rückenmark sich nur um den sechsten Teil seiner Länge vergrößert.



Die Kopfbeuge (Fig. 303 *kb*, Fig. 304, 305) entwickelt sich am frühzeitigsten. Der Vorderhirnboden senkt sich ein wenig nach abwärts, um das vordere Ende der Chorda dorsalis (Fig. 199 *ch*) herum und bildet zuerst einen rechten, später sogar einen spitzen Winkel (Fig. 303 u. 316) mit dem dahinter gelegenen Teil der Hirnbasis. Infolgedessen kommt jetzt das Mittelhirnbläschen (Fig. 303 *mh*, 305 *M* u. 307 *mh*) am höchsten zu liegen und bildet den an der Oberfläche des Embryo weit hervorragenden Scheitelhöcker (Fig. 203 *s*). Weniger bedeutend ist die Nackenbeuge, welche sich an der Grenze zwischen Nachhirn und Rückenmark einstellt (Fig. 303 *nb*). Sie ruft auch eine nach außen hervortretende Krümmung, den sogenannten Nackenhöcker, bei den Embryonen der höheren Wirbeltiere hervor (Fig. 303). Sehr hochgradig ist wieder die dritte Krümmung, welche von KÖLLIKER als die Brückenbeuge (Fig. 307 *bb*) bezeichnet worden ist, weil sie in der Gegend der späteren Varolsbrücke entsteht. Sie unterscheidet sich auch von den beiden zuerst beschriebenen Krümmungen dadurch, daß ihre Konvexität nicht nach dem Rücken des Embryo, sondern nach der ventralen Seite zu gerichtet ist. Sie bildet sich zwischen dem Boden der Kleinhirnanlage und des verlängerten Markes aus und stellt einen ventralwärts weit hervorragenden Wulst dar, an welchem sich später die queren Fasern der Varolsbrücke anlegen.

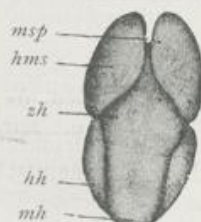


Fig. 306.



Fig. 307.

Fig. 306. Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryo, vom Scheitel betrachtet. Nach MIHALKOVICS.

*msp* Mantelspalte, in deren Grund man die embryonale Schlußplatte sieht, *hms* linke Hemisphäre, *zh* Zwischenhirn, *mh* Mittelhirn, *hh* Hinter- und Nachhirn.

Fig. 307. Gehirn eines 16 mm langen Kaninchen-Embryo in der linken Seitenansicht. Die äußere Wand des linken Großhirnmantels ist entfernt. Nach MIHALKOVICS.

*sn* Sehnerv, *ML* MOXROSCHES LOCH, *agf* Adergeflechtfalte, *amf* Ammons-falte, *zh* Zwischenhirn, *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge), *kh* Kleinhirn, *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels, *bb* Brückenbeuge, *mo* Medulla oblongata.

Die Größe der Krümmungen ist bei den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere eine sehr verschiedene. So ist die Kopfbeuge bei niederen Wirbeltieren (Fischen, Amphibien) sehr wenig ausgesprochen, viel stärker dagegen bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren; namentlich aber sind beim Menschen, welcher das voluminöseste Gehirn besitzt, alle Krümmungen in sehr hohem Grade ausgeprägt.

Die drei Hirnblasen geben die Grundlage für eine naturgemäße Einteilung des Gehirns ab; denn wie das Studium der weiteren Entwicklung lehrt, entstehen aus dem Nachhirnbläschen die Medulla oblongata, der Wurm, die Kleinhirnhemisphären und die Varolsbrücke; aus dem Mittelhirnbläschen die Hirnschenkel und Vierhügel; aus dem primären Vorderhirnbläschen endlich das Zwischenhirn mit dem Trichter, der Zirbel, den Sehhügeln sowie die beiden Großhirnhemisphären.



Die Hohlräume des primären Hirnrohrs werden zu den Ventrikeln des Gehirns. Aus dem Hohlraum des dritten Bläschens leitet sich der vierte Ventrikel oder die Rautengrube ab, aus dem Hohlraum des Mittelhirnbläschens der Aqueductus Sylvii, aus dem Hohlraum des Vorderhirnbläschens der dritte Ventrikel und die beiden Seitenventrikel, die auch als erster und zweiter Ventrikel bezeichnet werden.

Bei allen Umwandlungen des Hirnrohrs greifen histologische und morphologische Sonderungen auf das mannigfachste ineinander. In histologischer Hinsicht ist zu erwähnen, daß ursprünglich die Wände der Bläschen in gleicher Weise wie das Medullarrohr aus dicht gedrängten spindelförmigen Zellen bestehen, die sich nach und nach in zwei Richtungen differenzieren. An einigen Stellen behalten die Zellen ihren epithelialen Charakter bei und liefern: 1. an der Decke des Zwischen- und Nachhirns den epithelialen Überzug der Adergeflechte, 2. das die Ventrikel des Hirns auskleidende Ependym, 3. follikelartige Gebilde, wie die Zirbel (Fig. 313). Am größten Teil der Wandung vermehren sich die Zellen in außerordentlichem Maße und wandeln sich zu kleineren und größeren Lagern von Ganglienzellen und Nervenfasern um. Die Verteilung der so entstehenden grauen und weißen Substanz zeigt an den Hirnblasen nicht mehr das gleichförmige Verhalten wie am Rückenmark. Eine Übereinstimmung gibt sich nur darin kund, daß sich in jedem Hirnteil graue Kerne finden, die, wie die vorderen und die hinteren grauen Rückenmarkssäulen, von einem Mantel weißer Substanz umhüllt werden. Dazu gesellen sich an den zwei zur größten Entfaltung gelangten Gehirnteilen graue, ganglienzellenhaltige Schichten, die einen Überzug, die graue Rinde des Groß- und Kleinhirns, liefern. Hierdurch wird an einzelnen Hirnpartien die weiße Substanz zum Markkern, die graue zur Rinde, ein Verhältnis, in welchem sich ein wichtiger Unterschied vom Aufbau des Rückenmarks ausspricht.

Die morphologische Sonderung des Gehirns beruht auf dem sehr ungleichen Wachstum sowohl der einzelnen drei Blasen als auch verschiedener Strecken ihrer Wandung: z. B. bleiben hinter der übermächtigen Entfaltung der Hemisphärenbläschen, die zum Großhirn werden, die übrigen Abschnitte weit zurück und machen im Vergleich zu ihnen nur einen kleinen Bruchteil der gesamten Hirnmasse aus (Fig. 308 u. 310). Sie werden als Hirnstamm zusammengefaßt, im Gegensatz zu den Hemisphärenbläschen, die, ins Großhirn sich umbildend, gleichsam einen Mantel liefern, welcher die anderen Bläschen von oben und von der Seite ganz bedeckt und nur die Hirnbasis freiläßt.

Das ungleiche Wachstum der Hirnwandungen äußert sich ferner in dem Auftreten verdickter und verdünnter Stellen, in der Ausbildung besonderer Nervenstränge (Pedunculi cerebri, cerebelli usw.) und in der Ausbildung größerer und kleinerer Lager von Ganglienzellen (Thalamus opticus, Corpus striatum). Hierbei tritt uns auch das im V. Kapitel ausführlich besprochene Prinzip der Faltenbildung wieder in eigenartiger Weise entgegen, und zwar an den Großhirn- und Kleinhirnhemisphären mit Einschluß des Wurms. Es sind dies gerade die beiden Hirnteile, die an ihrer Oberfläche mit grauer Rinde überzogen sind. Wie man aus einer großen Reihe von Erscheinungen schließt, hängt die Leistungsfähigkeit des Groß- und Kleinhirns mit der Ausdehnung der grauen Rinde und der in ihr regelmäßig angeordneten Ganglienzellen zusammen. Hieraus erklärt sich die sehr bedeutende



Oberflächenvergrößerung, welche am Groß- und Kleinhirn des Menschen durch verschiedenartige Faltenbildung herbeigeführt wird. Am Großhirn erheben sich vom Marklager der Hemisphären (Centrum semi-ovale) breite Leisten (Gyri), welche, in mäandrischen Windungen verlaufend, das charakteristische Relief der Oberfläche erzeugen (Fig. 322). Am Kleinhirn sind die zahlreichen, vom Markkern ausgehenden Leisten

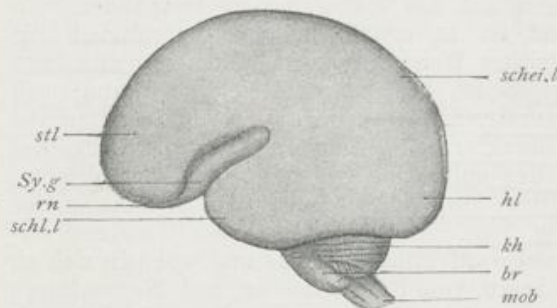


Fig. 308. Seitliche Ansicht vom Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des 5. Monats. Natürl. Größe. Nach MIHALKOVICS.

stl Stirnlappen, schei.l Scheitellappen, hl Hinterhauptslappen, schl.l Schläfenlappen, Sy.g SYLVISCHE Grube, rn Riechnerv, kh Kleinhirn, br Brücke, mob Medulla oblongata.

schmal, parallel zueinander angeordnet und mit kleineren Nebenleisten zweiter und dritter Ordnung besetzt, so daß ihr Querschnitt baumförmige Figuren ergibt (Arbor vitae).

Wenn wir nach diesen Vorbemerkungen die Umbildungen der drei Bläschen in das Auge fassen, so wollen wir an jedem, wie es MIHALKOVICS in seiner Monographie der Gehirnentwicklung durchgeführt hat, vier Abschnitte als Boden,

Decke und Seitenteile unterscheiden und mit dem letzten Bläschen beginnen, da es sich in seinem Bau am meisten an das Rückenmark anschließt. Behufs genauer Abgrenzungen kann man noch außerdem an den Seitenwandungen in derselben Weise wie am Rückenmark eine dorsale und eine ventrale Längszone (HIS, S. MINOT) unterscheiden.

#### 1. Umwandlung des primären Hinterhirnbläschens (Rhombencephalon).

Das Hinterhirnbläschen zeigt am Anfang seiner Entwicklung (beim Hühner-Embryo am 2. und 3. Tage) sehr regelmäßige und recht charakteristische Einfaltungen seiner Seitenwandungen und wird durch sie vorübergehend in mehrere kleine, hintereinander gelegene Abteilungen geschieden. In ihnen erblicken manche Forscher eine Segmentierung des Hirnrohrs, die zum Austritt gewisser Hirnnerven in Beziehung stehe und für die Frage nach der Segmentierung des gesamten Kopfabschnittes wichtig sei. Auffallend ist allerdings die große Regelmäßigkeit, mit welcher solche Falten, wie es scheint, auf einer bestimmten Periode der Hirnentwicklung in allen Klassen der Wirbeltiere gebildet werden. Schön ausgeprägt sind sie in den Fig. 309 u. 340 zu sehen. Die eine ist (Fig. 309) ein Frontalschnitt durch das Hinterhirnbläschen von einem Hühnerembryo, die andere (Fig. 340) von einem sehr jungen menschlichen Embryo. Die nach dem vierten Ventrikel gekehrte innere Kontur der Hirnwand zeigt fünf Ausbuchtungen, die kleine Abschnitte einer Kreislinie darstellen und durch scharf vorspringende Kämme (k) gegeneinander abgesetzt sind. Der zwischen zwei Kämmen gelegene Abschnitt der Hirnwand wird jetzt gewöhnlich mit einem von ORR eingeführten Namen als Neuromer bezeichnet.

Neuromer  
des Hinterhirns



An der äußeren Oberfläche sind die Neuromeren nur wenig gegeneinander abgegrenzt durch seichte Furchen (*f*) in der Gegend, wo sich nach innen die Kämme erheben. Auch in der Hirnwand selbst macht sich eine Abgrenzung bemerkbar in der Form von feinen, hellen Linien, die, von den äußeren Furchen ausgehend, sich oft bis in die Nähe der inneren Kanten verfolgen lassen und wohl dadurch hervorgerufen sind, daß hier die ovalen, dicht gedrängten und überhaupt in jedem Segment angeordneten Zellenkerne fehlen. Die Segmentierung (Neuromerie) ist auf die Seitenwandungen beschränkt, an der Decke und dem Boden fehlt sie.

Aus dem primären Hinterhirnbläschen sondern sich im Laufe der Entwicklung das verlängerte Mark und das Kleinhirn mit der Brücke.

Das verlängerte Mark (Myelencephalon, Fig. 305 *Ml*) entwickelt sich aus dem hinteren, längeren Abschnitt des Hinterhirnbläschens. Frühzeitig treten hier Boden und Seitenwandungen in einen Gegensatz zur Decke (Fig. 310 u. 311); denn sie verdicken sich beträchtlich durch Anbildung von Nervensubstanz und sondern sich (beim Menschen im 3.–6. Monat) jederseits in äußerlich erkennbare, weil durch Furchen geschiedene Stränge, welche mit gewissen Modifikationen die Fortsetzung der bekannten drei Stränge des Rückenmarks sind. Die Decke des Bläschens (Fig. 303 *rj* und 312 *Dp*) erzeugt dagegen keine Nervensubstanz, behält ihre epitheliale Struktur bei, verdünnt sich noch mehr und stellt beim Erwachsenen eine einfache Lage platter Zellen dar. Diese bildet den einfachen Verschuß des von oben nach unten plattgedrückten Hohlraums des Nachhirnbläschens, des vierten Ventrikels oder der Rautengrube. Sie legt sich an die untere Fläche der weichen Hirnhaut fest an und erzeugt mit ihr das hintere Adergeflecht (Tela chorioidea inferior). Der Name Adergeflecht ist gewählt worden, weil die weiche Hirnhaut in dieser Gegend sehr blutgefäßreich wird und mit zwei Reihen verästelter Zotten in den Hohlraum des Nachhirnbläschens hineinwuchert, immer die dünne Epitheldecke vor sich hertreibend und einfaltend. Seitlich geht die Deckplatte oder das Epithel des Adergeflechtes in die zu Nervenmassen umgewandelten Teile der Hirnbläschen über. Der Übergang wird durch dünne Lamellen weißer Nervensubstanz vermittelt, welche den Rand der Rautengrube als Obex, Tænia, hinteres Marksegel und Flockenstiel umsäumen. Wenn man mit

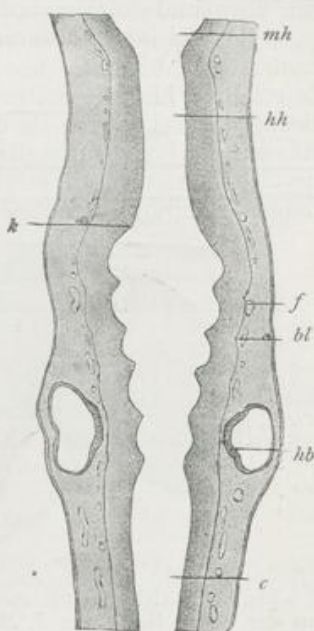


Fig. 309. Frontalschnitt durch den hinteren Teil des Hirnrohrs eines jungen Hühner-Embryo. Nach HERTWIG.

*mh* Hohlraum des Mittelhirnbläschens, *hh* vorderer engerer Abschnitt der Höhlung des Hinterhirnbläschens, das in seinem dahinter gelegenen weiteren Abschnitt die Neuromerie zeigt, *k* Kante, durch welche ein Neuomer vom anderen an der inneren Oberfläche abgegrenzt wird, *f* Grenzfurche der Neuomeren an der Außenfläche und davon ausgehende helle Linie, *hb* Hörbläschen, *bl* Blutgefäße, *c* Übergang des vierten Ventrikels in den Zentralkanal des Rückenmarks.

*Tela chorioidea des IV Ventrikels*

*-Segel*



der weichen Hirnhaut auch das hintere Adergeflecht von dem verlängerten Mark abzieht, so wird natürlich die daran haftende Epitheldecke des vierten Ventrikels mitentfernt, und es entsteht der hintere Hirnschlitz älterer Autoren, durch welchen man in das Hohlraumssystem von Hirn und Rückenmark eindringen kann.

Das **Kleinhirn** (Metencephalon) sondert sich aus dem kleineren vordersten Abschnitt des Hinterhirnbläschens (Fig. 303 *kh*, 305 *Mt*). Es erfahren hier die Seitenwandungen eine ganz außerordentliche Verdickung; dabei rücken sie dorsal und ventral dicht zusammen und verdrängen die Boden- und die Deckplatte vollständig. Sie liefern so einen aus Nervelementen gebildeten dicken Substanzring, welcher einen kleinen Hohlraum umschließt, der zum vorderen Teil der Rautengrube

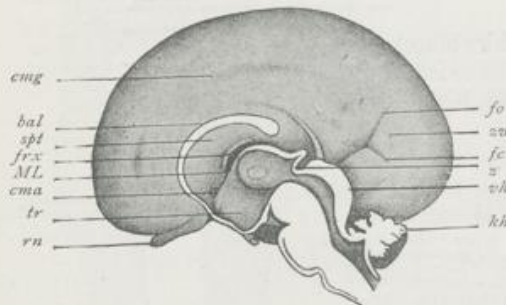


Fig. 310. Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des 5. Monats, in der Medianebene halbiert. Ansicht der rechten Innenhälfte. Natürl. Größe. Nach MIHALKOVICS.

rn Riechnerv, tr Trichter des Zwischenhirns, cma Commissura anterior, ML MONROESches Loch, frx Fornix, Gewölbe, spl Septum pellucidum, durchsichtige Scheidewand, bal Balken (Corpus callosum), welcher nach abwärts am Balkenknie in die embryonale Schlußplatte übergeht, cmg Sulcus calloso-marginalis, fo Fissura occipitalis, zw Zwickel (Cuneus), fc Fissura calcarina, z Zirkel, vh Vierhügel, kh Kleinhirn.

durch Einsenkung der Gefäßhaut vier tiefe Querfurchen (Fig. 311) und setzt sich so als Wurm gegen die noch glatt erscheinenden Seitenteile (*kh*) ab. Diese eilen von jetzt ab im Wachstum dem Mittelteil voraus, wölben sich als zwei Halbkugeln zu beiden Seiten hervor, und werden, indem sie vom 4. Monat an Querfurchen erhalten, zu den voluminösen Kleinhirnhemisphären. Wo Wurm und Hemisphären in die Deckenteile des verlängerten Marks und des Mittelhirnbläschens übergehen, wird nur wenig Nervensubstanz ausgebildet, und so entstehen dünne Markblättchen, welche einerseits zum hinteren Adergeflecht, andererseits zur Vierhügelplatte (*vh*) den Übergang vermitteln, das hintere und das vordere Marksegel.

## 2. Umwandlung des Mittelhirnbläschens (Mesencephalon).

Das Mittelhirnbläschen (Fig. 312, 313 *mh*, 314 u. 315 *M*, 310, 311 *vh*) ist der konservativste Abschnitt des embryonalen Nervenrohrs, der sich am wenigsten verändert; es läßt beim Menschen nur einen kleinen Hirnteil aus sich hervorgehen. Seine Wandungen

wird (Fig. 311, 312). Das Kleinhirn entwickelt sich demnach (SCHAPER) aus einer bilateral-symmetrischen Anlage. Der Boden des Substanzringes liefert die Brücke (Fig. 312 *bb*), deren Querfaserung im 4. Monat deutlich wird. Namentlich aber wuchert die obere Hälfte des Ringes in ganz außerordentlichem Maße und verleiht dem Kleinhirn sein eigenartiges Gepräge. Zuerst stellt sie einen dicken, quergelagerten Wulst dar (Fig. 311, 312 *kh*), der nach hinten die verdünnte Decke des verlängerten Marks überragt. Im 3. Monat erhält der mittlere Teil des Wulstes



verdicken sich ziemlich gleichmäßig um den Hohlraum, der eng und zur SYLVISCHEN Wasserleitung wird. Der Boden mit der unteren Hälfte der Seitenwandung (Grundplatte von Hrs) liefert die Hirnstiele und die Substantia perforata posterior. Die Deckplatte nebst der oberen Hälfte der Seitenwandungen (Flügelplatte von Hrs, Fig. 311 *vh*) wird zu den Vierhügeln; im 3. Monat erscheint eine Medianfurche und im 5. eine sie

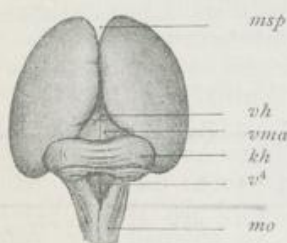


Fig. 311.

Fig. 311. Gehirn eines menschlichen Embryo aus der zweiten Hälfte des 3. Monats, von hinten betrachtet. Natürl. Größe. Nach MIHALKOVICS.

*msp* Mantelspalte, *vh* Vierhügel, *vma* Velum medullare anterius, *kh* Kleinhirnhemisphären, *v4* vierter Ventrikel (Rautengrube), *mo* Medulla oblongata.

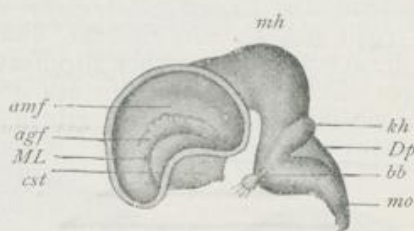


Fig. 312.

Fig. 312. Gehirn eines 5 cm langen Rinds-Embryo in seitlicher Ansicht. Die seitliche Wand des Hemisphärenmantels ist abgetragen. Vergrößerung  $\frac{3}{4}$ . Nach MIHALKOVICS.

*cst* Streifenhügel, *ML* MONROSCHES Loch, *agf* Adergeflechtfalte (Plexus chorioideus lateralis), *amf* Ammonsfalte, *kh* Kleinhirn, *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels, *bb* Brückenbeuge, *mo* Medulla oblongata, *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge).

rechtwinklig kreuzende Querfurche. — Während am Beginn der Entwicklung das Mittelhirnbläschen (Fig. 303 u. 312 *mh*) infolge der Krümmungen des Nervenrohrs die höchste Stelle einnimmt und am Kopf den Scheitelhöcker (Fig. 203 *s*) hervorruft, wird es später von oben her von den anderen voluminöser werdenden Hirnteilen, vom Kleinhirn und Großhirn, überwachsen und in die Tiefe an die Basis des Gehirns gedrängt (vgl. Fig. 303 *mh* mit Fig. 310 *vh*)

### 3. Umwandlung des primären Vorderhirnbläschens (Prosencephalon).

Infolge von Metamorphosen, die schon früh einsetzen und auf S. 293 bereits ihre Darstellung gefunden haben, sondert sich das primäre Vorderhirnbläschen in die Augenblasen, deren Entwicklung in einem besonderen Abschnitt später verfolgt werden wird, und in die Anlagen für das Zwischenhirn und das Großhirn.

Das Zwischenhirn (Diencephalon, Fig. 305 *D*) entwickelt sich aus dem Abschnitt des Vorderhirnbläschens, aus dessen Seitenwandungen sich die Augenblasen ausgestülpt haben. Wie das Mittelhirnbläschen wird es nur zu einem verhältnismäßig kleinen Hirnteil, geht aber eine Reihe interessanter Veränderungen ein, da zwei Anhänge von rätselhafter Bedeutung, die Zirbeldrüse oder Epiphyse und die Hypophyse, an ihm zur Entwicklung kommen. (Wegen der Paraphyse vergleiche man HERTWIGS Lehrbuch d. Entwicklungsgesch., IX. Aufl., S. 560.)

Am Zwischenhirn wird ebenfalls eine beträchtliche Menge von Nervensubstanz nur an den Seitenwandungen gebildet, die sich dadurch zu den Sehhügeln mit ihren Ganglienlagern verdicken. Zwischen



ihnen erhält sich der Hohlraum des Bläschens als enge, senkrechte Spalte, bekannt als dritter Ventrikel; er ist mit der Rautengrube durch die Sylvische Wasserleitung verbunden. Der Bödenteil bleibt dünn und wird frühzeitig nach unten ausgestülpt; er gewinnt so die Form eines kurzen Trichters (Infundibulum, Fig. 305 J, 303 u. 310 tr), mit dessen Spitze sich die gleich näher zu beschreibende Hypophyse verbindet.

Die Decke zeigt in ihrer Umbildung (Fig. 310) mit dem entsprechenden Teile des Hinterhirnbläschens eine auffällige Übereinstimmung. Sie erhält sich als eine einfache, dünne Epithelschicht, verbindet sich mit der gefäßreichen, weichen Hirnhaut, die wieder zottenförmige Wucherungen mit Gefäßschlingen in den dritten Ventrikel hineinsendet, und stellt mit ihr zusammen das vordere Adergeflecht (Tela chorioidea anterior oder superior) dar. Wenn man beim Abziehen der weichen

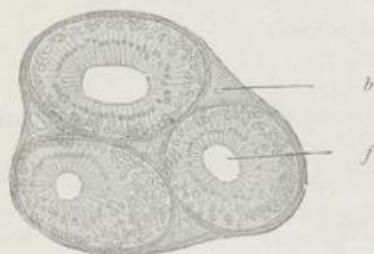


Fig. 313. Schnitt durch die Zirbel des Truthahns. 180-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

f Follikel der Zirbel mit ihren Höhlungen, b Bindegewebe mit Blutgefäßen.

Hirnhaut auch das Adergeflecht entfernt, wird der dritte Ventrikel eröffnet; es entsteht der vordere große Hirnschlitz, durch welchen man, wie durch die gleichnamige Bildung am verlängerten Mark, in die Hohlräume des Gehirns eindringen kann. Die Übereinstimmung mit dem verlängerten Mark spricht sich noch in einem weiteren Punkte aus. Wie an diesem sich die Ränder der Deckplatte zu dünnen Markstreifen entwickeln, durch deren Vermittlung der Ansatz an der Seite der Rautengrube erfolgt, so befestigt sich auch hier das Epithel des Adergeflechtes auf der Oberfläche der

Sehhügel vermittels dünner, aus markhaltigen Nervenfasern bestehender Streifen (Taeniae thalami optici). *Taeniae thalami optici*

Aus dem hintersten Teil der Deckplatte des Zwischenhirnbläschens nimmt endlich sehr frühzeitig, beim Menschen im Laufe des 2. Monats, die Zirbeldrüse (Glandula pinealis s. Conarium) ihren Ursprung, ein eigentümliches Gebilde, das bei keinem Wirbeltiere, den Amphioxus lanceolatus ausgenommen, vermißt wird. Am Übergang in die Decke des Mittelhirns (Lamina quadrigemina) entsteht eine Ausstülpung (Fig. 305 e, 310 z), welche die Form eines Handschuhfingers besitzt, der Processus pinealis oder Zirbelfortsatz; seine Spitze ist anfänglich nach vorn, später nach hinten gerichtet. In seinen weiteren Umbildungen zeigen sich, soweit unsere heutigen Kenntnisse reichen, nicht unerhebliche Verschiedenheiten. Bei den Vögeln und Säugetieren geht der Zirbelfortsatz Umwandlungen ein, welche ein Organ von drüsiger, follikulärer Struktur entstehen lassen. Bei den Vögeln treibt er an seiner Oberfläche in einem bestimmten Stadium in das umgebende, mit Blutgefäßen reich versehene Bindegewebe mehrere Epithelstränge hinein, die sich weiter durch Sprossung vermehren und schließlich in zahlreiche, kleine Follikel zerfallen (Fig. 313 f). Diese bestehen aus mehreren Lagen von Zellen, zu äußerst aus kleinen, rundlichen, zu innerst aus zylindrischen, flimmernden Zellen. Der Anfangsteil des Zirbelfortsatzes wird von der follikulären Umbildung nicht mitbetroffen und erhält sich als eine trichterförmige Aussackung an der Decke des Zwischen-



hirns; mit seinem oberen Ende sind die einzelnen, vom Mutterboden abgeschnürten, follikulären Bläschen durch Bindegewebe verbunden. Bei den Säugetieren findet die Entwicklung in ähnlicher Weise wie beim Hühner-Embryo statt; es entstehen auch Follikel, die zuerst eine kleine Höhlung einschließen, später aber solid werden. Sie sind dann ganz von kugeligen Zellen ausgefüllt, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit Lymphkörperchen besitzen. Beim Erwachsenen kommt es im Innern der einzelnen Follikel zur Abscheidung von Konkrementen, dem Hirnsand (Acervulus cerebri).

Zu einem außerordentlich merkwürdigen Organ hat sich der Processus pinealis bei mehreren Arten von Reptilien entwickelt; schon bei seiner ersten Anlage ist er zu einem Schlauch von bedeutender Länge

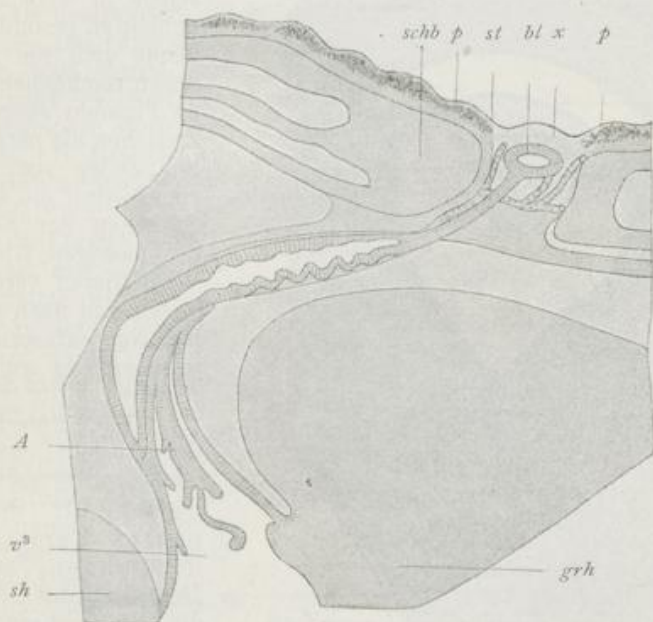


Fig. 314. Schematischer Längsschnitt durch das Gehirn von *Chamaeleo vulgaris* mit der Zirbel, die in drei Abschnitte, einen blasenartigen, strangartigen und schlauchartigen, gesondert ist. Nach B. SPENCER.

*schb* Scheitelbein mit dem Foramen parietale, *p* Pigment der Haut, *st* strang-artiger, mittlerer Abschnitt der Zirbel, *bl* blasenartiger Endabschnitt der Zirbel, *x* durchsichtige Stelle der Haut, *grh* Großhirn, *sh* Sehhügel, *v<sup>3</sup>* dritter Ventrikel, der sich nach oben in den schlauchartigen Anfangsteil (*A*) der Zirbel fortsetzt.

(Fig. 314) ausgewachsen, welcher durch eine im Scheitelbein (*schb*) gelegene Öffnung, das Foramen parietale, durch die Schädeldecke nach außen tritt und sich mit seinem blasenartig erweiterten Ende (*bl*) weitab vom Zwischenhirn unter die Epidermis einbettet. Hier läßt sich seine Lage am Kopf des lebenden Tieres leicht daran erkennen, daß die Hornschuppen (*x*) eine besondere Form zeigen und vor allen Dingen pigmentfrei und durchsichtig sind. — Bei den meisten Reptilien bleibt die Zirbel ein kleines, von flimmernden Zylinderzellen ausgekleidetes Bläschen, das durch einen langen, hohlen Stiel mit der Decke des Zwischenhirns verbunden ist; in anderen Fällen aber, bei *Hatteria*, *Monitor*, bei der Blindschleiche und der Eidechse, geht der blasenartige Endteil der Zirbel eine auffallende Umbildung ein, durch welche er mit dem Auge mancher



wirbellosen Tiere eine gewisse Ähnlichkeit erhält. Bei *Hatteria* (Fig. 315) z. B. ist derjenige Abschnitt der Blasenwand, welcher der Körperoberfläche am nächsten liegt, zu einem linsenartigen Körper (*l*), der gegenüber befindliche, in den faserigen Strang (*st*) übergehende Wandteil dagegen zu einer retinaähnlichen Bildung (*r*) umgestaltet worden. Die Linse (*l*) ist dadurch entstanden, daß sich an der vorderen Wand der Blase die Epithelzellen zu Zylinderzellen und einkernigen Fasern verlängert und dabei einen mit konvexer Fläche in die Höhle der Blase vorspringen-

den Hügel hervorgerufen haben. Am hinteren Abschnitt sind die Epithelzellen in verschiedenen Schichten gesondert, von denen sich die innerste durch reichlichen Gehalt an Pigment auszeichnet. Zwischen die pigmentierten Zellen sind andere eingebettet, die sich den Stäbchen der Sehzellen des paarigen Auges bei Wirbeltieren vergleichen lassen und nach abwärts mit Nervenfasern in Zusammenhang zu stehen scheinen.

Viele Forscher sind der Ansicht, daß wir die Zirbel in diesen Fällen als ein unpaares Parietalaug bezeichnet müssen. Denn daß das Organ für die Wahrnehmung von Licht eingerichtet ist, erscheint nicht unwahrscheinlich, wenn man in Betracht zieht, daß an der Stelle des Schädels, wo das Foramen parietale liegt, infolge der Durchsichtigkeit der Hornschüppchen Lichtstrahlen



Fig. 315. Längsschnitt durch die Bindegewebetskapsel mit dem Pinealauge von *Hatteria punctata*. Schwach vergrößert. Nach BALDWIN SPENCER. Der vordere Teil der Kapsel füllt das Scheitelloch (Foramen parietale) aus.

*K* bindegewebige Kapsel, *l* Linse, *h* mit Flüssigkeit gefüllte Höhle des Auges, *r* retinaähnlicher Teil der Augenblase, *M* Molekularschicht der Retina, *g* Blutgefäße, *x* Zellen im Stiel des Pinealanges, *st* dem Sehnerv vergleichbarer Stiel des Pinealanges.

durch die Haut hindurchzudringen vermögen. Auch spricht hierfür die Anwesenheit des linsenförmigen Körpers und des Pigments. Ob aber das Organ zum Sehen dient oder nur dazu, Wärmeindrücke zu vermitteln, ob es also mehr ein Wärmeorgan als ein Auge ist, muß augenblicklich wohl dahingestellt bleiben. Noch mehr aber ist es eine offene Frage, ob das Wärmeorgan eine Bildung ist, die sich als eine besondere Einrichtung nur an dem Zirbelfortsatz einiger Reptilien, wie z. B. das Hörbläschen am Schwanz von *Mysis*, einer Crustacee, entwickelt hat, oder ob es eine ursprünglich allen Wirbeltieren gemeinsame Einrichtung darstellt. In diesem Falle müßten weit verbreitete



Rückbildungsprozesse angenommen werden. Denn bis jetzt ist in den höheren Wirbeltierklassen etwas Ähnliches, wie bei den Reptilien, nicht aufgefunden worden.

Ein ebenso merkwürdiges Organ, wie die Zirbel an der Decke des Zwischenhirns, ist der Hirnanhang oder die Hypophysis, welche mit dem Boden des Zwischenhirns, und zwar mit der Spitze seines Trichterfortsatzes, verbunden ist. Die Hypophysis hat einen doppelten Ursprung, welcher sich später auch noch in ihrem ganzen Aufbau zu erkennen gibt; bekanntlich ist sie ja aus einem größeren, vorderen und aus einem kleineren, hinteren Lappen zusammengesetzt, die beide in ihren histologischen Eigenschaften grundverschieden sind. Um ihre erste Anlage zu beobachten, ist es notwendig, auf ein sehr frühes Stadium (Fig. 199) zurückzugehen, in welchem die Mundbucht eben erst entstanden und durch die Rachenhaut (*rh*) von der Kopfdarmhöhle noch getrennt ist. In dieser ist an den Hirnbläschen bereits die Kopfkrümmung eingetreten; die Chorda dorsalis (*ch*) endet mit ihrer vorderen Spitze unmittelbar an dem Ansatz der Rachenhaut. Vor ihr liegt nun die wichtige Stelle, an welcher sich der Hirnanhang entwickelt, als ein Produkt des äußeren Keimblattes und nicht, wie früher immer angegeben wurde, als ein Erzeugnis der Kopfdarmhöhle.

Die ersten einleitenden Schritte zur Bildung der Hypophyse geschehen bald nach dem Durchreißen der Rachenhaut (Fig. 316 u. 317 *hy*), von welcher noch einige unbedeutende Reste an der Schädelbasis

als die sogenannten primitiven Gaumensegel vorübergehend erhalten bleiben. Nach vorn von diesen entwickelt sich nun (beim Hühnchen am 4. Tage der Bebrütung, beim Menschen in der 4. Woche, *HIS*) eine kleine Ausstülpung, die der Basis des Zwischenhirns (*tr*) entgegenwächst, die RATHKESche Tasche oder die Hypophysentasche (*hy*). Sie vertieft sich darauf, beginnt sich von ihrem Mutterboden abzuschneiden und in ein Säckchen umzugestalten, dessen Wand aus mehreren Lagen von Zylinderzellen zusammengesetzt ist (Fig. 318). Das Hypophysensäckchen (*hyg*) bleibt noch längere Zeit mit der Mundhöhle durch einen engen Gang (*hyg*) in Verbindung. Auf späteren Stadien aber wird die Verbindung bei den höheren Wirbeltieren gelöst, indem das embryonale Bindegewebe, welches die Grundlage für die Entwicklung des Kopfskeletts hergibt, sich verdickt und das Säckchen von der Mundhöhle

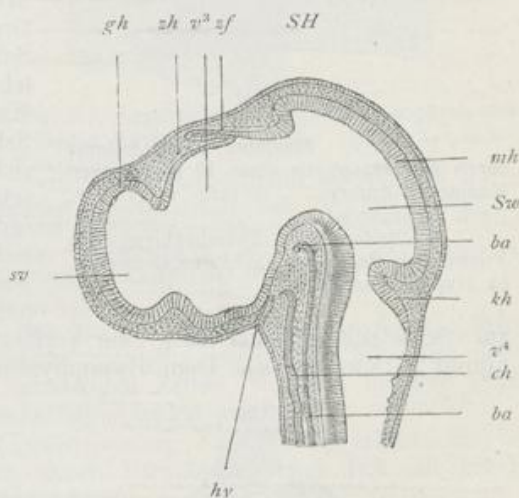


Fig. 316. Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines 4½ Tage bebrüteten Hühnchens. Nach MIHALKOVICS.

SH Scheitelhöcker, sv Seitenventrikel, v<sup>3</sup> 3. Ventrikel, v<sup>4</sup> 4. Ventrikel, Sw SYLVISCHE Wasserleitung, gh Großhirnbläschen, zh Zwischenhirn, mh Mittelhirn, kh Kleinhirn, zf Zirbelfortsatz, hy Hypophysentasche (RATHKESche Tasche), ch Chorda, ba Basilararterie.



weiter abdrängt (Fig. 318, 319). Wenn dann in dem Bindegewebe der Verknorpelungsprozeß erfolgt, durch welchen die knorpelige Schädel-

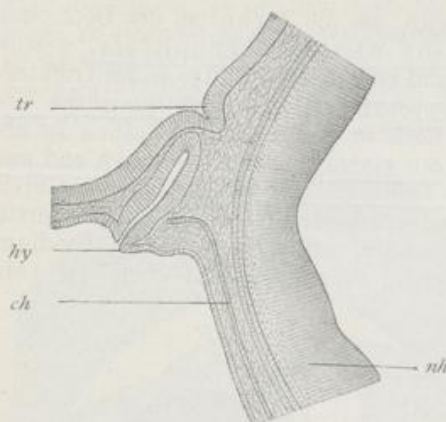


Fig. 317. Medianer Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 12 mm langen Kaninchen-Embryo. 50-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

*tr* Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *nh* Boden des Nachhirns, *ch* Chorda, *hy* Hypophysentasche.

zur Schädelbasis führt und eine Verlängerung der Hypophyse aufnimmt (SUCHANNECK). Dem Hypophysensäckchen ist frühzeitig vom

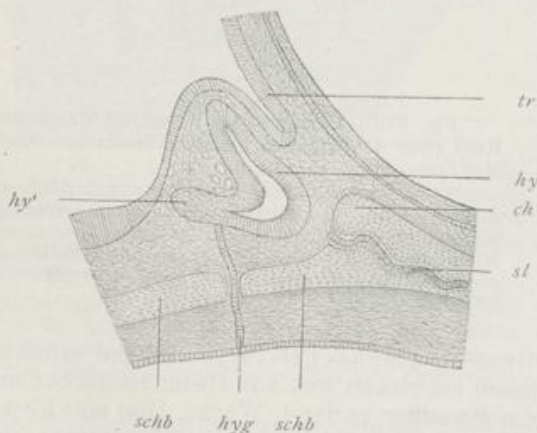


Fig. 318. Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 20 mm langen Kaninchen-Embryo. 55-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

*tr* Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *hy* Hypophysis, *hy'* Teil der Hypophysis, an welchem die Bildung der Drüenschläuche beginnt, *hyg* Hypophysengang, *schb* Schädelbasis, *ch* Chorda, *sl* Sattel-  
lehne.

Schläuche zu treiben. Die Hypophysenschläuche (Fig. 318, 319 *hy'*) lösen sich dann von der Säckchenwandung ab, indem sie

basis (*schb*) angelegt wird, kommt das Hypophysensäckchen (*hy*) nach oben von ihr an die untere Fläche des Zwischenhirns (*tr*) zu liegen. Damit ist auch der Zeitpunkt gekommen, in welchem der Hypophysengang (*hyg*), der mittlerweile sein Lumen verloren hat, zu schrumpfen und sich rückzubilden beginnt (Fig. 318, 319); bei vielen Wirbeltieren indessen, wie bei den Selachiern, erhält er sich zeit-

lebens und stellt einen hohlen Kanal dar, der die knorpelige Schädelbasis durchbohrt und sich mit dem Epithel der Mundschleimhaut verbindet. In außerordentlich seltenen Fällen findet sich auch beim Menschen ein Kanal im Keilbeinkörper erhalten, der von der Sattelgrube

Zwischenhirn (Fig. 317 bis 319) her eine Ausstülpung, der Trichter (*tr*) genannt, entgegenwachsen und hat sich seiner hinteren Wand angelegt und sie nach der vorderen, entgegengesetzten Wand zu eingestülpt. An dieses erste Stadium schließt sich dann das zweite an, in welchem sich das Säckchen und das anliegende Trichterende zu den beiden, oben erwähnten Lappen des fertigen Organes umbilden. Das Säckchen beginnt (beim Menschen in der zweiten Hälfte des 2. Monats, Hrs) an seiner

Oberfläche hohle



ringsum von blutgefäßreichem Bindegewebe eingeschlossen werden. So gleicht der Entwicklungsgang im großen und ganzen dem der Schilddrüse, nur daß hier die Stelle der kugeligen Follikel durch schlauchartige Bildungen ersetzt wird. Das drüsenförmige, lappige Gebilde legt sich hierauf dem unteren Ende des Trichters innig an, mit welchem es durch Bindegewebe verbunden wird. Das Trichterende selbst gestaltet sich bei niederen Wirbeltieren zu einem kleinen Hirnlappen um, in welchem sich auch Ganglienzellen und Nervenfasern nachweisen lassen. Bei den höheren Wirbeltieren dagegen zeigt der hintere Lappen der Hypophyse keine Spur von solchen Gewebsteilen; vielmehr besteht er hier aus dicht nebeneinander gelagerten, spindeligen Zellen, wodurch er eine große Ähnlichkeit mit einem Spindelzellensarkom gewinnt.

Die **Großhirnanlage** (Telencephalon, Fig. 305 T) erfährt die bedeutendsten Veränderungen, deren Verständnis zum Teil mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist. Schon bald nach ihrer ersten Absonderung vom primären Vorderhirnbläschen (siehe S. 293) zerfällt sie in eine linke und eine rechte Abteilung (Fig. 306) dadurch, daß von vorn und von oben her ihre Wandung durch einen senkrechten Fortsatz der bindegewebigen Umhüllung des Gehirns, durch die primitive Siegel, nach unten eingestülpt wird. Die beiden Abteilungen oder die Hemisphärenbläschen (*hms*) stoßen mit ihren medialen Flächen dicht aneinander, nur getrennt durch die von der Siegel ausgefüllte, schmale Mantelspalte (*mss*); sie platten sich gegenseitig ab, während ihre seitlichen und unteren Flächen konvex sind. Plane und konvexe Fläche gehen an der scharfen Mantelkante ineinander über. Die Hemisphärenblasen haben zuerst dünne, von mehreren Lappen spindeliger

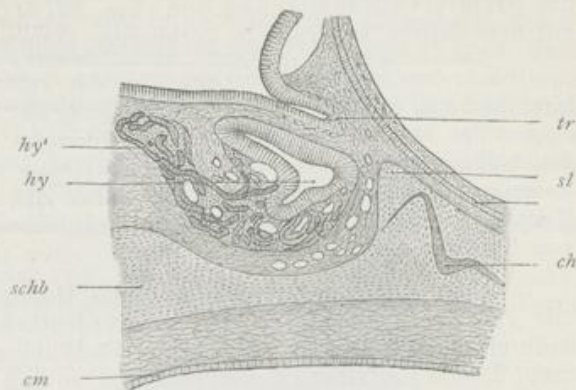


Fig. 319. Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 30 mm langen Kaninchen-Embryo. 40-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter, *hy* ursprünglicher, taschenartiger Teil der Hypophysis, *hy'* die aus der Hypophysentasche hervorgesproßten Drüsen-schläuche, *sl* Sattellehne, *ch* Chorda, *schb* knorpelige Schädelbasis, *em* Epithel der Mundhöhle.

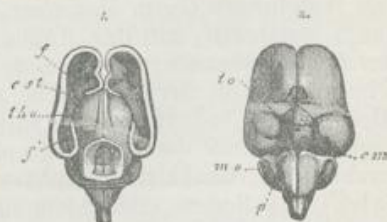


Fig. 320. Gehirn eines dreimonatigen menschlichen Embryo in natürlicher Größe. Nach KÖLLIKER.

1. Von oben, mit abgetragenen Hemisphären und geöffnetem Mittelhirn. 2. Dasselbe von unten. *f* vorderer Teil des abgeschnittenen Randbogens des Großhirns, *f'* hinterer Teil des Randbogens (Ammonshorn), *tho* Sehhügel, *cst* Streifenhügel, *to* Tractus opticus, *cm* Corpora mammillaria, *p* Varolsbrücke.

Fläche gehen an der scharfen Mantelkante ineinander über. Die Hemisphärenblasen haben zuerst dünne, von mehreren Lappen spindeliger



Zellen gebildete Wandungen (Fig. 320<sub>1</sub>) und schließen weite Hohlräume, die Seitenventrikel, ein, die sich aus dem Zentralkanal des Nervenrohrs herleiten und in den ersten Monaten durch eine weite Öffnung, das primitive MONROSche Loch (Fig. 307 *ML* u. 321 *ML*), jederseits mit dem dritten Ventrikel in Verbindung stehen.

Vor dem MONROSchen Loch liegt der Teil der Wandung des Großhirnbläschens, welcher durch die Entstehung der Mantelspalte nach innen eingestülpt worden ist; er vermittelt einerseits die vordere Verbindung der beiden Hemisphärenbläschen, andererseits schließt er den dritten Ventrikel nach vorn ab und heißt daher die vordere Verschlußplatte (*Lamina terminalis*). Nach abwärts geht diese in die vordere Wand vom Trichter des Zwischenhirns über.

In der weiteren Entwicklung jedes Hemisphärenbläschens greifen vier Prozesse ineinander: 1. ein außerordentliches Wachstum und eine dadurch herbeigeführte, nach allen Richtungen erfolgende Vergrößerung, 2. eine Einfaltung der Blasenwand, so daß äußerlich tiefe Spalten, die Totalfurchen oder Fissuren, und im Innern der Blase Vorsprünge in die Seitenventrikel zustande kommen, 3. die Entstehung eines Kommissurensystems, durch welches rechte und linke Hemisphäre in engere Verbindung gebracht werden (Balken und Gewölbe), 4. die Bildung von Furchen, welche von außen in die Großhirnrinde mehr oder minder weit einschneiden, aber keine entsprechenden Hervorragungen an der Innenwand der Ventrikel veranlassen.

Was das embryonale Wachstum der Hemisphärenbläschen im allgemeinen anbelangt, so macht es sich besonders in einer Vergrößerung nach rückwärts geltend. Im 3. Monat überlagert der hintere Lappen den Sehhügel (Fig. 311), im 5. Monat beginnt er sich über die Vierhügel auszudehnen (Fig. 310), die er im 6. Monat ganz bedeckt. Von hier schiebt er sich über das Kleinhirn herüber (Fig. 322).

Eine größere Gliederung erfahren die Hemisphärenblasen durch Einfaltungen ihrer dünnen, einen weiten Hohlraum einschließenden Wandungen (beim Menschen im Laufe des 2. und 3. Monats). Dadurch entstehen auf der Außenfläche tiefe Furchen, welche größere Bezirke voneinander abgrenzen, die Totalfurchen oder Fissuren (*Fiss*). Den an der Oberfläche sichtbaren Furchen entsprechen mehr oder minder bedeutende Vorsprünge an der Innenfläche der Seitenventrikel, welche dadurch eingengt und verkleinert werden. Die Totalfurchen der Großhirnhemisphären sind die SYLVISCHE Grube (*Fossa Sylvii*), die Bogen- oder Ammonsfurche (*Fissura hippocampi*), die *Fissura chorioidea*, die *Fissura calcarina* und die *Fissura parieto-occipitalis*. Die durch sie bedingten Vorsprünge heißen der Streifenhügel (*Corpus striatum*), Gewölbe (*Fornix*) und Ammonshorn (*Pes hippocampi*), *Tela chorioidea*, die Vogelklaue (*Calcar avis*). Ein Vorsprung, welcher beim Embryo der *Fissura parieto-occipitalis* entspricht, wird beim Erwachsenen durch eine bedeutendere Verdickung der Hirnwandung wieder ausgeglichen, so daß keine bleibende Bildung aus ihm hervorgeht.

Am frühzeitigsten legt sich die SYLVISCHE Grube an (Fig. 308 *Sy.g.*). Sie erscheint als ein flacher Eindruck an der konvexen äußeren Fläche, etwa in der Mitte der unteren Kante jeder Hemisphäre. Der hierdurch in die Tiefe gerückte Wandteil verdickt sich bedeutend (Fig. 312 u. 320 *cs*) und bildet einen am Boden des Großhirns jederseits nach innen vorspringenden Hügel, das *Corpus striatum*; in ihm kommen



mehrere Kerne grauer Substanz, der Nucleus caudatus, N. lentiformis und das Claustrum zur Entwicklung. Da der Hügel an der Basis des Hirns liegt und die unmittelbare Fortsetzung der Sehhügel nach vorn und nach der Seite zu bildet, wird er noch mit zum Hirnstamm hinzugerechnet und als Stammteil der Großhirnhemisphären dem übrigen als dem Mantelteil entgegengestellt. Die äußere Oberfläche des Stammteils ist eine Zeitlang beim Embryo, solange die SYLVISCHE Grube noch flach ist, von außen zu sehen (Fig. 308 Sy.g), wird dann aber bei fortschreitender Vertiefung der Grube von deren Rändern ganz umwachsen und verdeckt; später erhält er mehrere Rinden-furchen und wird zur REILSchen Insel (Insula Reilii) oder dem Stammlappen.

Um die Insel breitet sich, gleichsam wie um einen festen Punkt, der Mantelteil bei seiner Vergrößerung aus und umgibt sie in Form eines nach unten geöffneten Halbrings (Fig. 308); er hat deshalb auch den Namen des Ringlappens erhalten. An ihm lassen sich jetzt auch schon recht gut die allerdings noch nicht scharf abgegrenzten Bezirke der vier Hauptlappen unterscheiden, in welche man später die konvexe Oberfläche jeder Hemisphäre einteilt. Das nach vorn gerichtete und über der SYLVISCHEN Grube (Sy.g) gelegene Ende des Halbrings ist der Stirnlappen (*st.l.*, Lobus frontalis), das entgegengesetzte, die Grube von unten und hinten umfassende Ende ist der Schläfenlappen (*sch.l.*), die nach oben gerichtete Übergangsstelle beider ist der Scheitellappen (*schei.l.*). Ein Höcker, der sich vom Ringlappen aus nach hinten entwickelt, wird zum Hinterhauptlappen (*h.l.*).

Der äußeren Form jeder Hemisphäre entsprechend, hat sich auch der Seitenventrikel verändert (Fig. 312). Auch er stellt einen Halbring dar, welcher den Streifenkörper (*c.st.*), den durch die SYLVISCHE Grube nach innen gedrängten Wandteil der Blase, von oben umfaßt. Später, wenn die einzelnen Lappen der Hemisphären schärfer voneinander gesondert sind, erfährt auch der Seitenventrikel eine den Lappen entsprechende Gliederung. An seinen beiden Enden weitet er sich ein wenig kolbenartig aus, nach vorn zu dem im Stirnlappen gelegenen Vorderhorn, nach hinten und unten zum Unterhorn, welches zum Schläfenlappen gehört. Vom Halbring entwickelt sich endlich noch nach rückwärts eine kleine Ausstülpung, die in den Hinterhauptlappen eindringt,

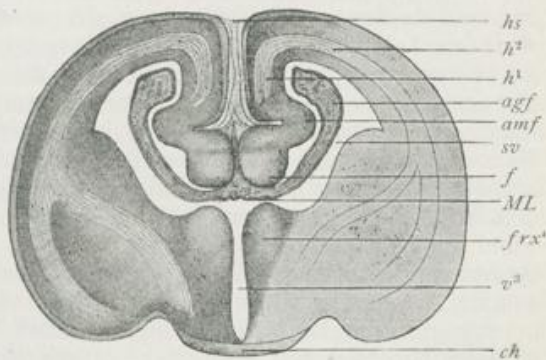


Fig. 321. Querschnitt durch das Gehirn eines 3,8 cm langen Kaninchen-Embryo. Vergr.  $\frac{1}{1}$ . Nach MIHALKOVICS. Der Schnitt geht durch die MONROSchen Löcher.

*hs* große Hirnsichel, welche die Mantelspalten ausfüllt, *h¹*, *h²* plane Innenwand, konvexe Außenwand der Großhirnhemisphäre, *agf* Adergeflechtfalte, *amf* Ammons-falte, *f* Gewölbe (Fornix), *sv* Seitenventrikel, *ML* MONROSches Loch, *v³* dritter Ventrikel, *ch* Chiasma (Sehnervenkreuzung), *frx'* absteigende Wurzel des Gewölbes.



das Hinterhorn. Die zwischen den Hörnern befindliche Strecke verengt sich und wird zur Cella media.

Die außer der SYLVischen Grube bereits oben aufgezählten Totalfurchen kommen alle an der planen Fläche der Hemisphärenblase zur Entwicklung. Sehr frühzeitig (beim Menschen in der 5. Woche, H1s) entstehen an ihr zwei mit der Mantelkante beinahe parallel verlaufende Furchen, die Ammonsfurche oder Bogenfurche und die Adergeflechtfurche (*Fissura hippocampi* und *Fissura chorioidea*); beide schließen sich in ihrem Verlauf dem Ringlappen auf das genaueste an und umfassen gleich ihm von oben her halbmondförmig den Stammteil des Großhirns, den Streifenhügel. Sie beginnen am MONROSchen Loch und reichen von da bis zur Spitze des Schläfenlappens. Sie umgrenzen einen Bezirk, der an der medianen Oberfläche der Hemisphäre als ein Wulst hervortritt, als Randbogen bezeichnet wird und bei der Entwicklung des Kommissurensystems eine Rolle spielt. Die durch die Fissuren bedingten Einstülpungen der medianen Ventrikelwand, die Ammons-falte und die seitliche Adergeflechtfalte, erkennt man am besten, wenn man bei einem Embryo die seitliche Hemisphärenwand abträgt und so die mediale Fläche des noch außerordentlich weiten, ringförmig gestalteten Seitenventrikels überschauen kann (Fig. 312). Man sieht dann die Höhle zum Teil ausgefüllt durch eine rötliche, gekräuselte Falte (*agf*), welche, halbmondförmig gekrümmt, von oben her dem Streifenhügel (*c.st*) aufliegt. Im Bereich der Falte erfährt die Hirnwand ähnliche Veränderungen (Fig. 321 *agf*), wie an der Decke des verlängerten Marks und des Zwischenhirnbläschens. Sie verdünnt sich, anstatt sich zu verdicken und Nervensubstanz zu entwickeln, und geht in eine einfache Lage platter Epithelzellen über, welche sich mit der weichen Hirnhaut fest verbinden. Diese wird dann längs der ganzen Falte sehr blutgefäßreich und wuchert mit Zotten in den Seitenventrikel hinein, das Epithel vor sich ausstülpend. So entsteht das seitliche Adergeflecht (*Plexus chorioideus lateralis*, Fig. 321 *agf*), das später beim Erwachsenen einen Teil der Cella media und des Unterhorns ausfüllt. Am MONROSchen Loche (Fig. 321 *ML*) beginnend, hängt es hier mit dem vorderen, unpaaren Adergeflecht zusammen, welches sich an der Decke des Zwischenhirnbläschens entwickelt hat. Wenn man aus der Adergeflechtfurche die weiche, blutgefäßreiche Hirnhaut herauszieht, zerstört man gleichzeitig die zu einem Epithel verdünnte Hirnwand und erzeugt an der medialen Fläche der Hemisphäre die seitliche Hirn- oder die große Hemisphärenspalte (*Fissura cerebri transversa*), welche vom MONROSchen Loche bis zur Spitze des Schläfenlappens reicht und in den Seitenventrikel von außen hineinführt.

Parallel zum Adergeflecht und in geringer Entfernung von ihm sieht man bei der oben angegebenen Präparationsweise die Ammons-falte, welche (Fig. 312 u. 321 *amf*) beim ausgebildeten Gehirn das Ammonshorn (*Cornu Ammonis* oder *Pes hippocampi*) liefert.

Da sich der Hinterhauptslappen mit seiner Höhle als eine Ausstülpung des Ringlappens anlegt, so wird auch die ihm angehörende *Fissura calcarina* etwas später entwickelt als die Bogenfurche (Fig. 310 *fc*). Sie erscheint als eine Zweigfurche der letzteren am Ende des 3. Monats und verläuft in horizontaler Richtung bis nahe zur Spitze des Hinterhauptslappens. Sie stülpt seine mediale Wand ein und erzeugt die Vogelklaue (*Calcar avis*), welche das Hinterhorn in derselben Weise, wie das Ammonshorn das Unterhorn einengt. Am Anfang



des 4. Monats gesellt sich dann noch zu ihr die *Fissura occipitalis* (Fig. 310/o). Sie steigt vom vorderen Anfang der *Fissura calcarina* in vertikaler Richtung zur Mantelkante empor und grenzt Hinterhaupts- und Scheitellappen scharf voneinander ab.

Ein dritter Faktor von großer Bedeutung in der Entwicklung des Großhirns ist die Bildung eines Kommissurensystems, welches sich zu der ursprünglich nur durch die embryonale Schlußplatte hergestellten Verbindung beider Hemisphärenblasen noch hinzugesellt. Diejenigen Forscher, welche sich mit diesen schwierigen Verhältnissen beschäftigt haben, geben an, daß im 3. embryonalen Monat Verwachsungen zwischen den einander zugekehrten, medialen Wänden der Hemisphären erfolgen. Die Verschmelzung beginnt vor dem Monroschen Loch innerhalb eines dreiseitigen Gebietes. Indem sie hier nur in der Peripherie erfolgt, in der Mitte aber unterbleibt, entstehen drei Hirnteile des Erwachsenen, nach vorn das Balkenknie, nach hinten die Säulen des Gewölbes und zwischen ihnen das Septum pellucidum mit seinem Ventrikel, in dessen Bereich die aneinander grenzenden, hier stark verdünnten Hemisphärenwände voneinander getrennt geblieben sind. Der *Ventriculus septi pellucidi* darf mit den übrigen Hohlräumen des Gehirns nicht auf eine Stufe gestellt werden; denn während diese auf den Zentralkanal des embryonalen Nervenrohrs zurückzuführen sind, ist jener eine Neubildung, entstanden durch Abkapselung eines Teiles der außerhalb des Gehirns zwischen den beiden Hemisphärenblasen gelegenen Mantelspalte.

Eine weitere Vergrößerung des Kommissurensystems vollzieht sich im 5. und 6. Monat. Die Verwachsung schreitet jetzt von vorn nach hinten weiter fort und ergreift das Gebiet der Hemisphäreninnenwand, welches, zwischen Bogenfurche und seitlicher Adergeflechtfurche gelegen, schon als Randbogen beschrieben wurde. Durch Verschmelzung des vorderen Abschnittes der beiderseitigen Randbögen, welche bis zur hinteren Grenze des Zwischenhirns erfolgt, entstehen Balkenkörper und Balkenwulst, sowie das unter ihnen gelegene Gewölbe. Die den Balken von oben her begrenzende Furche (*Sulcus corporis callosi*) ist daher der vordere Abschnitt der Bogenfurche, während der hintere Abschnitt am Schläfenlappen später als Ammonsspalte (*Fissura hippocampi*) bezeichnet wird.

Seiner Vervollendung wird der Aufbau des Großhirns endlich durch das Auftreten zahlreicher Rindenfurchen entgegengeführt. Diese nehmen den schon beschriebenen Totalfurchen gegenüber eine besondere Stellung ein, weil sie, nur auf die Hirnoberfläche beschränkt, auf der Ventrikelinnenfläche keine entsprechenden Hervorragungen veranlassen. Ihre Entwicklung beginnt, sowie die Hirnwand durch Entstehung weißer Marksubstanz vom 5. Monat sich in höherem Maße verdickt; sie wird dadurch veranlaßt, daß die graue Rinde mit ihren Ganglienzellen sich rascher in die Fläche ausbreitet als die weiße Substanz und sich daher in Falten, die Hirnwindungen oder Gyri, erhebt, in welche nur schmale Fortsätze weißer Substanz eindringen. Anfangs sind denn auch die Furchen ganz seicht und werden in demselben Maße tiefer, als sich die Hemisphäre verdickt und die Rindenfalten mehr nach außen hervorspringen.

Von den zahlreichen Furchen, welche das ausgebildete Gehirn darbietet, erscheinen während der Entwicklung einige früher, andere später und gewinnen hierdurch einen verschiedenen Wert für die Archi-



tektur der Gehirnoberfläche. Denn „je früher eine Furche auftritt, um so tiefer wird sie, je später, um so seichter erscheint sie“ (PANSCH). Die ersten sind daher die bedeutungsvolleren und konstanteren und sind passenderweise als Haupt- oder Primärfurchen von den später entwickelten und mehr variierenden, sekundären und tertiären Furchen zu unterscheiden. Sie beginnen vom Anfang des 6. Monats an aufzutreten. Unter ihnen erscheint am frühesten und ist eine der wichtigsten die Zentralfurche (Fig. 322 *cf*), da sie Stirn- und Scheitellappen voneinander abgrenzt. „Im 9. Monat sind alle Hauptfurchen und Windungen ausgebildet, und da zu dieser Zeit die Nebenfurchen noch fehlen, so gibt ein Gehirn aus dem 9. Monat ein typisches Bild der Furchen und Windungen“ (MIHALKOVICS).

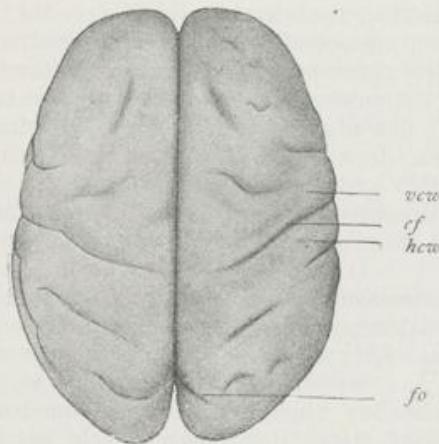


Fig. 322.

Fig. 322. Gehirn eines menschlichen Embryo aus dem Anfang des 8. Monats. Vergrößerung  $\frac{3}{4}$ . Nach MIHALKOVICS.  
*cf* Zentralfurche, *vcw*, *hew* vordere und hintere Zentralwindung, *fo* Fissura occipitalis.

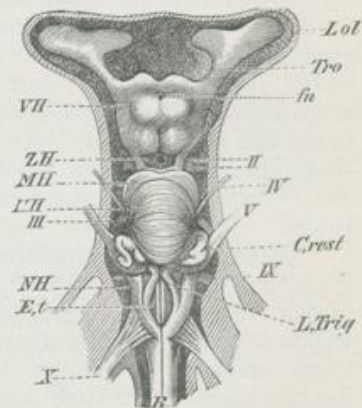


Fig. 323.

Fig. 323. Gehirn von *Galeus canis* in situ, Dorsalansicht. Nach ROHON.  
*Lol* Lobus olfactorius, *Tro* Tractus nervi olfactorii, *VH* Vorderhirn, bei *fn* mit einem Foramen nutritium (Gefäßloch) versehen, *ZH* Zwischenhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *II* N. opticus, *III* N. oculomotorius, *IV* N. trochlearis, *V* Trigeminus, *L.Trig* Lobus trigemini, *Crest* Corpus restiforme, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *E.t* Eminentiae teretes.

Bei der Entwicklung des Großhirns ist zum Schluß noch eines Anhangsorgans desselben, des Riechnerven, zu gedenken. Seiner ganzen Entstehung nach unterscheidet sich der Riechnerv ebenso wie der Sehnerv von den peripheren Nerven und muß als ein besonders modifizierter Abschnitt der Wand des Großhirnbläschens aufgefaßt werden. Die ältere Bezeichnung: Nerv wird daher jetzt öfters auch durch den zutreffenderen Namen Riechlappen (Lobus olfactorius, Rhinencephalon) ersetzt. Schon sehr frühzeitig (beim Hühner-Embryo am 7. Tage der Bebrütung, beim Menschen in der 5. Woche, Hrs) bildet sich am Boden und am Vorderende eines jeden Stirnlappens eine kleine, nach vorn gerichtete Ausstülpung (Fig. 308, 310 *rn*). Sie nimmt all-



mählich die Form eines Kolbens an, dessen erweiterten, der Siebplatte des Siebbeins aufliegenden Teil man als *Bulbus olfactorius*, dagegen den Stiel als *Tractus olfactorius* bezeichnet. Der Kolben schließt im Innern eine Höhle ein, die mit dem Seitenventrikel in Zusammenhang steht.

In den ersten Monaten der Entwicklung ist der Riechlappen auch beim Menschen relativ groß und mit einer zentralen Höhlung versehen. Später beginnt er, wie denn auch der Geruchssinn beim Menschen nur wenig entwickelt ist, gewissermaßen zu verkümmern; er bleibt im Wachstum stehen, wobei auch seine Höhle verschwindet. Bei den meisten Säugetieren dagegen, deren Geruchssinn ja bekanntlich viel schärfer als beim Menschen ist, erreicht der Riechlappen beim erwachsenen Tier eine bedeutendere Größe und läßt uns noch viel deutlicher die Charaktere eines Hirnteils erkennen; denn er schließt dauernd im *Bulbus* eine Höhle ein, die öfters sogar (Pferd) durch einen engen Kanal im *Tractus olfactorius* mit dem Vorderhirn in Verbindung steht.

Eine ganz außerordentliche Entfaltung (Fig. 323) gewinnt der Riechlappen (*Lol + Tro*) bei den Haien, bei denen er an Größe das Zwischen- (*ZH*) und Mittelhirn (*MH*) übertrifft. Hier gehen vom vorderen Ende des wenig entwickelten Großhirns zwei lange, hohle Fortsätze aus (*Tractus olfactorius*, *Tro*) und enden in ziemlicher Entfernung vom Vorderhirn in zwei großen, zuweilen mit Furchen versehenen, gleichfalls hohlen Lappen (*Lol*).

## B. Die Entwicklung des peripheren Nervensystems.

So leicht die Entstehung von Gehirn und Rückenmark zu verfolgen ist, so groß sind die Schwierigkeiten, welche das periphere Nervensystem den auf seinen Ursprung gerichteten Untersuchungen entgegensetzt. Handelt es sich doch um histologische Vorgänge feinsten Art, um das erste Auftreten markloser Nervenfasern und ihre Endigungsweise in zarten, aus mehr oder minder undifferenzierten Zellen zusammengesetzten Embryonen. Wer nun weiß, wie schwierig es schon ist, bei einem ausgewachsenen Tiere marklose Nervenfasern in Epithellagen oder im glatten Muskelgewebe zu verfolgen und über ihre Endigungsweise ins Reine zu kommen, wird es verständlich finden, daß hinsichtlich der Entwicklung der peripheren Nerven manche und gerade die interessantesten Fragen nicht spruchreif sind, weil die zu ihrer Beantwortung notwendigen Beobachtungen noch fehlen. Nur in einem Punkt herrscht Klarheit. Er betrifft die Entwicklung der Spinalknoten.

Bei vielen Wirbeltieren (Hühner-Embryo, Mensch usw.) ist ihre Anlage schon zu einer Zeit zu erkennen, wo die Medullarplatte sich eben zu einer Rinne einzufalten begonnen hat. Man kann an der Stelle, an welcher die Medullarplatte in das Hornblatt umbiegt, Gruppen von Zellen bemerken, die sich durch ihre mehr rundliche Beschaffenheit auszeichnen und von Anfang an segmental angeordnet sind. Wenn im weiteren Verlauf die Medullarfalten sich in der Medianebene zum Verschluss zusammenlegen, kommen die beiden „Gangliastreifen“ an die Firsten der Falten zu liegen. Hier verschmelzen sie vorübergehend zu einem einheitlichen Strang (LEHNOSSEK) und lösen sich mit dem Nervenrohr von dem Hornblatt ab. In diesem Zustand zeigt uns ein Durchschnitt durch einen 29 Stunden bebrüteten Hühnerembryo (Fig. 324) die Ganglienanlage. Sie schiebt sich wie ein Keil in die dorsale Verschlussstelle



des Nervenrohrs hinein. „Allein diese Lage ist keine definitive; bald veranlaßt ihre lebhaftere Vermehrung, unterstützt durch das Bestreben der sie einfassenden Medullarplatten nach gegenseitiger Vereinigung,

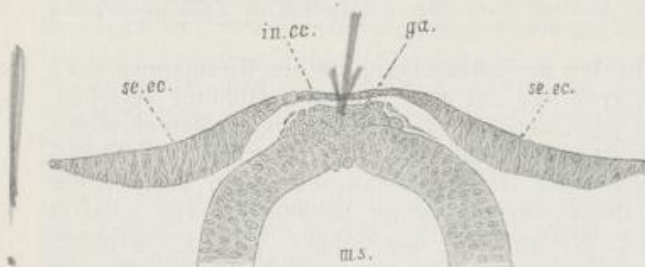


Fig. 324. Durchschnitt durch einen Hühner-Embryo nach 29 Stunden Bebrütung. Nach GOLOWINE.

Der Schnitt hat die Gegend des dritten Rückensegments getroffen. *ga* Ganglienleiste, *ms* Rückenmark, *in. cc* verdünnter Teil, *se. ec* verdickter Teil des äußeren Keimblattes.

Verwachsungsnaht aus dem Nervenrohr heraus und schiebt sich zwischen ihm und dem dicht anliegenden Hornblatt nach abwärts (Fig. 325 *spg*). Sie erreicht bald die dorsale Kante der zu dieser

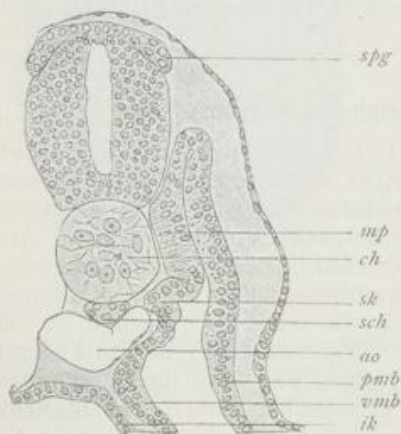


Fig. 325. Querschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus*. Nach RABL.

Die Rückensegmente hängen noch mit dem übrigen Teil des mittleren Keimblattes zusammen. An der Übergangsstelle sieht man eine Ausbuchtung *sk*, von welcher aus sich das skeletogene Gewebe entwickelt, *ch* Chorda, *spg* Spinalknoten, *mp* Muskelplatte des Rückensegments, *sch* subchordaler Strang, *ao* Aorta, *ik* inneres Keimblatt, *pmb*, *vmb* parietales, viszerale Mittelblatt.

Epidermis nach abwärts zu wachsen beginnen. Wahrscheinlich wird diese frühzeitigere Entwicklung durch die beträchtlichere Größe einzelner Ganglienanlagen im Bereich des Kopfes bedingt.

ein sukzessives

Herauswandern ihrer Elemente, wodurch die ursprünglich bilaterale Anordnung wieder zum Vorschein kommt“ (LENHOSSÉK). Es wächst jetzt nämlich eine dünne, ein bis zwei Lagen dicke Zellenleiste, wie Querschnittserien lehren, zu beiden Seiten der

Zeit gut ausgebildeten Rückensegmente. Während des Herabwachsens sondert sich die Nerven- oder die Ganglienleiste immer deutlicher in einzelne hintereinander gelegene Abschnitte. Es bleiben nämlich immer die zwischen zwei Segmenten gelegenen Strecken im Wachstum zurück, während die in ihrer Mitte gelegenen Teile stärker wuchern, sich verdicken und gleichzeitig noch weiter zwischen den Rückensegmenten und dem Nervenrohr ventralwärts vordringen.

Von den Spinalknoten des Rumpfes unterscheiden sich die im Bereich des Kopfes gelegenen Ganglien in mehreren Einzelheiten ihrer Entwicklung. Der wesentlichste Unterschied besteht darin, daß schon zur Zeit, wo sich die Hirnanlage noch nicht zum Rohr geschlossen hat, die Ganglienanlagen am Umschlagsrande der Medullarfalten in eine stärkere Wucherung geraten, sich von ihrem Mutterboden abtrennen und zwischen Hirnwand und



Über die weiteren Veränderungen, welche an den Anlagen der Spinalganglien eintreten, bestehen verschiedene Ansichten: Nach HIS, SAGEMEHL und LENHOSSÉK sollen sich die einzelnen Ganglienanlagen vom Nervenrohr vollständig ablösen und zu seiner Seite ohne jeglichen Zusammenhang mit ihm eine Zeitlang liegen bleiben. Eine Verbindung soll erst sekundär wieder durch Entwicklung der hinteren Nervenwurzeln hergestellt werden in der Weise, daß Nervenfibrillen entweder vom Rückenmark in das Ganglion oder vom Ganglion in das Rückenmark hineinwachsen oder in beiden Richtungen entstehen. Andere Forscher lassen die Ganglienanlage, während sie sich verdickt und spindelig wird (Fig. 326 g), mit dem Rückenmark dauernd verbunden sein durch einen dünnen Faserstrang, der sich zur hinteren Wurzel umbildet.

Die Verschiedenheit in diesen Angaben hängt mit den verschiedenen Auffassungen zusammen, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven überhaupt bestehen. Zwei Hauptgegensätze machen sich in der Literatur geltend, wenn man die verschiedenen Ansichten durchgeht, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven aufgestellt worden sind. Die Majorität der Forscher nimmt an, daß das periphere Nervensystem sich aus dem zentralen entwickelt, daß die Nerven aus dem Gehirn, dem Rückenmark und den Ganglien hervorwachsen

und ununterbrochen bis in die Peripherie dringen, wo sie erst mit ihren spezifischen Endorganen in Verbindung treten. In den hervorsprossenden Nervenfasern erblickt man nur die Ausläufer von Ganglienzellen, die in den Zentralorganen und in den Spinalknoten angesammelt sind. Ihre Ausläufer müssen meist zu kolossaler Länge auswachsen, damit sie ihren Endapparat erreichen. An ihnen finden sich zunächst keine Kerne und keine Zellen vor. Diese sollen erst in zweiter Linie von dem umgebenden Bindegewebe geliefert werden. Aus dem Mesenchym sollen zellige Ele-

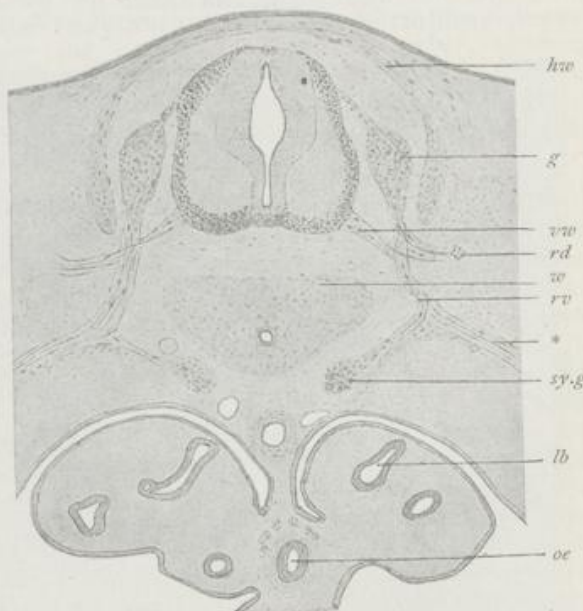


Fig. 326. Querschnitt durch die Rückengegend der Brustregion eines menschlichen Embryo. Nach HERTWIG.

Man sieht das Rückenmark mit dorsalen Wurzeln und Spinalknoten (g), mit ventralen Wurzeln (vw) und der Teilung der Spinalnerven in Ramus dorsalis (rd), Ramus ventralis (rv) und Ramus visceralis mit sympathischem Ganglion (sy.g). Ferner erkennt man den knorpeligen Wirbelkörper (w) mit Chordarest und den noch häutigen Wirbelbogen (hw). Unten findet sich im Mesenterium oder Mediastinum eingebettet der Ösophagus (oe) und links und rechts die Lungenanlage mit Lungenbläschen (lb).



mente zu den Bündeln von Nervenfasern herantreten, sie umhüllen, dann zuerst spärlich, später immer reichlicher in das Innere der Nervenstämmen hineindringen und um die Achsenzylinder die SCHWANNschen Scheiden bilden.

Dagegen sollen nach einer zweiten, entgegengesetzten Ansicht an der Entwicklung der peripheren Nerven Zellen beteiligt sein, die in Reihen oder Ketten zwischen den nervösen Zentralorganen und ihren Endapparaten angeordnet sind und ebenfalls vom äußeren Keimblatt abstammen. In diesem Sinne bemerkt KUPFFER (1891): „Keiner meiner Beobachtungen (am *Ammocoetes*) widerstreitet die Anschauung, alles deutet vielmehr darauf hin, daß die Fibrillen als Ausläufer von Zellen entstehen, aber nicht allein von Zellen der Ganglien und des Zentralorgans, sondern auch von denjenigen Zellen, die, in Ketten

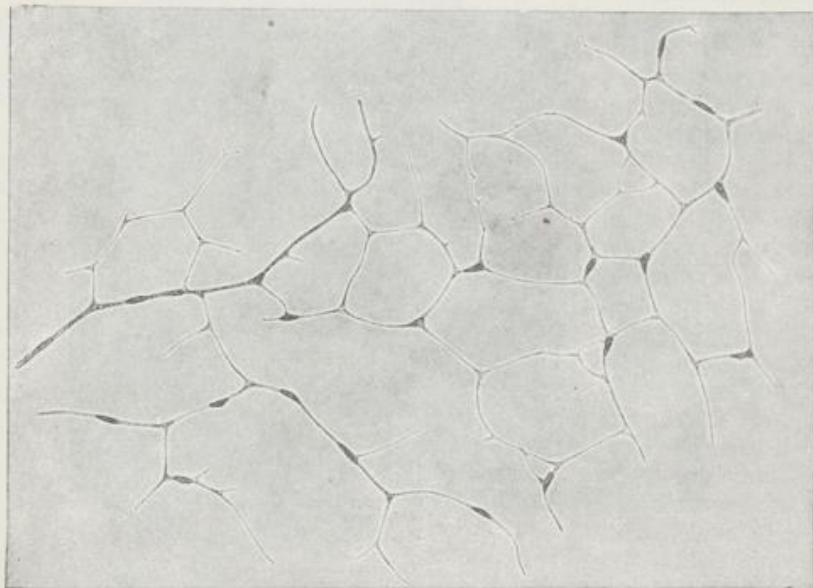


Fig. 327. Neuroblastennetz in der Bauchhaut einer 2,5 cm langen Salamanderlarve. Nach OSKAR SCHULTZE.

aneinandergereiht, die ersten Anlagen peripherer Nerven bilden. Dieses angenommen, erscheint es mir weiter am wahrscheinlichsten, daß das Wachstum der Fibrillen an den dorsalen Nerven in beiden Richtungen sich vollzieht, centripetal sowohl wie centrifugal. Denn wenn die Anlagen die Ausbildung erreicht haben, daß sie neben den Zellen auch Fibrillen aufweisen, erscheinen die Zellen auseinandergerückt und an beiden Enden, dem zentralen wie dem peripheren, in feine Fäden auslaufend usw. Eins glaube ich mit Bestimmtheit aussprechen zu dürfen, daß die Anlagen der dorsalen Nerven sowohl in der frühesten Phase der Zellenketten wie auch später, wenn bereits Fibrillen erschienen sind, stets den Zusammenhang mit dem Zentralorgan bewahren.“

Zu derselben Ansicht ist OSKAR SCHULTZE durch das Studium der Histogenese der peripheren Nervenetze, welche sich bei jungen Amphibienlarven überall im Gallertgewebe unter der Epidermis aus-



breiten, neuerdings geführt worden. An diesem Objekt kann man die sensiblen Nervenästchen schließlich in der Peripherie in Netze feiner Protoplasmafäden verfolgen, in deren Verlauf ovale Kerne in verhältnismäßig kurzen Abständen eingebettet sind (Fig. 327). O. SCHULTZE erblickt hierin ein Netzwerk von wirklichen Neuroblasten, die sich durch häufige Teilung vermehren und in deren Protoplasmafäden sich dann die Nervenfibrillen differenzieren; zuletzt läßt er die Neuroblasten auch das Myelin der markhaltigen Nervenfasern abscheiden und ihre Kerne schließlich zu den Kernen der SCHWANNschen Scheide werden.

Auch durch das Studium der Regeneration von peripheren Nerven haben einige Forscher (BETHE, BARFURTH usw.) in den letzten Jahren zu beweisen versucht, daß die SCHWANNschen Kerne nicht, wie KÖLLIKER, HIS u. a. behaupten, Mesenchymzellen angehören, die sich von außen den Nervenfasern zur Umhüllung angelagert haben, sondern wirkliche Neuroblastenkerne sind. Sie spielen nämlich nach ihren Beobachtungen eine wichtige Rolle bei der Neubildung der Nervenfibrillen, wenn diese infolge der Nervendurchschneidung zerfallen, aufgelöst und nach einiger Zeit wieder regeneriert werden.

Gestützt auf eigene Untersuchungen über das Nervensystem wirbelloser Tiere (der Medusen [1878], der Ctenophoren, der Actinien, der Chätognathen), Untersuchungen, die schon weit zurückliegen, haben mein Bruder und ich uns über die Genese der peripheren Nerven eine Ansicht gebildet, welche Berührungspunkte sowohl zu der bekannten, noch älteren Lehre von HENSEN, als auch zu Anschauungen darbietet, die in der Neuzeit von BETHE, APÁTHY, OSKAR SCHULTZE, BRACHET und HELD geäußert worden sind und mir an Boden zu gewinnen scheinen. Nach unserer Ansicht sind ursprünglich protoplasmatische Verbindungen der Zellen die Grundlage, aus der sich die Nervenfibrillen entwickeln. Von HENSEN weichen wir darin ab, daß wir die Verbindungen nicht von Zellbrücken ableiten, die aus der Zeit des Furchungsprozesses herrühren, sondern annehmen, daß auf einer nachfolgenden, aber immerhin noch frühen Embryonalperiode „ursprünglich getrennte Zellen nachträglich durch Verschmelzung von Protoplasmafortsätzen Verbindungen eingehen“. HENSEN lehrt also einen primären, wir lehren einen sekundär entstandenen protoplasmatischen Zellverband, welcher der spezifischen Ausbildung eines Nervensystems vorausgeht und sich zu einer Zeit ausbildet, wo die nervösen Zentral- und Endorgane noch nahe zusammenliegen.

HELD hat dieser Urform des Nervensystems in seiner kürzlich erschienenen Monographie über die Entwicklung des Nervengewebes den sehr passenden Namen eines „Neurencytiums“ gegeben. Aus dem Neurencytium bildet sich das typische Nervensystem dann in der Weise hervor, daß, wie es in unserer Monographie über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen heißt, einzelne „Protoplasmaverbindungen durch Bildung spezifischer Nervensubstanz in einen Nervenfibrillenplexus umgewandelt werden“. Es ist uns ferner wahrscheinlich, daß die sensiblen Nerven wie die Zentralorgane gleichfalls dem äußeren Keimblatt entstammen, daß sie speziell aus einem subepithelialen Nervenplexus entstanden sind, wie solcher in der Epidermis vieler wirbelloser Tiere besteht. Einen Fingerzeig zugunsten dieser Hypothese schienen uns mehrere, bei Embryonen von Wirbeltieren gemachte Beobachtungen zu geben, nach denen in früherer Entwicklungszeit manche Nervenstämme in direktem Zusammenhang mit dem äußeren Keimblatt stehen.



Auf Grund seiner oben erwähnten, langjährigen Untersuchungen, die an Embryonen der Vertreter der verschiedensten Wirbeltierklassen mit verbesserten Färbungsmethoden durchgeführt wurden, ist HELD zu einer ähnlichen Auffassung gekommen. Er findet, „daß das im Embryo sich entwickelnde und über seine einzelnen Organe sich ausbreitende Nervensystem nicht nach dem Modus einer äußerlichen Fortsatzbildung an Neuroblasten gebildet wird, sondern daß eine auf ihrem zukünftigen Wege bereits vorhandene und die einzelnen Zellen und die verschiedenen Organanlagen auch miteinander verbindende Substanz zu der Bildung der definitiven Nervenbahn verwandt wird“. An Schnittpräparaten durch junge Embryonen konnte er schon vor der Differenzierung von Nerven-fibrillen zahlreiche Plasmaverbindungen zwischen den Zellen beobachten, z. B. „zwischen den Epithelzellen des oben angelegten Medullarrohrs und denen des Urwirbels“. Und auf einem späteren Stadium zeigt nach HELDS Darstellung „der Nerv, der eben aus einer Hinterhornzelle in das Netzwerk zwischen Urwirbel und Ektoderm eingedrungen ist, seine reich verzweigten Wachstumsspitzen nicht nur mit den dem Ektoderm angehefteten Plasmodesmen verbunden, sondern auch entgegengesetzt gerichtete, die den Zellen der Cutislamelle zustreben“. „Alles deutet ihm darauf hin, daß das Nervenwachstum in organischer Zusammengehörigkeit mit der vorher entwickelten Plasmaverbindung“ oder, wie es an anderer Stelle heißt, „auf Grund einer vorhandenen Plasmabahn (eines Neurencytioms) erfolgt“.

Im übrigen ist noch vieles in der Lehre von der Entwicklung des peripheren Nervensystems strittig. Wer sich hierfür näher interessiert, vergleiche den betreffenden Abschnitt in meinem ausführlicheren Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte (des Menschen und der Wirbeltiere, IX. Aufl., 1910, p. 575—593.

### C. Die Entwicklung des Sympathicus.

Wie die meisten Forscher, die sich mit dem schwierigen Gegenstand beschäftigt haben, angeben (und wie am besten bei den Fischen zu beobachten ist), stammen die sympathischen Ganglien (Fig. 326 sy.g) direkt von den spinalen (g) ab. Die Spinalganglien wuchern an ihrem ventralen Ende. Die gewucherte Partie löst sich ab und rückt als Anlage eines sympathischen Ganglions mehr ventralwärts. Die Anlagen der einzelnen Segmente sind anfangs voneinander isoliert. Der Grenzstrang ist demnach ein sekundäres Produkt, dadurch entstanden, daß die einzelnen Ganglien einander entgegenwachsen und sich verbinden. Von ihm leiten sich dann ferner die sympathischen Ganglien und Geflechte der Brust und Leibeshöhle ab. Wenn diese Angaben richtig sind, so ist auch das sympathische Nervensystem wie das cerebrospinale in letzter Instanz vom äußeren Keimblatt abzuleiten.

### II. Die Entwicklung der Sinnesorgane, Auge, Gehör- und Geruchsorgan.

Wie für das Zentralnervensystem, so bildet das äußere Keimblatt auch den Mutterboden für die höheren Sinnesorgane: für das Auge, für das Gehör- und das Geruchsorgan. Zwar liefert es nur das Sinnesepithel, einen Bestandteil, der im Vergleich zu den übrigen Teilen, die vom Mesenchym abstammen, an Volumen sehr zurücktritt; dafür



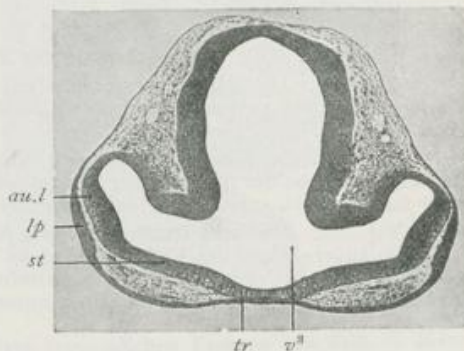
ist aber der epitheliale Bestandteil sowohl in funktioneller als in morphologischer Hinsicht weitaus der wichtigste. Denn ob ein Sinnesorgan zum Sehen, Hören, Riechen oder Schmecken geeignet ist, hängt in erster Linie vom Charakter des Sinnesepithels, d. h. davon ab, ob es aus Seh-, Hör-, Riech- oder Geschmackszellen zusammengesetzt ist. Aber auch in morphologischer Hinsicht steht der epitheliale Teil im Vordergrund, indem er vorzugsweise die Grundform der Sinnesorgane bestimmt und den festen Mittelpunkt abgibt, um welchen sich die übrigen, mehr akzessorischen Bestandteile herum anordnen. Am deutlichsten läßt sich der genetische Zusammenhang mit dem äußeren Keimblatt bei manchen Wirbellosen erkennen, insofern hier noch dauernd die Sinnesorgane in der Epidermis gelegen sind, während sie sich bei den Wirbeltieren bekanntlich zum Schutze in tiefere Gewebsschichten einbetten. Ich beginne mit dem Auge und wende mich dann zum Gehör- und Geruchsorgan.

#### A. Die Entwicklung des Auges.

Wie bereits bei der Beschreibung des Gehirns hervorgehoben wurde, wachsen aus der Seitenwand des primären Vorderhirns (Fig. 303, 328, 329) die Augenblasen (*au*) hervor, und bleiben später mit ihr, indem

Fig. 328. Querschnitt durch das vordere Kopfe des am Anfang der 4. Woche stehenden menschlichen Embryo, der in Fig. 176 abgebildet ist. Der Schnitt geht durch das primäre Vorderhirnbläschen, aus dessen Seitenwandungen sich die primären Augenblasen ausgestülpt haben. Nach HERTWIG.

*au.l* laterale Wand der Augenblase, *st* ihre untere Wand, welche in den Sehstiel (*st*) übergeht, *lp* Linsenplatte, *v* Hohlraum im Vorderhirnbläschen (dritter Ventrikel), der sich in den Hohlraum des Augenstiels (*st*) und der Augenblase fortsetzt, *tr* Boden des Vorderhirnbläschens, der, zwischen den beiden Sehstielen gelegen, sich später nach unten zum Trichter ausstülpt. Da in dieser Gegend kein Mesenchym entwickelt ist, liegt dem Hirnboden, das äußere Keimblatt dicht an und liefert später die RATHKESche Tasche.



sie sich mehr und mehr abschnüren, nur noch durch den engen Augenblasenstiel in Verbindung (Fig. 328 u. 329 *st*). Sie besitzen im Innern eine Höhle, die durch den engen Kanal des Augenblasenstiels mit dem Ventrikelsystem des Gehirns im Zusammenhang steht. Mit ihrer lateralen Fläche legen sie sich an das Hornblatt, die spätere Epidermis des Kopfes, bei ihrer Hervorstülpung entweder unmittelbar an, wie beim Hühnerembryo, oder werden, wie bei den Säugetieren, von ihm nur durch eine sehr dünne Zwischenschicht getrennt. Bald darauf wird die primäre Augenblase durch Einstülpung in einen Becher in ähnlicher Weise umgewandelt wie die Keimblase des Amphioxus in die Gastrula. Die Einstülpung findet an zwei Stellen statt, einmal an ihrer lateralen, dem Hornblatt anliegenden Wand, und zweitens an ihrer unteren Fläche, welche mit der Basis der Hirnblasen in einer Flucht liegt. An diesen Stellen legen sich noch zwei andere Teile des Auges, fast gleichzeitig mit der Umwandlung der Blase in den Becher an, nämlich die Linse und der Glaskörper.



Die erste Anlage der Linse erfolgt beim Hühnerembryo schon am 2. Tage der Bebrütung, beim Kaninchen etwa 10 Tage nach der Befruchtung des Eies, beim Menschen am Anfang der 4. Woche (Fig. 328). An der Stelle, wo das Hornblatt über die Oberfläche der primären Augenblase hinzieht, verdickt es sich ein wenig und liefert die Linsenplatte (*lp*), welche sich bald darauf zu einer kleinen Grube einstülpt (Fig. 329 *lg*). Indem die Linsengrube sich vertieft, wobei ihre Ränder sich entgegenwachsen und sich endlich berühren, entwickelt sich aus ihr das Linsensäckchen (Fig. 330 *ls*). Dasselbe bewahrt noch eine Zeitlang durch einen soliden Epithelstrang (*lst*) den Zusammenhang mit seinem Mutterboden, dem Hornblatt. Zu dieser Zeit wird die laterale Wand der Augenblase gegen die mediale Wand zu eingestülpt.

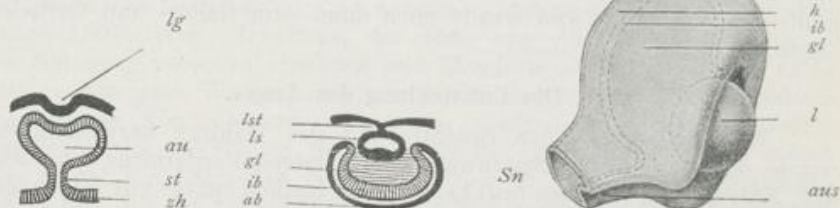


Fig. 329.

Fig. 330.

Fig. 331.

Fig. 329 u. 330. Zwei Schemata zur Entwicklung des Auges.

Fig. 329. Die primäre Augenblase (*au*), durch einen hohlen Stiel (*st*) mit dem Zwischenhirn (*zh*) verbunden, wird infolge der Entwicklung der Linsengrube (*lg*) eingestülpt.

Fig. 330. Die Linsengrube hat sich zum Linsensäckchen (*ls*) abgeschnürt. Aus der Augenblase ist der Augenbecher mit doppelten Wandungen, einer inneren (*ib*) und einer äußeren (*ab*), entstanden. *lst* Linsenstiel, *gl* Glaskörper.

Fig. 331. Plastische Darstellung eines Augenbechers mit Linse und Glaskörper. *ab* äußere Wand des Bechers, *ib* innere Wand desselben, *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, welcher später ganz verschwindet, *Sn* Anlage des Sehnerven (Augenblasenstiel mit Rinnenbildung an seiner unteren Fläche), *aus* Augenspalte, *gl* Glaskörper, *l* Linse.

Hand in Hand mit diesen Vorgängen wird die primäre Augenblase auch von unten her eingestülpt längs einer Linie, die von der Gegend der Linsenplatte (Fig. 328 *lp*) zum Augenblasenstiel (*st*) reicht und sich auf diesen selbst eine Strecke weit noch fortsetzt. Gleichzeitig wuchert hier vom einhüllenden, embryonalen Bindegewebe eine Blutgefäßschlinge, in weiche, gallertige Substanz eingebettet, gegen die untere Fläche der primären Augenblase und ihres Stieles vor (Fig. 331 *aus*) und nimmt an der Bildung des Glaskörpers teil, wie später noch genauer besprochen werden wird.

Wenn wir uns den fertig ausgebildeten Augenbecher noch etwas näher ansehen, so zeigt er zwei Eigentümlichkeiten (Fig. 331). Einmal besitzt er an seiner unteren Wand noch einen Defekt; denn es verläuft hier eine Spalte (*aus*) vom Rande der weiten, die Linse (*l*) umfassenden Öffnung bis zum Ansatz des Stiels (*Sn*). Sie bezeichnet die Stelle, an der das umgebende Mesenchymgewebe in die Becherhöhle hineingewachsen und eine der Grundlagen für den Glaskörper (*gl*) geliefert hat; sie führt den Namen der fötalen Augenspalte. Anfänglich ist sie ziemlich weit, verengert sich dann aber mehr, indem die Ränder der Spalte zusammenrücken, und schließt sich endlich vollständig. Zweitens ist der



Augenbecher, ähnlich dem als Spielzeug gebräuchlichen Vexierbecher, mit doppelten Wandungen versehen, die längs der vorderen Öffnung und der unteren Spalte ineinander übergehen. Sie sollen im folgenden als inneres (Fig. 330 u. 331 *ib*) und äußeres Blatt (*ab*) unterschieden werden; das eine ist der eingestülpte, das andere der nicht eingestülpte Teil der Augenblase. Beim Beginn der Einstülpung (Fig. 331) sind beide Blätter (*ab* u. *ib*) noch durch einen Zwischenraum (*h*) getrennt, der durch den Augenblasenstiel (*Sn*) in den dritten Ventrikel führt, in der Folgezeit aber in demselben Maße enger wird, als sich im Inneren der Glaskörper (*gl*) vergrößert. Auch auf dem Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo (Fig. 332) ist noch ein kleiner Zwischenraum zwischen den doppelten Wandungen des Bechers zu sehen. Schließlich kommen äußeres und inneres Blatt dicht aufeinander zu liegen. Den Inhalt des Auges bilden dann die Anlagen der Linse (*le* u. *lf*) und des Glaskörpers (*gl*). Der Glaskörper füllt den Grund, die Linse die Öffnung des Bechers aus.

Bei dem Einstülpungsprozeß hat auch der Augenblasenstiel seine Form verändert. Ursprünglich ist er ein enges Rohr mit epithelialer Wandung, geht dann aber in einen mit doppelter Epithelwand versehenen Halbkanal über, indem seine untere Fläche durch die Bindegewebswucherung, welche nach vorn den Glaskörper liefert, auch mit eingestülpt wird. Später legen sich die Ränder des Halbkanals zusammen und verwachsen untereinander. Hierdurch wird der Bindegewebsstrang mit der in ihm verlaufenden Arteria centralis retinae in das Innere des Stiels, der nun eine ganz kompakte Bildung darstellt, aufgenommen.

An der Entwicklung des Auges nimmt endlich das Mesenchym, abgesehen davon, daß es den Glaskörper liefert, auch noch dadurch Anteil, daß seine an den Augenbecher angrenzende Schicht sich zur Blutgefäßhaut und zur Faserhaut des Auges differenziert.

Die hier in aller Kürze gegebene Skizze von der Entwicklung des Auges ist jetzt im einzelnen noch weiter zu vervollständigen.

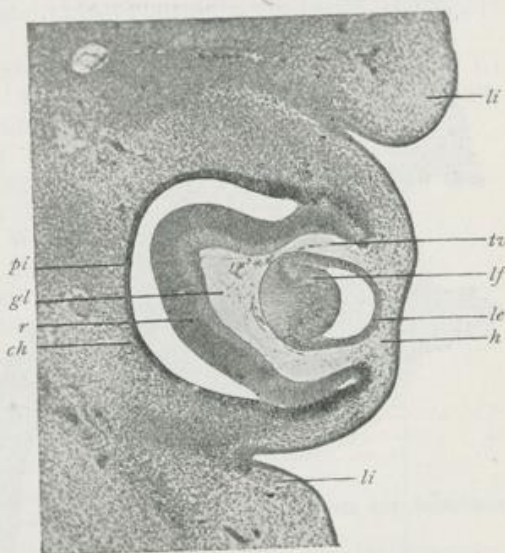


Fig. 332. Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo aus dem 2. Monat. Nach HERTWIG.

*pi* Pigmentepithel = äußere Lamelle des Augenbechers, *r* Retina = innere Lamelle des Augenbechers; zwischen beiden Lamellen des Bechers ist noch ein schmaler Hohlraum vorhanden. *gl* Anlage des Glaskörpers mit Gefäßen. *ch* Mesenchym, Anlage der Chorioidea und Sclera, *tv* Tunica vasculosa lentis, *lf* hintere verdickte Wand des Linsensäckchens, deren Zellen zu den Linsenfasern ausgewachsen sind, *le* dünnere, vordere Wand, Linsenepithel, *h* Anlage der Hornhaut, *li* Augenlider.



## 1. Die Entwicklung von Linse und Glaskörper.

Das vom Ektoderm vollständig abgeschnürte Linsensäckchen (Fig. 330 *ls*) besitzt eine dicke Wandung, die von zwei bis drei Lagen von Epithelzellen zusammengesetzt wird, und schließt einen von Flüssigkeit erfüllten Hohlraum ein. Nach außen wird es durch eine dünne Membran, welche sich später zur Linsenkapsel (*Capsula lentis*) verdickt, scharfer abgegrenzt. Bald treten in der Ausbildung seiner vorderen

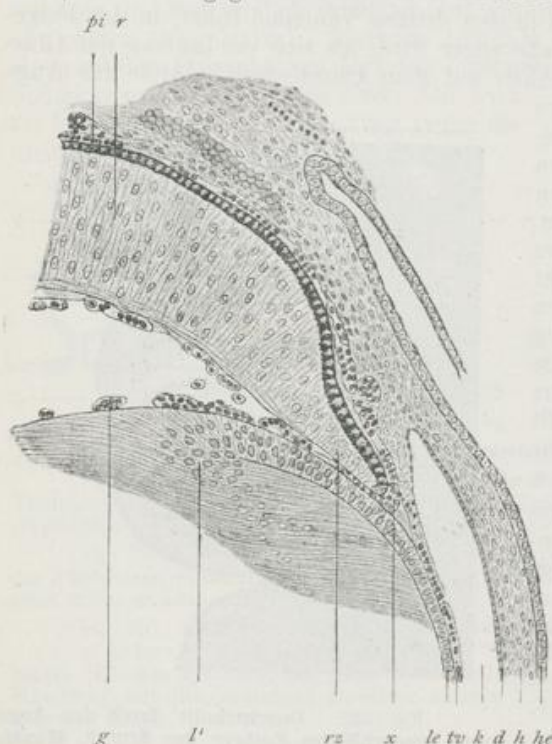


Fig. 333. Teil eines Durchschnitts durch die Augenanlage eines Mäuse-Embryo. Nach KESSLER.

Man sieht einen Teil der Linse, den Rand des Augenbechers, die Hornhaut und Augenkammer, *pi* Pigmentepithel des Auges, *r* Retina, *rz* Randzone des Augenbechers, *g* Gefäße des Glaskörpers in der Gefäßkapsel der Linse, *tv* Tunica vasculosa lentis, *x* Zusammenhang der Aderhaut des Auges mit der Tunica vasculosa lentis, *l'* Übergang des Linsenepithels in die Linsenfasern, *le* Linsenepithel, *k* Augenkammer, *d* DESCEMETSCHE Membran, *h* Hornhaut, *he* Hornhautepithel.

am Äquator gelegene Übergangszone zustande kommt.

Das weitere Linsenwachstum ist ein appositionelles. Um die zuerst entstandenen Fasern, die, weiter in die Länge wachsend, bald den ursprünglichen Hohlraum des Säckchens ganz ausfüllen und den Linsenkern liefern, lagern sich immer neue Fasern herum. Ihre Neubildung findet im Linsenäquator in der oben beschriebenen Übergangszone statt, wo sich die kubischen Zellen des Linsenepithels durch Teilung längere Zeit vermehren und zu Zylinderzellen werden, die ihrerseits wieder zu langen Fasern auswachsen und sich zwischen Linsenkern und Linsenepithel dazwischen schieben. Parallel zueinander angeordnet,

und hinteren Wand erhebliche Differenzen auf (Fig. 332). Im Bereich der vorderen Wand flacht sich das Epithel (*le*) mehr und mehr ab und wandelt sich in eine einfache Lage kubischer Elemente um, die in der Linse des Erwachsenen das sogenannte Linsenepithel bilden (*le*). An der hinteren Wand dagegen nehmen die Zellen an Länge sehr bedeutend zu und wachsen zu langen Fasern aus, die einen hügelartigen Vorsprung in die Höhle des Säckchens bedingen (Fig. 332 *lf*). Die Fasern stehen senkrecht auf der hinteren Wand und werden nach dem Linsenäquator (Fig. 333 *l'*) zu kürzer und schließlich zu gewöhnlichen Zylinderzellen, und diese gehen wieder, indem sie noch niedriger werden, in die kubischen Zellen des Linsenepithels über, so daß zwischen diesen und den Linsenfasern eine



verbinden sich die neu entstandenen Fasern zu Blättern, die in Schichten übereinander liegen und sich an mazerierten Linsen wie die Schalen einer Zwiebel ablösen lassen. Alle Fasern (Fig. 334 *lf'*, *lf''*) reichen von der vorderen bis zu der hinteren Fläche und treffen an ihnen mit ihren vorderen resp. hinteren Enden in regelmäßigen Linien zusammen, welche beim Embryo und beim Neugeborenen zwei dreistrahlig Figuren, die sogenannten Linsensterne (Fig. 334 *vst* u. *hst*) darstellen. Diese zeigen die Eigentümlichkeit, daß ihre Strahlen an der vorderen und an der hinteren Linsenfläche alternierend gestellt sind, derart, daß die drei Strahlen des einen Sterns die Zwischenräume der drei Strahlen des anderen Sterns halbieren. Beim Erwachsenen wird die Figur eine kompliziertere, indem an jedem der drei Hauptstrahlen noch seitliche Strahlen entstehen.

Beim Erwachsenen bestehen bekanntlich keine besonderen Ernährungsvorrichtungen für die Linse, da sie sich nach erlangter Größe nur wenig verändert und jedenfalls nur einen geringen Stoffwechsel besitzt. Anders liegt die Sache beim Embryo. Hier bildet sich zur Zeit des lebhafteren Wachstums auch ein besonderer Ernährungsapparat; die Linse ist mit einer besonderen Gefäßhaut (Tunica vasculosa lentis) versehen (Fig. 332 *tv*, 333 *g*). Darunter versteht man eine an Blutgefäßen reiche Bindegewebsmembran, welche, nach außen von der Linsenkapsel gelegen, sie allseitig einschließt. Beim Menschen ist sie im 2. Monat der Entwicklung bereits deutlich vorhanden. Ihre Gefäße stammen von der Arteria hyaloidea ab, die an der Papilla nervi optici sich von der Art. centralis retinae abzweigt und in geradem Verlauf durch den Glaskörper zur Linse geht (Fig. 335 *A*). An der hinteren Wand derselben teilt sich die

Art. hyaloidea in stärkere Stämmchen, die, in zahlreichere, feinere Zweige aufgelöst, sich um den Linsenäquator herumbiegen und nach der Mitte der vorderen Fläche verlaufen (Fig. 335 *B*). Hier hören sie in der Mitte der Pupille mit Endschlingen auf; auch gehen sie Verbindungen mit Gefäßen der mittleren Augenhaut, den Ciliararterien, ein (Fig. 333 *x*). Ihre größte Ausbildung erreicht die Gefäßhaut im 7. Monat, von welcher Zeit an sie sich zurückzubilden beginnt. Gewöhnlich ist sie vor der Geburt vollständig verschwunden; nur in Ausnahmefällen bleibt der Teil bestehen, welcher, auf der vorderen Linsenfläche gelegen, das Sehloch ausfüllt und als Membrana pupillaris (Fig. 335 *A* u. *B*, *Mp*) unterschieden wird. Ihre Erhaltung beim Neugeborenen bezeichnet man als Atresia pupillae congenita. Gegen Ende des embryonalen Lebens hat übrigens auch die Linse selbst ihr Hauptwachstum beendet. Denn nach Wägungen, die vom Anatomen HUSCHKE angestellt worden sind, hat sie beim Neugeborenen ein Ge-

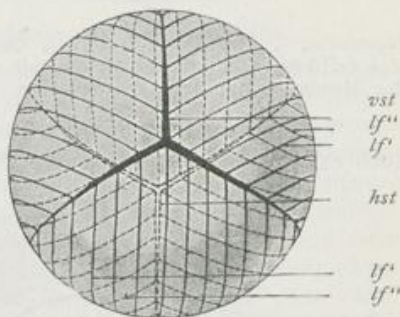
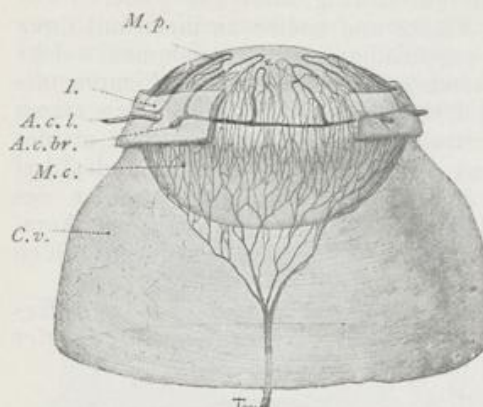


Fig. 334. Schema zur Anordnung der Linsenfasern.

Man sieht die entgegengesetzte Lage des vorderen (*vst*) und des hinteren Linsensternes (*hst*), *lf'* Verlauf der Linsenfasern an der vorderen Linsenfläche und Ende am vorderen Linsenstern, *lf''* Fortsetzung derselben Fasern zum hinteren Linsenstern an der hinteren Fläche.



wicht von 123 mg, beim Erwachsenen 190 mg, so daß die gesamte Zunahme, die das Organ während des Lebens erfährt, nur 67 mg beträgt.



capsularis; *I.* Iris; *C.v.* Glaskörper, Corpus vitreum; *A.c.l.* Arteria ciliaris longa; *A.c.br.* Arteria ciliaris brevis, die mit dem Circulus iridis major und den Gefäßen der Membrana pupillaris anastomosiert.

Fig. 335 A. Tunica vasculosa lentis mit ihren Zuflüssen von einem 8 Monate alten menschlichen Fötus. Nach KOLLMANN.

Ein Teil des Glaskörpers (*C.v.*) und die Iris (*I.*), aus der ein großes Stück ausgeschnitten ist, sind in der Umgebung der Linse mit ihrer Gefäßhaut (*M.c.*) erhalten. Die Gefäße sind injiziert.

† Arteria hyaloidea, die den Glaskörper durchsetzend, sich in der Nähe der hinteren Linsenfläche in acht divergierende Äste auflöst und sich vor der Linse in der Membrana pupillaris mit Randschlingen ausbreitet. *M.p.* Membrana pupillaris; *M.c.* Membrana

Die Entwicklung des Glaskörpers ist ein augenblicklich viel untersuchtes Thema. Durch neuere Arbeiten ist es fraglich geworden, ob,

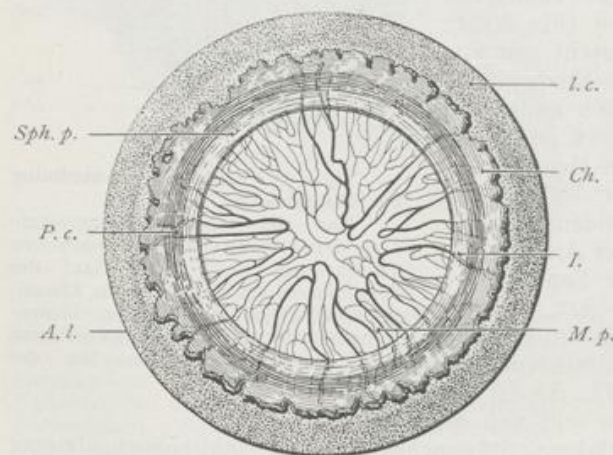


Fig. 335 B. Linse mit einem Teil der Chorioidea und der Membrana pupillaris von einem 7 Monate alten menschlichen Fötus frei präpariert und von der vorderen Fläche gesehen. Die Blutgefäße sind injiziert. Nach KOLLMANN.

Die Iris (*Sph.p.*) und ein Teil der Chorioidea (*Ch.*) sind in ihrer natürlichen Lage belassen, um die Beziehungen der Iris zu der Membrana pupillaris zu zeigen. Einige Gefäße, die mit denen der Pupillarmembran anastomosieren, sind auf ihrem Verlauf durch die Iris zu sehen.

*L.c.* Linse (Lens crystallina); *Ch.* Chorioidea; *I.* Iris; *P.c.* Ciliarfalte (Plica ciliaris); *Sph.p.* Sphincter pupillae; *A.l.* Äquator der Linse; *M.p.* Membrana pupillaris.

inneres Blatt des Augenbeckers) abstammenden Teil und 2. einen mesodermalen oder mesenchymatischen Teil unterschieden. Die Elemente doppelter Herkunft sind später, wie FRÖRIEP bemerkt, „auf das innigste miteinander

wie man früher lehrte, das durch die fötale Augenspalte in den Becher hineingewachsene Gallertgewebe (siehe S. 320) sich allein zum Glaskörper umwandelt, vielmehr soll auch das Linsensäckchen und das innere Blatt des Augenbeckers bei seiner Bildung mitbeteiligt sein.

KÖLLIKER hat daher in der Zusammensetzung des Glaskörpers zwei genetisch verschiedene Bestandteile. 1. einen primitiven, von Zellen des äußeren Keimblattes (Linsensäckchen,



verbunden derart, daß eine neue Gewebseinheit, der definitive Glaskörper, aus ihrer Verbindung entsteht, dessen Charakter jedoch begreiflicherweise nicht durch die äußerst zarte und hinfällige ektodermale Grundlage, sondern durch den kräftigen, mesodermalen Einbau bestimmt wird“.

(Man vergleiche auch des Verfassers Lehrbuch, IX. Aufl., S. 602, 603.)

Der beim Erwachsenen ganz blutgefäßleere Glaskörper ist beim Embryo mit Blutgefäßen versehen, die von der schon früher erwähnten Art. hyaloidea abstammen (Fig. 335 A). Dieselben bilden sich in dem letzten Monat des Embryonallebens zugleich mit der Ernährungshaut der Linse zurück. Nur ein Rudiment des Hauptstammes, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn zur hinteren Fläche der Linse verläuft, bleibt als ein mit Flüssigkeit erfüllter Hohlkanal erhalten und bildet den aus der deskriptiven Anatomie bekannten Canalis hyaloideus.

## 2. Die Entwicklung der Augenhäute und des Sehnerven.

Der Augenbecher wird gleichzeitig mit der ihn umhüllenden Mesenchymschicht, welche sich in die mittlere und in die äußere Augenhaut sondert, weiter umgebildet, so daß eine gemeinsame Besprechung beider geboten erscheint. Zum Ausgang diene das in Fig. 332 dargestellte Stadium, auf welchem der Augenbecher mit einer noch weiten Öffnung das Linsensäckchen umfaßt. Zwischen das Säckchen und das Ektoderm, von dem es sich abgeschnürt hat, ist bei den Säugetieren und beim Menschen schon gleich während der Abschnürung eine dünne Mesenchymschicht dazwischengetreten. Sie verdickt sich bei ihnen jetzt rasch, indem Zellen aus der Umgebung in sie einwandern, und sondert sich dabei in zwei verschiedene Lagen. Die eine wird gefäßhaltig, liegt der vorderen Linsenfläche unmittelbar auf und stellt den vorderen Abschnitt der früher erwähnten Gefäßhaut der Linse dar und zwar jenen Bezirk, der die Öffnung des Augenbechers als Membrana pupillaris verschließt. Die andere Lage ist gefäßlos, grenzt an das äußere Keimblatt an und stellt die Anlage für die Hornhaut des Auges dar. Bald werden beide Schichten schärfer voneinander abgegrenzt dadurch, daß sich zwischen ihnen ein schmaler, mit Flüssigkeit erfüllter Spaltraum ausbildet, welcher nichts anderes als die mit Humor aqueus erfüllte Augenkammer ist.

Währenddem hat auch der epitheliale Augenbecher selbst seine Beschaffenheit verändert. Seine äußere und seine innere Lamelle werden immer verschiedenartiger voneinander. Die äußere (Fig. 332 u. 333 *pi*) bleibt dünn und stellt eine einfache Lage kubischer Epithelzellen dar. In ihnen lagern sich schwarze Pigmentkörnchen in immer reicheren Maße ab, bis schließlich die ganze Lamelle auf dem Durchschnitte als ein schwarzer Streifen erscheint. Die innere Schicht (*r*) dagegen bleibt mit Ausnahme eines Teils der Randzone ganz frei von Pigment; sie verdickt sich bedeutend, indem die Zellen, wie in der Wand der Hirnblasen, mehrfach übereinander liegen, sich strecken und spindelige Formen annehmen. Ferner treten Bechergrund und Becherhantel in einen Gegensatz zueinander und eilen verschiedenen Bestimmungen entgegen; denn der eine wandelt sich zur Netzhaut um, der andere ist in hervorragendem Maße an der Bildung des Ciliarkörpers und der Iris beteiligt.



Der Becherrand (Fig. 333 *rz*, 336 u. 337) verdünnt sich stark, indem sich die Zellen seines inneren Blattes in einfacher Schicht anordnen, eine Zeitlang noch zylindrisch sind, dann eine kubische Form annehmen. Mit seiner Verdünnung geht gleichzeitig eine Ausdehnung in der Fläche einher. Infolgedessen wächst jetzt der Rand des Bechers in die oben beschriebene, mittlerweile noch größer gewordene Augenkammer zwischen Hornhaut und vordere Linsenfläche hinein, bis er nahezu die Mitte derselben erreicht hat. Er umgrenzt dann schließlich nur noch eine Öffnung, die in die Höhle des Augenbechers hineinführt, das Sehloch oder die Pupille. Von dem Randbezirk des Bechers leitet sich die Pigmentschicht der Iris her (Fig. 336 *1* u. *2*). Wie in der äußeren, lagern sich jetzt auch in der inneren Epithellamelle Pigment-

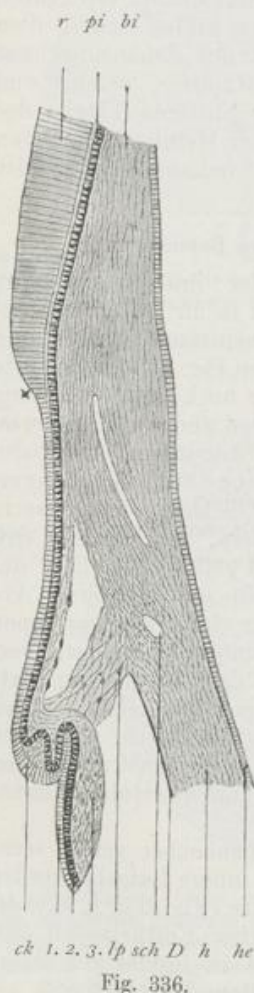


Fig. 336.

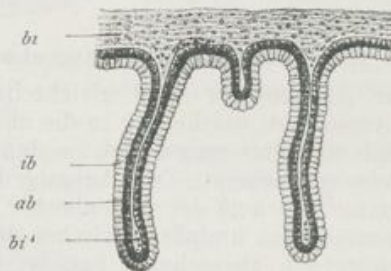


Fig. 337.

Fig. 336. Durchschnitt durch den Randteil des Augenbechers von einem Embryo der Singdrossel (*Turdus musicus*). Nach KESSLER.

*r* Retina, *pi* Pigmentepithel der Retina (äußere Lamelle des Augenbechers), *bi* bindegewebige Umhüllung des Augenbechers (Chorioidea und Sclera), *x* Ora serrata (Grenze zwischen Randzone und Grund des Augenbechers), *ck* Ciliarkörper, *1*, *2*, *3* Iris, *1*, *2*, *3* äußere und innere Lamelle der Pars iridis retinae, *lp* Bindegewebsplatte der Iris, *lp* Ligamentum pectinatum iridis, *sch* SCHLEMMER'Scher Kanal, *D* DESCOMET'Sche Membran, *h* Hornhaut, *he* Hornhautepithel.

Fig. 337. Querschnitt durch den Ciliarteil des Auges von einem Katzen-Embryo von 10 cm Länge. Nach KESSLER.

Man sieht drei durch Einfaltung des Augenbechers entstandene Ciliarfortsätze (Processus ciliares), *bi* bindegewebiger Teil des Ciliarkörpers, *ib* inneres Blatt, *ab* äußeres pigmentiertes Blatt des Augenbechers, *bi'* Bindegewebsblatt, das in die Epithelfalte eingedrungen ist.

körnchen ab, so daß schließlich beide nicht mehr als getrennte Lagen zu unterscheiden sind. Mit der Flächenausbreitung des Becherrandes hält die ihm von außen anliegende Mesenchymhülle gleichen Schritt. Sie verdickt sich und liefert das mit Gefäßen reich versehene Stroma der Iris (Fig. 336 *3*). Dieses geht bei Säugetieren (Fig. 333 *x*) eine Zeitlang in die Tunica vasculosa lentis (*tv*) über, infolgedessen das Sehloch bei den Embryonen durch eine feine, blutgefäßführende Bindegewebsschicht verschlossen ist, wie schon früher (S. 323) erwähnt wurde.



Eine interessante Veränderung erfährt der an die Pigmentschicht der Iris angrenzende und den Äquator der Linse umgebende Teil des Augenbechers, der ebenfalls noch mit zur verdünnten Randzone hinzugehört (Fig. 336 *ck*). Er bildet sich gemeinsam mit der angrenzenden Mesenchymschicht zu dem Ciliarkörper des Auges um. Der Prozeß beginnt beim Hühnchen am 9. oder 10. Tage der Bebrütung (KESSLER), beim Menschen am Ende des 2. oder Anfang des 3. Monats (KÖLLIKER). Die verdünnte, epitheliale Doppellamelle des Bechers legt sich infolge eines besonders intensiven Flächenwachstums in zahlreiche kurze Falten, die, parallel zueinander gestellt, in radiärer Richtung den Linsenäquator umgeben. Am Wucherungsprozeß beteiligt sich die angrenzende Mesenchymschicht, wie an der Iris, so auch hier und dringt mit feinen Fortsätzen zwischen die Faltenblätter hinein. Über ihre ursprüngliche Form bei Säugetieren gibt ein Querschnitt durch den eingefalteten Teil des Augenbechers von einem 10 cm langen Katzenembryo (Fig. 337) Aufschluß. Er zeigt, daß die einzelnen Falten sehr schmal sind und in ihrem Innern nur eine sehr geringfügige Menge embryonalen Bindegewebes (*bi'*) mit feinen Kapillaren einschließen, daß von den beiden Epithellagen im Unterschied zum Pigmentepithel der Iris nur die äußere (*ab*) pigmentiert ist, während sich die innere (*ib*) auch später unpigmentiert erhält und aus kurzen, zylindrischen Zellen zusammensetzt. Später nehmen die Ciliarfortsätze durch Vermehrung des an Blutgefäßen sehr reichen Bindegewebsgerüsts an Dicke bedeutend zu und gehen eine festere Verbindung mit der Linsenkapsel durch Ausbildung der Zonula Zinnii ein. — Nach neueren Untersuchungen (SZILY, HERZOG) nehmen von den in die Iris und den Ciliarkörper eingebetteten Muskelfasern der *M. sphincter iridis* und der *M. dilatator pupillae* von dem äußeren Epithelblatt des sekundären Augenbechers, die Ciliarmuskeln aus Mesenchymzellen ihren Ursprung. Noch beim Neugeborenen befindet sich der *M. sphincter iridis*, wie berichtet wird, mit der Epithelschicht in Zusammenhang. (Hierüber und über die Entwicklung der Zonula vergleiche auch Lehrbuch, IX. Aufl., S. 607–609.)

Der Grund des Bechers (Fig. 332, 333, 336) liefert den wichtigsten Teil des Auges: die Netzhaut. Seine innere Lamelle (*r*) verdickt sich hier in sehr hohem Grade und gewinnt, indem ihre Zellen zu langen Spindeln werden und sich in mehreren Lagen ineinander schieben, ein ähnliches Aussehen wie die embryonale Hirnwand. Gegen den verdünnten Teil des Augenbechers, welcher die Ciliarfalten bildet, setzt die Netzhaut sich später mit einer gezackten Linie, der *Ora serrata*, ab (in Fig. 336 an der mit einem Kreuz bezeichneten Stelle). Frühzeitig gewinnt sie auch an ihren beiden Flächen eine schärfere Begrenzung durch Ausscheidung zweier feinen Häutchen; gegen die Anlage des Glaskörpers zu grenzt sie sich durch die *Membrana limitans interna*, gegen die äußere Lamelle, die zum Pigmentepithel wird, durch die *Membrana limitans externa* ab.

Im Fortgang der Entwicklung differenzieren sich ihre gleichartigen Zellen in sehr verschiedener Weise, wodurch die bekannten, von MAX SCHULTZE unterschiedenen Schichten zustande kommen. Ihre Gefäße erhalten sie dadurch, daß von der in den Augenblasenstiel eingeschlossenen Art. *centralis retinae* Gefäßschlingen in sie hineinwachsen, eingehüllt von außerordentlich dünnen, bindegewebigen Scheiden.



Von den einzelnen Schichten der Netzhaut entwickelt sich am spätesten die so bemerkenswerte Stäbchen- und Zapfenschicht. Solange sie noch fehlt, ist bei allen Wirbeltieren das innere Blatt des Augenbeckers gegen das äußere durch einen vollkommen glatten Kontur abgegrenzt, der von der *Membrana limitans externa* herrührt. Dann erscheinen auf dieser zahlreiche, kleine, glänzende Höcker, die von den peripheren Enden der äußeren Körner oder der Sehzellen ausgeschieden worden sind. Die Höcker, welche aus einer protoplasmatischen Substanz bestehen und sich in Karmin rot färben, strecken sich in die Länge und erhalten die Form des Innengliedes. Zuletzt setzen sie an ihrer Oberfläche das Außenglied an, welches man wegen seiner lamellosen Struktur mit einer Cuticularbildung vergleichen kann (M. SCHULTZE, W. MÜLLER). Indem die Stäbchen und Zapfen der Sehzellen in dieser Weise über die *Membrana limitans externa* hervorwachsen, dringen sie in die dicht anliegende, äußere Lamelle des Augenbeckers hinein, welche zum Pigmentepithel der Retina (Fig. 336 *pi*) wird; sie kommen mit ihren Außengliedern in kleine Nischen der großen, hexagonalen Pigmentzellen zu liegen, so daß die einzelnen Elemente ringsum durch pigmentierte Scheidewände isoliert werden. 2 ½ Monat vor der Geburt sind alle Schichten der Retina beim menschlichen Embryo ausgebildet. Auch die *Fovea centralis* ist vom 7. Embryonalmonat an nachzuweisen (CHIEVITZ).

Noch einige Worte über die bindegewebige Umhüllung, die dem Grunde des Augenbeckers zugeteilt ist. Sie gewinnt hier ebenso wie am Ciliarkörper und an der Iris ein besonderes, für diesen Abschnitt charakteristisches Gepräge. Sie sondert sich in Gefäß- und Faserhaut, die beim Menschen in der 6. Woche (KÖLLIKER) unterscheidbar werden. Die erste zeichnet sich früh durch ihren Gefäßreichtum aus und entwickelt nach dem Augenbecher zu eine besondere, mit engen Maschen kapillarer Gefäße ausgestattete Schicht, die *Choriocapillaris*. Diese dient zur Ernährung der Pigment-, Stäbchen- und Zapfenschicht des Auges, da ihnen eigene Blutgefäße fehlen. Eine weitere Verschiedenheit im Vergleich zum Ciliarkörper besteht noch darin, daß am Grunde des Augenbeckers die Aderhaut von den angrenzenden Häuten des Auges leicht trennbar ist, während am Ciliarkörper zwischen allen ein fester Zusammenhang stattfindet.

Wenn wir jetzt noch auf die zuletzt besprochenen Entwicklungsprozesse einen Rückblick werfen, so wird uns aus der kurzen Skizze das eine klar hervortreten, daß für die Entstehung der einzelnen Augenabschnitte die Formveränderungen des sekundären Augenbeckers von hervorragender Bedeutung sind. Durch verschiedenartige Wachstumsprozesse, die im V. Kapitel eine allgemeine Besprechung gefunden haben, sondern sich an ihm drei verschiedene Abschnitte. Durch Wachstum in die Dicke und verschiedenartige Differenzierung der mehrfachen Zellenlagen wird die Netzhaut, dagegen durch Ausdehnung in die Fläche ein vorderer, verdünnter Teil gebildet, welcher das Sehloch umgrenzt und durch Faltenbildung in der Umgebung der Linse eine neue Sonderung in zwei Abschnitte eingeht. Aus dem eingefalteten, an der *Ora serrata* von der Netzhaut sich abgrenzenden Abschnitt entwickelt sich der innere Epithelüberzug des Ciliarkörpers, aus dem glatt bleibenden, verdünnten, das Sehloch umgebenden Abschnitt das Pigmentepithel (*Uvea*) der Iris. An dem sekundären Augenbecher hat man mithin jetzt drei Bezirke als Retina-, Ciliar- und Iristeil zu unterscheiden. Jedem Bezirk paßt sich das angrenzende Bindegewebe und namentlich der



Teil, der zur mittleren Augenhaut wird, in eigenartiger Weise an und liefert hier die Bindegewebsplatte der Iris mit ihrer glatten Muskulatur, dort das Bindegewebsgerüst des Ciliarkörpers mit dem Ciliarmuskel, dort die blutgefäßreiche Chorioidea mit der Choriocapillaris und Lamina fusca.

Am Augenbecher war bei seiner Entwicklung eine Spalte an seiner unteren Wand entstanden (Fig. 331 *aus*). Sie bezeichnete die Stelle, an welcher die Anlage des Glaskörpers in das Innere hineingewachsen war. Was ist schließlich ihr Schicksal? Die Spalte, welche in der Literatur meist als Chorioidealspalte aufgeführt wird, ist eine Zeitlang leicht kenntlich, wenn sich in der äußeren Lamelle des Augenbechers Pigment abgelagert hat. Dann nämlich erscheint sie an der unteren, inneren Seite des Augapfels als ein heller, unpigmentierter Streifen, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn bis zum Pupillarrande reicht. Später geht der helle Streifen verloren. Die Augenspalte schließt sich, indem ihre Ränder verwachsen und in der Naht sich Pigment abgelagert. Beim Hühnerembryo geschieht dies am 9. Tage, beim Menschen in der 6.—7. Woche.

Zuweilen wird beim Menschen der normale Entwicklungsprozeß gehemmt, so daß die Ränder der Augenspalte offen bleiben. Dies hat dann meist eine mangelhafte Ausbildung der Gefäßhaut des Auges an der entsprechenden Stelle zur Folge, ein Zeichen, wie sehr die Entwicklung der bindegewebigen Umhüllung — was schon früher betont wurde — von den Bildungsprozessen der beiden Epithelblätter abhängig ist. Es fehlt daher längs eines vom Sehnerven beginnenden Streifens sowohl das Retina- als auch das Chorioidealpigment, so daß nach innen die weiße Faserhaut des Auges durchschimmert und bei der Untersuchung mit dem Augenspiegel wahrgenommen werden kann. Wenn der Defekt sich ganz bis nach vorn zum Rande der Pupille erstreckt, kommt es zu einer Spaltbildung in der Iris, welche bei äußerlicher Besichtigung des Auges leicht auffällt. Die beiden Hemmungsbildungen werden als Chorioideal- und Irisspalte (*Coloboma chorioideae* und *Coloboma iridis*) voneinander unterschieden.

**Die Entwicklung des Sehnerven.** Dadurch, daß die primäre Augenblase durch die Anlage des Glaskörpers von unten her eingestülpt worden ist, steht der Augenblasenstiel (Fig. 331), der die Verbindung mit dem Zwischenhirn vermittelt, mit beiden Blättern des Bechers in direktem Zusammenhang. In das äußere Blatt oder das Pigmentepithel der Retina geht seine dorsale Wand über, in das innere Blatt, welches zur Netzhaut wird, verlängert sich seine ventrale Wand. So hat die Entwicklung einer unteren Augenspalte, abgesehen von der Anlage des Glaskörpers, auch noch eine Bedeutung dafür, daß Retina und Sehnerv in direkter Verbindung bleiben. Denn wenn wir uns die Augenblase allein an ihrer vorderen Fläche durch die Linse eingestülpt denken, so würde die Wandung des Sehnerven sich nur in das äußere, nicht eingestülpte Blatt fortsetzen, dagegen mit der Retina selbst oder dem eingestülpten Teil ohne direkten Zusammenhang sein.

Ursprünglich stellt der Sehnerv eine Röhre mit enger Höhlung dar, welche den Hohlraum der Augenblase mit dem dritten Ventrikel verbindet (Fig. 328). Allmählich geht er in einen soliden Strang über. Bei den meisten Wirbeltieren geschieht dies einfach in der Weise, daß die Wandungen des Stiels durch Wucherung der Zellen sich verdicken, bis der Hohlraum zum Schwund gebracht ist. Bei den Säugetieren wird



in dieser Art nur der größere, an das Gehirn grenzende Abschnitt umgeändert, der kleinere, an die Augenblase sich ansetzende Teil wird eingestülpt, indem sich die Augenspalte noch eine Strecke weit nach rückwärts verlängert und die ventrale gegen die dorsale Wand eindrückt. Hier nimmt demnach der Sehnerv die Form einer Rinne an, in welche sich ein bindegewebiger Strang einbettet mit einem Blutgefäß, das zur Arteria centralis retinae wird. Das Gefäß wird später durch Verwachsung der Rinnenränder ganz in das Innere aufgenommen.

Eine Zeitlang besteht der Sehnerv einzig und allein aus spindeligen, geschichteten, radiär gestellten Zellen und gleicht in seinem feineren Aufbau der Wandung des Gehirns und der Augenblase. Über seine weiteren Umwandlungen und vor allen Dingen über die Entstehung der Nervenfasern in ihm machen sich ähnliche verschiedene Ansichten geltend, wie sie über die Entstehung der peripheren Nervenfasern auf S. 315 besprochen wurden. Indessen geht die Meinung der meisten Forscher dahin, daß die Nervenfasern als Achsenzylinderfortsätze der Ganglienzellen der Retina entstehen und im Sehstiel, den sie gewissermaßen als Leitbahn benutzen, und dessen Zellen nur ein Gliagerüst liefern sollen, nach dem Gehirn zu auswachsen.

Nach außen wird der embryonale Sehnerv von einer Bindegewebshülle umgeben, die sich wie am Gehirn und sekundären Augenbecher 1. in eine innere, blutgefäßreiche und 2. in eine äußere derbfaserige Schicht sondert. Die erste oder die Pialscheide verbindet die weiche Hirnhaut und die Aderhaut des Auges, die zweite oder die Duralscheide ist eine Fortsetzung der Dura mater und geht am Augapfel in die Sklera über. Später gewinnt der Sehnerv eine noch kompliziertere Struktur dadurch, daß die Pialscheide mit gefäßhaltigen Fortsätzen in das Innere hineinwächst und die Nervenbündel und die ihnen zugeteilten, epithelialen Stützzellen mit bindegewebigen Umhüllungen versorgt.

### 3. Die Entwicklung der Hilfsorgane des Auges.

Mit dem Augapfel treten Hilfsapparate in Verbindung, die in verschiedener Weise zum Schutz der Hornhaut dienen: die Augenlider mit den MEIBOMSchen Drüsen und den Wimpern, die Tränen-drüse und der Tränenkanal.

Frühzeitig entwickeln sich das obere und das untere Augenlid, indem die Haut in einiger Entfernung vom Hornhautrande zwei über die Oberfläche hervorragende Falten bildet. Die Falten wachsen von oben und unten über die Hornhaut herüber, bis sie sich mit ihren Rändern berühren, und erzeugen so vor dem Augapfel den durch die Lidspalte geöffneten Conjunctivalsack. Bei manchen Säugetieren und ebenso beim Menschen kommt es während des embryonalen Lebens zu einem vorübergehenden Verschuß desselben. Die Lidränder vereinigen sich in ganzer Ausdehnung und verwachsen mit ihrem Epithelüberzug. Beim Menschen beginnt die Verwachsung im 3. Monat und bildet sich meist kurze Zeit vor der Geburt wieder zurück, welchen Vorgang man als die Lösung der Augenlider bezeichnet. — Während der Verwachsung entwickeln sich an ihrem Rande beim Menschen die MEIBOMSchen Drüsen. Die Zellen des Rete Malpighii fangen an zu wuchern und in die mittlere, bindegewebige Platte der Augenlider solide Zapfen zu treiben, die sich etwas später mit seitlichen Knospen bedecken. Eine Höhlung erhalten die anfangs vollständig soliden Drüsen dadurch, daß die zentral gelegenen Zellen verfetten und sich auflösen. Zur gleichen Zeit etwa erfolgt auch



die Anlage der Augenwimpern, welche mit der Entwicklung der gewöhnlichen Haare übereinstimmt und daher bei diesen in einem späteren Kapitel besprochen werden wird.

Bei den meisten Wirbeltieren gesellt sich zu dem oberen und dem unteren Augenlid noch ein drittes hinzu: die Nickhaut oder Membrana nictitans, welche sich an der inneren Seite des Auges als eine senkrechte Falte der Bindehaut (Conjunctiva) anlegt. Beim Menschen ist sie nur in verkümmertem Zustand als Plica semilunaris vorhanden. Eine Anzahl kleiner Drüsen, die sich in ihr entwickeln, bedingt ein kleines, rötliches Knötchen (die Caruncula lacrimalis).

Ein weiteres Hilfsorgan des Auges, welches dazu bestimmt ist, den Conjunctivalsack feucht und die vordere Fläche der Hornhaut rein zu erhalten, ist die Tränendrüse. Sie entwickelt sich beim Menschen im 3. Monat durch Sprossenbildung des Epithels des Conjunctivalsacks an der Außenseite des Auges an der Stelle, wo die Bindehaut des oberen Augenlides in die Bindehaut des Augapfels übergeht. Die Sprossen verzweigen sich vielfach, sind zunächst, wie die Meibomschen Drüsen, solid und höhnen sich nach und nach vom Hauptausführgang nach den feineren Zweigen zu aus.

Um das im Conjunctivalsack sich ansammelnde Sekret der verschiedenen Drüsen, vornehmlich aber die Tränenflüssigkeit, zu entfernen, hat sich ein besonderer Tränenaussführapparat entwickelt, der von dem inneren Augenwinkel in die Nasenhöhle führt und von den Amphibien an in allen Wirbeltierklassen vorgefunden wird. Bei den Vögeln, den Säugetieren und dem Menschen (Fig. 338) ist die Stelle, an welcher sich der Tränenkanal anlegt, schon äußerlich frühzeitig gekennzeichnet durch eine Furche, welche vom inneren Augenwinkel zur Nasenhöhle führt. Durch sie werden zwei Wülste scharfer abgegrenzt, welche als Oberkieferfortsatz und als äußerer Nasenfortsatz bei der Bildung des Gesichts eine Rolle spielen, wo sie uns später noch weiter beschäftigen werden. Am Grund der Furche entsteht hierauf durch Wucherung der Epidermis eine Epithelleiste, die sich ablöst und später zu einem Kanal aushöhlt. Von den beiden Tränenröhrchen soll das obere auf das Anfangsstück der Epithelleiste zurückzuführen sein, während das untere aus dem oberen nachträglich hervorsproßt (BORN, LEGAL).

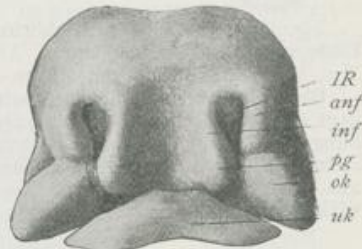


Fig. 338. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryo von 10,5 mm Länge.  $\times 12,5$ . Nach PETER.

JR JACOBSONSche Rinne, anf, inf äußerer und innerer Nasenfortsatz, ok, uk Ober- und Unterkieferfortsatz, pg Processus globularis.

## B. Die Bildung des Gehörorgans.

Die drei Hauptabschnitte, in welche man bei der anatomischen Beschreibung das Gehörorgan zerlegt, werden zweckmäßigerweise auch bei der Darstellung seiner Entwicklungsgeschichte zur Einteilung benutzt. Wir besprechen daher die Entwicklung 1. des inneren Ohres, 2. des Mittelohres (Paukenhöhle und Ohrtrompete) und 3. des äußeren Ohres.



## 1. Die Entwicklung des inneren Ohres.

Das innere Ohr nimmt frühzeitig seinen Ursprung aus dem äußeren Keimblatt, also aus demselben Mutterboden, von dem auch die Anlage des Zentralnervensystems und das Sinnesepithel von allen übrigen Sinnesorganen abstammen. So groß



Fig. 339. Kopf eines menschlichen Embryo (7,5 mm Nackenlänge). Aus His, Menschliche Embryonen.

Oberhalb der ersten Schlundspalte liegt das Ohrbläschen. In der Umgebung der Schlundspalte sieht man sechs mit Ziffern bezeichnete Höcker, aus denen sich das äußere Ohr entwickelt.

beim Erwachsenen seine Komplikation ist, welche ihm auch den Namen Labyrinth eingetragen hat, so einfach verhält sich seine früheste Anlage. Sie beginnt sich an der Rückenfläche des Embryo in der Gegend des Nachhirns (Fig. 303 *gb*), oberhalb der ersten Schlundspalte und des Ansatzes des zweiten Schlundbogens (Fig. 339 oberhalb der Ziffer 3) zu bilden. Hier verdickt sich das äußere Keimblatt in einem kreisförmigen Bezirk und senkt sich alsbald zu einem Hörgrübchen ein (Fig. 340). Es läßt sich dieser Vorgang bei Hühner-Embryonen vom Ende des 2. Brütages an und bei 15 Tage alten Kaninchen-Embryonen [auf das leichteste verfolgen. Das Hörgrübchen

liegt der Wand des verlängerten Markes fast unmittelbar an und ist an seinem Grund mit ihr durch einen kurzen, faserigen Strang, der auch

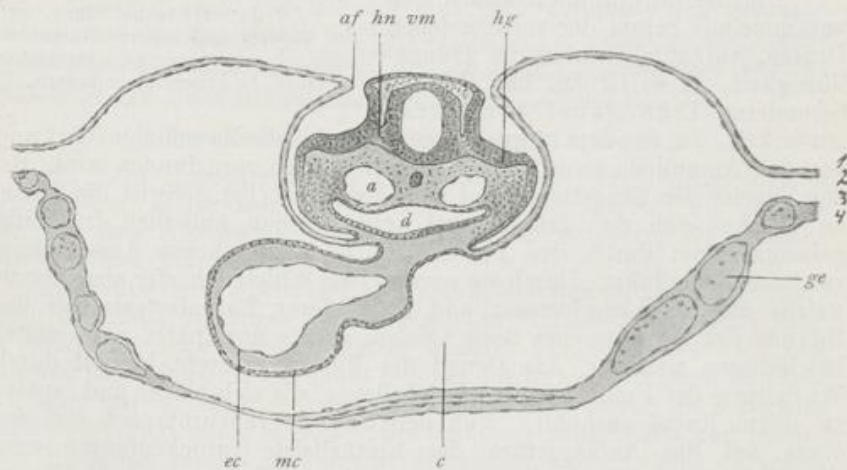


Fig. 340. Querschnitt durch die Hörgrübchen eines Hühner-Embryo am 2. Tage der Bebrütung. Nach HERTWIG.

*hg* Hörgrübchen, *vm* verlängertes Mark, *hn* Anlage des Hörnerven und Ganglion acusticum zwischen Hörgrübchen und verlängertem Mark, *a* die primitiven Aortenbögen, *d* Kopfdarmhöhle, *ec* Endothelhäutchen des Herzens (Endokard), *mc* Anlage der Muskelwand des Herzens, *c* Keimblasencölom, *ge* Gefäße in der Wand des Dottersackes, *af* Amnionfalte, *1* äußeres Keimblatt, *2* Hautfaserblatt, *3* Darmfaserblatt, *4* Darmdrüsenblatt.

viele Zellen einschließt, verbunden. Der Strang (*hn*) ist die schon auf diesem frühen Stadium deutlich ausgeprägte Anlage des Hörnerven mit dem Ganglion acusticum.



Nach kurzem Bestand wandelt sich das Epithelgrübchen (Fig. 309hb) zu einem Hörbläschen um, indem seine Einstülpungsränder einander entgegenwachsen und verschmelzen. Ein solches (Fig. 341hb) zeigt auch der vierwöchentliche menschliche Embryo, mit dessen Augenanlage wir schon früher durch Fig. 328 bekannt geworden sind.

Auf der ersten Stufe seiner Entwicklung gleicht das Gehörorgan der Wirbeltiere im höchsten Grade den Einrichtungen, welche bei den meisten Wirbellosen als Gehörorgane gedeutet werden. Es sind dies unter der Haut gelegene, mit Endolympe gefüllte Bläschen, welche ihren Ursprung ebenfalls von der Epidermis nehmen. Sie sind im Innern von Epithel ausgekleidet, welches aus zwei verschiedenen Arten von Zellen besteht: erstens aus niedrigen, platten Elementen, die gewöhnlich flimmern und dadurch die Flüssigkeit im Innern des Bläschens in Bewegung setzen, und zweitens aus längeren, zylindrischen oder fadenförmigen Hörzellen mit steifen Haaren, die in die Endolympe hineinragen und, meistens zu Gruppen vereint, eine Macula oder Crista acustica herstellen. Zu allen Hörbläschen der Wirbeltiere tritt ferner ein Nerv heran, welcher an den Sinneszellen mit feinen Fäserchen endet. Endlich findet sich noch als eine charakteristische Bildung ein fester, kristallinischer Körper vor, der Hörstein oder Otolith, der mitten in der Endolympe schwebt und durch den Schlag der Flimmerhaare gewöhnlich in eine fibrierende Bewegung versetzt wird. Er besteht aus Kristallen von phosphor- oder kohlensaurem Kalk.

Bei den Wirbeltieren wandelt sich das Hörbläschen, das in der ersten Anlage, wie wir gesehen haben, dieselbe Form wie das Gehörorgan der Wirbellosen aufweist, durch Metamorphosen, bei denen Faltenbildungen und Abschnürungen die Hauptrolle spielen, in ein sehr kompliziertes Gebilde, das häutige Labyrinth, um. Bei den Säugetieren, für welche ich den Hergang näher beschreiben werde, erhält das Hörbläschen bald nach seiner Abschnürung von der Epidermis eine nach oben gerichtete kleine Hervorragung, den Labyrinthanhang (Recessus labyrinthi oder Ductus endolymphaticus, Fig. 343rl); auch beginnt es jetzt mehr in die Länge zu wachsen und noch etwas später sich nach abwärts in einen hakenförmigen Fortsatz (dc), die erste Anlage des Schneckenganges (Ductus cochlearis), zu verlängern. Derselbe ist nach dem Gehirn zu (Fig. 334nh) ein wenig eingekrümmt und liegt mit seiner konkaven Seite dem schon oben erwähnten Hörnerven dicht an, der mittlerweile sich auch weiter entwickelt hat und an dieser Stelle eine gangliöse Anschwellung (gc) zeigt.

Zur besseren Übersicht der folgenden Darstellung wird es dienen, wenn wir jetzt eine obere und eine untere Abteilung am Laby-

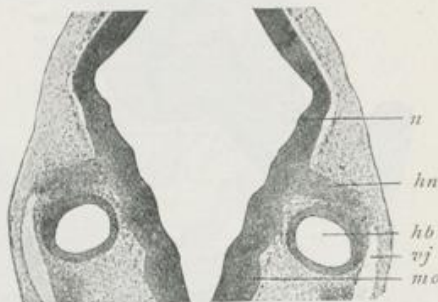


Fig. 341. Frontalschnitt durch die Gegend des verlängerten Markes und durch die Hörbläschen des in Fig. 176 abgebildeten menschlichen Embryo, dessen Augenanlage in Fig. 328 dargestellt ist. Nach HERTWIG.  
n verlängertes Mark mit gut ausgeprägten Neuromeren, hn Hörnerv, hb Hörbläschen, vj Vena jugularis, mo Wand der Medulla oblongata.



rinth unterscheiden. Zwar sind dieselben noch nicht deutlich voneinander abgegrenzt, werden aber auf späteren Stadien durch eine nach innen vorspringende Falte (Fig. 344, 345, 346 f) immer schärfer gesondert.

Die obere Abteilung (pars superior) liefert den Utriculus mit den halbkreisförmigen Kanälen. Von diesen entstehen am frühesten die beiden senkrecht gestellten Kanäle, während der horizontal liegende eine etwas spätere Bildung ist. Wie an den verschiedenen Durchschnitten (Fig. 344 u. 345), noch besser aber an dem durch Rekonstruktion gewonnenen Modell (Fig. 342) zu erkennen ist,

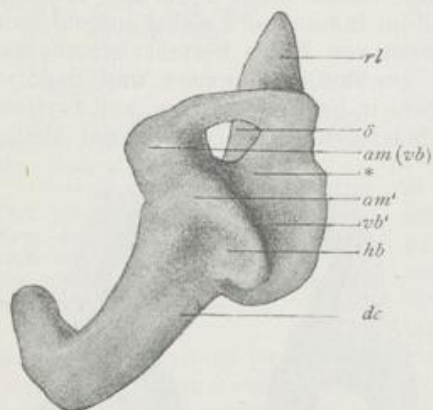


Fig. 342.

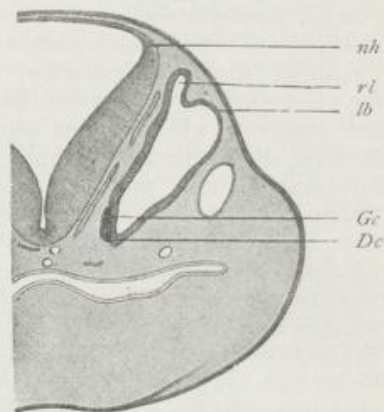


Fig. 343.

Fig. 342. Häutiges Labyrinth der linken Seite eines Schweine-Embryo. Nach einem Wachmodell von R. KRAUSE.

rl Recessus labyrinthi, dc Ductus cochlearis (häutiger Schnecken gang), hb Tasche, aus der sich der horizontale Bogengang entwickelt, am' Erweiterung der Tasche, die zur Ampulle des horizontalen Bogenganges wird, am (vb) vb\* gemeinsame Tasche, aus der sich die beiden vertikalen Bogengänge bilden; am (vb) Erweiterung der gemeinsamen Tasche, aus der die Ampulle des vorderen vertikalen Bogenganges entsteht. In der Tasche ist die Öffnung (δ) entstanden, durch die man den Recessus labyrinthi hindurch erblickt. \* Strecke der Tasche, die zum gemeinsamen Einmündungsschenkel (Sinus superior) wird. vb' Teil der gemeinsamen Tasche, der den hinteren vertikalen Bogengang liefert.

Fig. 343. Senkrechter Durchschnitt durch die Labyrinthblase eines Schaf-Embryo von 1,3 cm Länge. 30fach vergrößert. Nach BÖTTCHER.

nh Wand des Nachhirns, rl Recessus labyrinthi, lb Labyrinthbläschen, Gc Ganglion cochleare, welches einem Teil des Labyrinthbläschens (Dc) anliegt, der zum Schnecken gang auswächst.

entwickeln sich die halbkreisförmigen Kanäle dadurch, daß von der Blasenwand mehrere Ausstülpungen hervorgetrieben werden, welche die Form von dünnen Taschen oder Scheiben (hb, vb) und einen halbkreisförmigen Umriß besitzen. An jeder derartigen Ausstülpung weitet sich nun der Randteil in bedeutenderem Maße aus, während im übrigen Bezirke die beiden Epithelblätter sich fest aufeinander legen und zu verkleben beginnen. Infolge dieses einfachen Vorganges erhält man einen halbkreisförmigen Kanal, der an zwei Stellen mit dem ursprünglichen Hohlraum des Bläschens kommuniziert und sich an einer der Mündungen frühzeitig zur Ampulle ausweitert (Fig. 342 am u. am'). Bald verschwindet der mittlere Teil, in welchem die Verklebung stattgefunden hat, indem das Epithelhäutchen durch Wucherung des Bindegewebes durchbrochen wird (Fig. 342 δ). Zwischen der Entwicklung des horizontalen und der



beiden vertikalen Bogengänge besteht eine interessante, von R. KRAUSE entdeckte Verschiedenheit. Während nämlich der horizontale Bogengang für sich als eine kleine Tasche angelegt wird (Fig. 342 *hb*), nehmen die beiden vertikalen Gänge aus einer einzigen größeren, taschenförmigen Anlage (Fig. 342 *am (vb) \* vb'*) gemeinsam ihren Ursprung. Denn an der großen Tasche legen sich an zwei verschiedenen Stellen die Wandungen aufeinander und verschmelzen. An einer dieser Stellen hat sich an dem Präparat, nach welchem das Modell (Fig. 342) rekonstruiert worden ist, schon eine Öffnung ( $\delta$ ) in der Tasche durch Resorption der verlöteten Epithelstrecke gebildet, während an der zweiten Stelle (*vb'*) die Epithelmembran noch erhalten ist. Zwischen den verklebten Teilen der Tasche bleibt eine mittlere Strecke, die mit einem Stern im Modell bezeichnet ist, offen und wird zum gemeinsamen

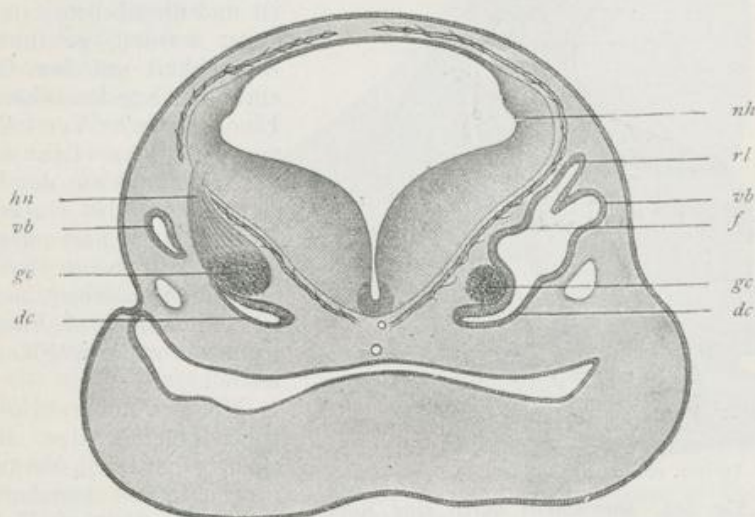


Fig. 344. Querschnitt durch den Kopf eines 1,6 cm langen Schaf-Embryo in der Gegend der Labyrinthblase. Auf der rechten Seite ist ein mitten durch die Labyrinthblase geführter Schnitt gezeichnet, links ein etwas mehr nach vorn fallender. Nach BÖTTCHER.

*hn* Hörnerv, *vb* vertikaler Bogengang, *gc* Ganglion cochleare (spirale), *dc* Ductus cochlearis, *f* einspringende Falte, wodurch die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird, *rl* Recessus labyrinthi, *nh* Nachhirn.

Ausmündungsschenkel (Sinus superior) der beiden vertikalen Bogengänge. Was von der oberen Abteilung des Hörbläschens übrig bleibt, nachdem aus seiner Wandung die drei halbkreisförmigen Kanäle hervorgewuchert sind, nennen wir den Utriculus (Fig. 345–347 *U*).

Währenddem gehen nicht minder bedeutungsvolle und eingreifende Veränderungen auch an dem unteren Teile der Labyrinthblase vor sich und führen zur Entstehung des Sacculus und der Schnecke. Die untere Abteilung (Fig. 346 *S*) grenzt sich durch eine immer tiefer werdende Einschnürung (*f*) gegen den Utriculus (*U*) ab und bleibt schließlich mit ihm nur noch durch ein sehr enges Röhrchen (Canalis utriculo-saccularis) in Verbindung (Fig. 347 *R*). Da die Einschnürung gerade die Stelle des Labyrinthbläschens trifft, von welcher der Labyrinthanhang entspringt, so kommt später die Einmündung



des letzteren in den Bereich des Canalis utriculo-saccularis, etwa in seine Mitte, zu liegen (Fig. 347 R). Es entsteht auf diese Weise ein Bild, als ob der Labyrinthanhang an seinem Ursprung sich in zwei feine Röhrchen spaltet, von denen das eine in den Sacculus, das andere in den Utriculus führt.

Durch eine zweite, tiefe Einschnürung (Fig. 346, 347) sondert sich der Sacculus (S) von dem noch in Entwicklung begriffenen Schnecken- gang (Dc); und auch hier erhält sich noch ein Zusammenhang nur durch ein sehr dünnes Verbindungsanälchen (*cr*), den Canalis reuniens (HENSEN). Der Schnecken- gang selbst wächst bedeutend in die Länge und beginnt sich dabei in dem weichen Gallertgewebe in Spiraltouren (Fig. 347 C) aufzurollen, und zwar so, daß er beim Menschen  $2\frac{1}{2}$  Win-

dungen beschreibt. Indem die erste Windung die größte ist und die nächsten immer enger werden, gewinnt er Ähnlichkeit mit dem Gang eines Schnecken- gehäuses. Eine plastische Vorstellung vom häutigen Labyrinth, das schließlich aus den Umwandlungen des einfachen Hörbläschens hervorgegan- gen ist, gibt das in Fig. 348 abgebildete, von einem 10 cm langen Schweine- Embryo angefertigte Wachs- modell.

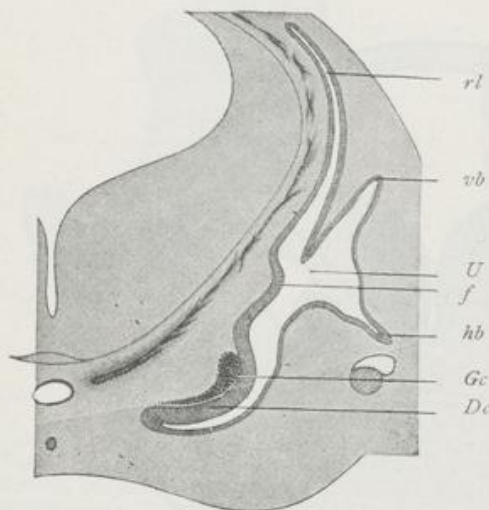


Fig. 345. Querschnitt durch eine Kopfhälfte eines Schaf-Fötus von 2 cm Länge in der Gegend des Labyrinths. 30fach vergrößert. Nach BÖTTCHER.

*rl* Recessus labyrinthi, *vb*, *hb* vertikaler, horizontaler Bogengang, *U* Utriculus, *f* einspringende Falte, durch welche die Labyrinth- blase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird, *Dc* Ductus cochlearis, *Gc* Ganglion cochleare.

artig und überziehen den größten Teil der Oberfläche des Labyrinth. Die Hörzellen dagegen verlängern sich, werden zylindrisch und spindelförmig und erhalten auf der freien Oberfläche Haare, die in die Endolympe hineinragen. Dadurch, daß das Bläschen sich in die verschiedenen Abteilungen sondert, wird auch das Hörepithel in ebenso viele einzelne Flecke zerlegt, zu denen sich dann der Hörnerv begibt; es zerfällt in je eine Macula acustica im Sacculus und Utriculus, in je eine Crista acustica in den Ampullen und in eine besonders kompliziert gestaltete Endigung im Schnecken- gang. Hier wächst es zu einem langen, spiraligen Bande aus, das unter dem Namen des Cortischen Organes bekannt ist. Ebenso wird der ursprünglich einfache Hörnerv, wenn sich das Hörepithel in Maculae, Cristae und Cortisches Organ sondert, in einzelne Äste aufgelöst, in den N. vesti-

Mit den äußeren Form- veränderungen des Bläs- chens gehen auch Verände- rungen in der Beschaffen- heit seines Epithels einher. Es sondert sich in die in- differenten, nur als Über- zug dienenden Epithelzellen und in die eigentlichen Hörzellen. Die ersteren platten sich ab, werden kubisch oder schüppchen-



buli, der wieder in verschiedenen Zweigen zu den Maculae und Cristae tritt, und in den N. cochleae. Auch das zum Hörnerv gehörige, ursprünglich einfache Ganglion acusticum wird in zwei Abschnitte getrennt. Der dem N. vestibuli zugeteilte Abschnitt liegt bei Erwachsenen vom Endgebiet weiter entfernt, als Intumescencia gangliiformis Scarpa im inneren Gehörgang; der zum N. cochleae gehörige Teil dagegen ist beim Embryo dem Schnecken gang eng verbunden (Fig. 344, 345 Gc) und wächst in demselben Maße, wie sich dieser vergrößert, zu einem dünnen Bande aus, welches unter dem Namen des Ganglion spirale bekannt ist (Fig. 351 Gsp).

Um die Bildungsgeschichte des inneren Ohres zu vollenden, bleibt uns jetzt noch zu verfolgen, in welcher Weise sich aus dem Gallertgewebe, das die aus dem Hörbläschen entstandenen epithelialen Teile ringsum einschließt, das knöcherne Labyrinth und die perilymphatischen Räume entwickeln. Es findet hier Ähnliches statt wie bei der Bildung des Nervenrohrs und des Auges, bei denen sich auch im Anschluß an die epithelialen Teile die bindegewebige Umgebung in besonderer Weise umgestaltet. Die Vergleichung läßt sich bis in Einzelheiten durchführen. Wie das Nervenrohr und der epitheliale Augenbecher, so werden auch die vom primitiven Hörbläschen herrührenden Abschnitte zunächst von einer weichen, blutgefäßführenden Bindegewebsschicht umhüllt. Der Pia mater des Gehirns entspricht die Gefäßhaut des Auges und die weiche Ohrkapsel oder die binde-

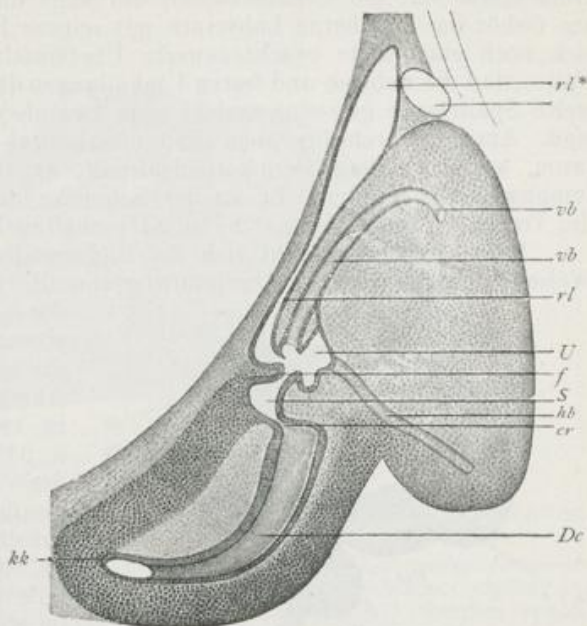


Fig. 346. Nach zwei Durchschnitten durch das Labyrinth eines 2,6 cm langen Schaf-Embryo. Nach BÖTTCHER.

rl Recessus labyrinthi, rl\* ampullenartige Erweiterung desselben, vb, hb vertikaler, horizontaler Bogen gang, U Utriculus, S Sacculus, f Falte, durch welche das Labyrinth in Sacculus und Utriculus zerlegt wird, cr Canalis reuniens. Dc Ductus cochlearis, kk Knorpelkapsel der Schnecke.

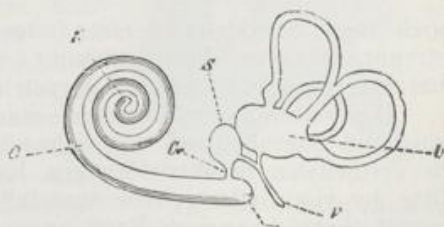


Fig. 347. Schema zur Erläuterung des ausgebildeten häutigen Labyrinths.

U Utriculus, S Sacculus, Cr Canalis reuniens, R Recessus labyrinthi, L Labyrinth anhang, C Schnecke, K Kuppelblindsack, V Vorhofsblindsack des Schneckenkanals.



gewebige Wand des häutigen Labyrinths. Um alle drei Organe hat sich dann eine feste Hülle nach außen zum Schutz entwickelt; am Gehirn die Dura mater mit der Schädelkapsel, am Auge die Faserhaut (Sklera), am Gehör das knöcherne Labyrinth mit seinem Periost. Dazu gesellt sich noch eine dritte beachtenswerte Übereinstimmung. In allen drei Fällen sind die weichen und festen Umhüllungen durch mehr oder minder weite Spalträume getrennt, welche zum Lymphsystem hinzuzurechnen sind. Am Nervenrohr begegnen wir dem Subdural- und Subarachnoidealraum, am Auge dem Perichorioidealspalt, am Gehörorgan den perilymphatischen Räumen, die an der Schnecke den besonderen Namen der Treppen (Scalae, Fig. 351 ST u. SV) erhalten haben.

Im einzelnen vollzieht sich die Bildung der Hüllen in folgender Weise: Bald nach seiner Abschnürung vom Hornblatt breitet sich um

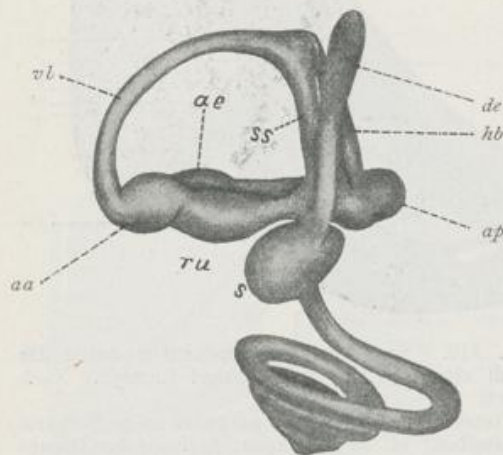


Fig. 348. Modell vom Labyrinth eines Schweine-Embryo von ca. 100 mm N.-St.-L. Medialansicht nach R. KRAUSE.

ss Sinus superior, ru Recessus utriculi, ae äußere Ampulle, aa u. ap vordere und hintere Ampulle, de Ductus endolymphaticus, vb u. hb vorderer und hinterer Bogengang, s Sacculus.

durch dünne Scheidewände einer festeren Zwischensubstanz voneinander getrennt. Indem diese zunimmt, gewinnt das Gewebe bald den Charakter des embryonalen Knorpels (Kk).

Die weiteren Veränderungen sind für die Bogengänge, den Utriculus und Sacculus und den Schneckenkanal gesondert zu verfolgen. Die epithelialen halbkreisförmigen Kanäle liegen nicht genau in der Mitte der von Gallertgewebe ausgefüllten Hohlräume, sondern so, daß sie mit ihrem konvexen Rand an den Knorpel fast unmittelbar anstoßen, an der konkaven Seite dagegen von ihm durch eine dickere Gallertschicht getrennt werden (Fig. 350). Diese sondert sich in drei Lagen: in eine mittlere, in welcher die gallertige Zwischensubstanz erheblich zunimmt und dabei mehr und mehr flüssig wird, und in zwei dünne Grenzlagen, die sich in fibrilläres Bindegewebe umwandeln. Von diesen verbindet sich die eine innig mit dem Epithelrohr, zu dessen Ernährung sie dient, indem sich in ihr ein dichtes Blutgefäßnetz ausbreitet, die andere liegt der Innenfläche der knorpeligen Umhüllung

das Hörbläschen ringsum ein zellenreiches Mesenchym, die häutige Ohrkapsel, aus. Allmählich sondert sie sich in zwei Lagen (Fig. 346 u. 349). In der Umgebung der epithelialen Kanäle nimmt die weiche Zwischensubstanz zwischen den Zellen zu, die teils sternförmig, teils spindelig werden und im ersten Fall längere Ausläufer nach verschiedenen Richtungen entsenden. Es entsteht hier die als Schleim- oder Gallertgewebe (Fig. 349 u. 351g) bekannte Modifikation der Binde substanz, in der auch einzelne Blutgefäße ihren Weg nehmen. Nach außen davon bleiben die Zellen kleiner und dichter zusammengedrängt und sind



an, zu deren Perichondrium sie wird. Das Gallertgewebe der mittleren Lage ist nur von kurzem Bestand. Bald zeigt es Merkmale einer beginnenden Rückbildung. Die sternförmigen Zellen werden mit Fettkörnchen

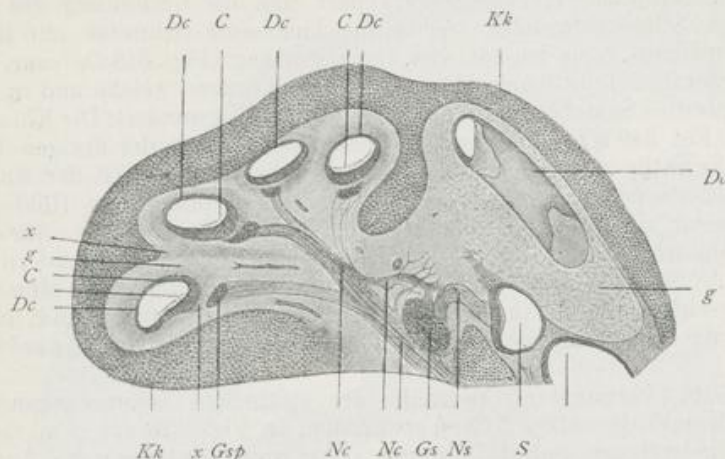


Fig. 349. Durchschnitt durch die Schnecke eines 7 cm langen Schaf-Embryo. 30fach vergrößert. Nach BÖTTCHER.

Kk Knorpelkapsel der Schnecke, S Sacculus mit dem hinzutretenden Nerven (Ns), Gs das mit dem Schneckenerven (Nc) in Verbindung stehende Ganglion, aus welchem Nervenfasern (Ns) für den Sacculus entspringen, Gsp Ganglion spirale, Dc Ductus cochlearis, C Corrisches Organ desselben, g Gallertgewebe in der Umgebung des Ductus cochlearis, x dichtere Bindegewebsschichten.

in der Umgebung ihrer Kerne und in ihren langen Ausläufern erfüllt und zerfallen später. In der gallertigen Grundsubstanz bilden sich durch eine immer mehr zunehmende Erweichung kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Räume; sie vergrößern sich und verschmelzen darauf untereinander, bis schließlich ein großer, mit Perilymphe erfüllter Raum zwischen der bindegewebigen Hülle und dem Perichondrium entstanden ist. Hier und da gehen bindegewebige Stränge von einer Bindegewebsschicht zur anderen und dienen als Brücke den Nerven und Blutgefäßen, welche sich zum häutigen Bogengang begeben. Eine letzte Veränderung tritt endlich noch an der knorpeligen Umhüllung ein, indem sie durch endochondrale Verknöcherung in Knochen substanz übergeführt wird. Somit sind nun die häutigen in die knöchernen Bogengänge eingeschlossen, welche das vergrößerte Abbild der ersten sind.

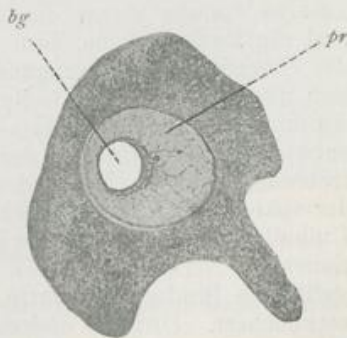


Fig. 350. Schnitt durch den Bogengang eines Hunde-Embryo. Nach KRAUSE.

bg Bogengang, pr perilymphatischer Raum, der noch mit Gallertgewebe ausgefüllt ist.

Entsprechende Veränderungen vollziehen sich in der Umgebung von Utriculus und Sacculus und führen 1. zur Entstehung eines perilymphatischen Hohlraumes, der mit den perilymphatischen Hohlräumen der Bogengänge in Verbindung steht, und 2. zur Entstehung einer



knöchernen Umhüllung, welche den Vorraum oder das Vestibulum begrenzt und den mittleren Abschnitt des knöchernen Labyrinths darstellt.

In komplizierterer Weise verändert sich die Umhüllung des epithelialen Schneckenganges, welche die knöcherne Schnecke mit ihren Treppen liefert. Sie ist zur Zeit, wo der Gang (Fig. 346 *Dc*) nur eine halbe Spiralwindung beschreibt, schon in eine innere, weiche und in eine äußere, festere Schicht, die zum Knorpel (*kk*) wird, gesondert. Die Knorpelkapsel (Fig. 349 *Kk*) hängt mit der knorpeligen Masse der übrigen Teile des Labyrinths zusammen und macht mit ihnen einen Teil der Anlage des Felsenbeins aus; später schließt sie eine linsenförmige Höhle ein und besitzt eine weite Öffnung für den Schneckenerv (Fig. 349 *Nc*). Eine Ähnlichkeit mit einem Schneckengehäuse ist noch nicht zu erkennen. Sie tritt erst allmählich ein und wird durch zwei Momente hervorgerufen, durch Auswachsen des epithelialen Ganges und durch Sonderung des ihn umhüllenden Gewebes in flüssige und in fester werdende Teile.

Beim Auswachsen beschreibt der epitheliale Schneckengang in seiner Kapsel die schon früher erwähnten, in Fig. 351 auf dem Querschnitt getroffenen Spiralwindungen (*Dc*), wobei er immer der Innenfläche der Kapsel (*Kk*) ziemlich dicht angeschmiegt bleibt. In der Mitte seiner Windungen, mithin in der Achse der Kapsel, steigt der Schneckenerv (*Nc*) von der Eintrittsöffnung aus gerade in die Höhe. Seine zahlreichen seitlichen Äste begeben sich zur konkaven Seite des Schneckengangs (*Dc*) und schwellen dort zu einem Ganglion (*Gsp*) an, welches jetzt gleichfalls zu einem spiralen Bande mit ausgewachsen ist. Dem Verlauf des Nerven haben sich auch die ernährenden Blutgefäße angeschlossen. Wenn die Entwicklung so weit fortgeschritten ist, bedarf es nur noch einer histologischen Sonderung im weichen Mesenchym, welches die Knorpelkapsel ausfüllt, um die noch fehlenden Teile des ausgebildeten Schneckengehäuses, die Schneckenachse (*Modiolus*), die *Lamina spiralis ossea*, den knöchernen Schneckengang, die Vorhofs- und die Paukentreppe, zum Vorschein zu bringen (Fig. 351). Wie in der Umgebung der Bogengänge, des Utriculus und des Sacculus, sondert sich das Mesenchym in festere, faserig werdende Binde substanz und in ein immer weicher werdendes Gallertgewebe (*g*). Faserige Binde substanz entwickelt sich erstens in der Umgebung des in die Knorpelkapsel eintretenden Nerven (*Nc*) und der Blutgefäße und liefert die Grundlage der späteren, knöchernen Schneckenachse (*M*); zweitens liefert sie eine Umhüllung der von der Achse zum epithelialen Schneckengang hinziehenden Nervenfasern (*N*), Ganglienzellen (*Gsp*) und Blutgefäße und stellt eine Bindegewebsplatte dar, die später zur *Lamina spiralis ossea* verknöchert. Drittens überzieht sie in dünner Schicht den epithelialen Schneckengang, an welchem sie zur Ausbreitung der Blutgefäße dient, und wird mit ihm als häutiger Schneckengang zusammengefaßt. Viertens kleidet sie die Innenfläche der Knorpelkapsel als Perichondrium (*P*) aus. Fünftens endlich bildet sich eine Bindegewebsplatte (*Y*) zwischen der spiralen Knorpelleiste, die, wie oben beschrieben, von der Kapsel nach innen vorspringt, und der bindegewebigen Schneckenachse (*M*). Sie spannt sich zwischen den einzelnen Windungen des häutigen Schneckengangs aus, so daß der letztere nunmehr in einen weiteren Kanal, dessen Wandung teils knorpelig, teils häutig ist, zu liegen kommt. Der Kanal ist die Grundlage des knöchernen Schneckengangs.



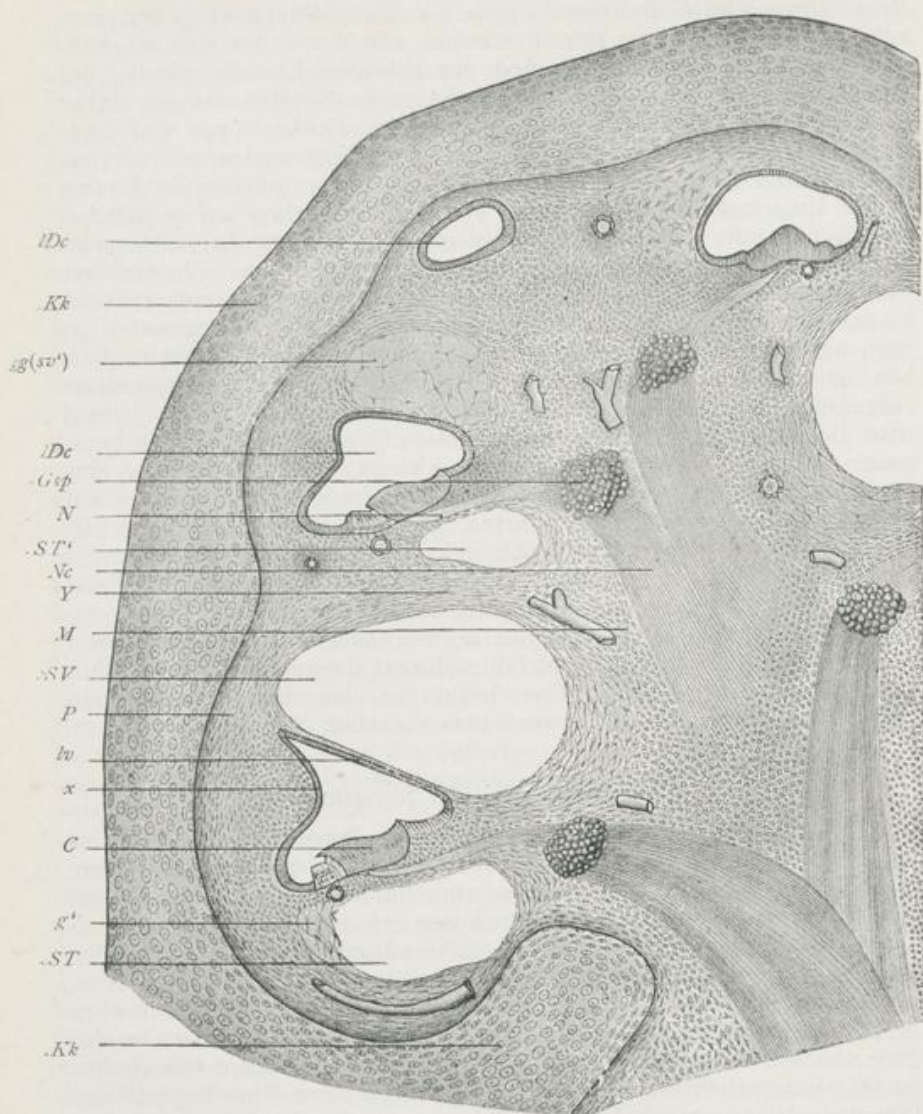


Fig. 351. Teil eines Durchchnitts durch die Schnecke eines 9 cm langen Katzen-Embryo. Nach BÖTTCHER.

*Kk* Knorpelkapsel, in welcher der Schnecken gang sich in Spiraltouren aufgewunden hat, *Dc* Ductus cochlearis, *C* die beiden Epithelwülste der tympanalen Wand, von welcher der breitere die Membrana tectoria absondert, der kleinere, von der Schneckenachse weiter abgelegene Wulst sich in das Cortische Organ umwandelt. *lv* Lamina vestibularis, *x* äußere Wand des häutigen Schnecken ganges mit Ligamentum spirale, *SV* Scala vestibuli, Vorhofstreppe, *ST*, *ST'* Scala tympani, Paukentreppe, *g* Gallertgewebe, welches noch die letzte Windung der Scala vestibuli (*sv'*) ausfüllt, *g'* Rest des noch nicht verflüssigten Gallertgewebes, *M* festeres Bindegewebe in der Umgebung des Schnecken nerven (*Nc*), *Gsp* Ganglion spirale, *N* zum Cortischen Organ in der späteren Lamina spiralis ossea herantretender Nerv, *Y* dichtere Bindegewebs-schicht, die verknöchert und den knöchernen Schnecken gang begrenzen hilft, *P* Perichondrium.



Der nicht in fibrilläres Bindegewebe umgewandelte Rest des Mesenchyms wird Gallertgewebe (*g* u. *g'*). Es bildet zwischen den eben aufgezählten Teilen zwei spirale Streifen, von denen der eine oberhalb des häutigen Schneckengangs und der häutigen *Lamina spiralis*, der andere unterhalb von ihnen gelegen ist. Die Streifen nehmen daher die Stelle der Vorhofstreppe (*SV*) und der Paukentreppe (*ST*) ein. Die Treppen entstehen, noch ehe der Verknöcherungsprozeß beginnt genau in derselben Weise, wie sie für die perilymphatischen Räume in der Umgebung der Bogengänge und des Vestibulum auf S. 339 beschrieben wurde. Die Fig. 351 zeigt uns ein Stadium, in welchem an der Schneckenbasis die perilymphatischen Räume (*SV* u. *ST*) angelegt und nur noch geringe Reste Gallertgewebe (*g'*) vorhanden sind, während an der Schnecken spitze der Verflüssigungsprozeß des Gallertgewebes (*g*) noch nicht erfolgt ist. — Seiner Vollendung wird der verwickelte Aufbau der Schnecke schließlich mit Eintritt des Verknöcherungsprozesses entgegengeführt. Dieser vollzieht sich in einer zweifachen Weise. Einmal wird die Knorpelkapsel auf endochondralem Wege, wie das ganze knorpelige Felsenbein, von dem sie einen kleinen Teil ausmacht, in eine spongiöse Knochensubstanz umgewandelt. Zweitens verknöchern auf direktem Wege die oben angeführten, faserigen Bindegewebslagen, die Scheidewände der Schneckenkanäle, die bindegewebige Achse oder der Modiolus und die *Lamina spiralis*. Gleichzeitig werden kompakte Knochentlamellen von innen her auf das spongiöse, aus der Knorpelkapsel entstandene Gewebe vom ursprünglichen Perichondrium, das zum Periost wird, abgeschieden. Infolgedessen läßt sich auch die knöcherne Schneckenkapsel in jüngeren Lebensjahren leicht aus dem lockeren Knochengewebe endochondralen Ursprungs herauschälen.

## 2. Die Entwicklung des Mittelohrs.

Paukenhöhle und Eustachische Röhre, Trommelfell und Gehörknöchelchen, welche in der Reihe der Wirbeltiere nur bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren vorgefunden werden, nehmen bei ihnen in der Region der früher besprochenen Schlundspalten und Schlundbogen ihren Ursprung. Während die Schlundspalten und -bogen bei den wasserwohnenden Wirbeltieren, den Fischen, sich sehr vergrößern, der Kiemenatmung dienen und dauernd bestehen bleiben, verkümmern sie frühzeitig bei den höheren Wirbeltieren und dem Menschen, wobei Teile von ihnen in anderer Form eine Verwendung im Organismus finden. So tritt namentlich die erste Schlundspalte mit ihrer Umgebung in den Dienst des Gehörorgans. Eine Beziehung zwischen beiden ist ja schon dadurch angebahnt, daß das Gehörbläschen sich, wie schon früher bemerkt wurde, oberhalb der ersten Schlundspalte und des Ansatzes des zweiten Schlundbogens von der Epidermis abschnürt und dann auch während seiner Umwandlung zum häutigen Labyrinth in ihrer nächsten Nachbarschaft liegen bleibt. Bald nach ihrer Anlage schließt sich die erste Schlundspalte durch Verwachsung ihrer Ränder (vgl. S. 201). Der Verschuß wird noch dadurch ein festerer und vollkommener, daß auch eine Bindegewebsschicht zwischen innere und äußere Epithelplatte hineinwächst. Zu beiden Seiten derselben erhalten sich Reste der ersten Schlundspalte als mehr oder minder tiefe Buchten, eine innere, nach der Rachenhöhle zu gelegene und eine äußere, die von Wülsten des ersten und zweiten Schlundbogens umfaßt wird.



Die innere Bucht, die als *Canalis* oder *Sulcus tubo-tympanicus* (*pharyngo-tympanicus*) bezeichnet wird, ist wie das Spritzloch zwischen *N. trigeminus* und *N. acustico-facialis* gelagert. Sie wird zum Mittelohr; sie vergrößert sich durch eine nach oben, außen und hinten gerichtete Aussackung. Diese schiebt sich zwischen Labyrinth und Verschlußstelle der ersten Schlundspalte hinein und stellt einen seitlich plattgedrückten Hohlraum dar, welcher jetzt als Paukenhöhle von dem röhrenförmigen Rest des *Sulcus tympanicus* oder der Eustachischen Ohrtrumpete zu unterscheiden ist. Die Paukenhöhle ist, namentlich bei älteren Embryonen von Mensch und Säugetieren, eine sehr enge; laterale und mediale Wand liegen daher fast unmittelbar aneinander. Es rührt dies hauptsächlich daher, daß unter der Epithelauskleidung des Mittelohrs sich ein reichlich entwickeltes Gallertgewebe vorfindet. In ihm sind zu dieser Zeit auch noch Gebilde eingeschlossen, welche in dem Schlundbogen ihren Ursprung genommen haben, die Gehörknöchelchen und die *Chorda tympani*, mit deren Entwicklungsgeschichte wir uns später beim Skelett noch beschäftigen werden.

Auch das Trommelfell ist zuerst dem späteren Zustand sehr unähnlich. Seine Bildungsgeschichte ist keine so einfache, wie man früher glaubte. Denn es leitet sich nicht nur aus der schmalen Verschlußstelle der ersten Schlundspalte her; vielmehr beteiligen sich an seiner Bildung auch noch angrenzende Teile des ersten und des zweiten häutigen Schlundbogens. Das embryonale Trommelfell ist daher anfangs eine dicke, bindegewebige Platte und schließt an seinen Rändern die Gehörknöchelchen, den *Tensor tympani* und die *Chorda tympani* in sich ein. Spät erst erfolgt die Verdünnung des Trommelfells, gleichzeitig mit einer zunehmenden Erweiterung der Paukenhöhle. Beides wird herbeigeführt durch Schrumpfung des Gallertgewebes, die erst nach der Geburt beginnt. Hand in Hand hiermit wuchert die zur Auskleidung der Paukenhöhle dienende Schleimhaut und schiebt sich an den Stellen, wo das Gallertgewebe schwindet, zwischen die Gehörknöchelchen und die *Chorda* hinein, welche so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen kommen. In Wirklichkeit aber liegen sie außerhalb derselben. Denn sie werden noch allseitig von der gewucherten Schleimhaut überzogen und durch Schleimhautfalten (*Hammer-, Amboßfalten* usw.) mit der Wand der Paukenhöhle in Verbindung gesetzt in gleicher Weise, wie die in die Leibeshöhle hineingewachsenen Unterleibsorgane vom Bauchfell überzogen und durch Bauchfellfalten an den Wandungen festgehalten werden. Mit seiner Verdünnung gewinnt das Trommelfell eine kräftigere Ausbildung und regelmäßige Anordnung seiner bindegewebigen Bestandteile und wird hierdurch zu seiner späteren Aufgabe als schwingende Membran befähigt.

Die pneumatischen Räume, die, von der Paukenhöhle ausgehend, den Warzenfortsatz des Schläfenbeins erfüllen, beginnen sich als Wucherungen ihrer Schleimhaut am Ende des Fötallebens anzulegen. Lufthaltig werden sie aber erst allmählich nach der Geburt, von welcher Zeit ab sich ja auch die Paukenhöhle mit Luft zu füllen beginnt, in dem Maße, wie das Gallertgewebe in ihrer Wand schrumpft und schwindet.

### 3. Die Entwicklung des äußeren Ohres.

Das äußere Ohr entsteht, wie schon bemerkt, aus einer Bucht an der Außenseite der Verschlußstelle der ersten Schlundspalte. Wie die seitliche Ansicht eines sehr jungen menschlichen Embryo (Fig. 339)



lehrt, wird die erste Schlundspalte von wulstigen Rändern umgeben, die dem ersten und dem zweiten Schlundbogen angehören und sich frühzeitig in sechs mit Ziffern bezeichnete Höcker gliedern. Von ihnen leitet sich die Ohrmuschel ab, welche demnach ein ziemlich umfangreiches Gebiet des embryonalen Kopfes (die Pars auricularis) für sich in Anspruch nimmt. Die Tasche zwischen den Wülsten, an deren Grund man auf die Trommelfellanlage stößt, wird zum äußeren Gehörgang. Sie



Fig. 352. Ohranlage von einem menschlichen Embryo. Nach His.

Der mit 1. bezeichnete Höcker liefert den Tragus, 5. den Antitragus. Die Höcker 2. u. 3. liefern den Helix. Höcker 4. den Anthelix. Aus dem Streifen 6. wird das Ohrläppchen; K Unterkiefer.

wird dadurch, daß sich die umgebende Gesichtswand in hohem Maße verdickt, immer tiefer; schließlich ist sie zu einem längeren Kanal mit teils knöchernen, teils knorpeligen Wandungen ausgewachsen. Die sechs oben erwähnten Höcker, welche die Öffnung des äußeren Gehörgangs umsäumen, bilden zusammen einen plumpen Ring. Über ihre Umwandlung zum äußeren Ohr gibt die folgende Abbildung (Fig. 352) genügenden Aufschluß. Sie zeigt, daß sich aus den mit Nr. 1 und 5 bezeichneten Höckern der Tragus und Antitragus, aus 2 und 3 der Helix und aus 4 der Anthelix entwickeln. Das Ohrläppchen bleibt lange Zeit klein und wird erst im 5. Monat deutlicher. Es bildet sich aus dem mit der Zahl 6 versehenen Hügel. Am Schluß des 2. Monats sind alle wesentlichen Teile des Ohres leicht erkennbar; vom 3. Monat an wächst der hintere und der obere Teil der Ohrmuschel mehr aus der Kopf- fläche heraus und gewinnt eine größere Festigkeit mit der Differenzierung des Ohrknorpels, die schon am Schluß des 2. Monats begonnen hat.

### C. Die Entwicklung des Geruchsorganes.

Das Geruchsorgan ist ebenfalls wie Auge und Ohr eine Bildung des äußeren Keimblattes, aus welchem es sich ein wenig später als die beiden höheren Sinnesorgane entwickelt. Zu beiden Seiten des schon früher beschriebenen, breiten Stirnfortsatzes (Fig. 339) machen sich zuerst zwei Verdickungen des äußeren Keimblattes bemerkbar, welche His bei menschlichen Embryonen als Nasenfelder bezeichnet hat. Die beiden Anlagen werden bald deutlicher, indem der Boden eines jeden Nasenfeldes muldenartig einsinkt und seine Ränder sich faltenartig nach außen erheben (Fig. 202). Zum verdickten Epithel einer jeden Anlage tritt der Riechlappen heran, der durch Ausstülpung aus dem Hemisphärenbläschen mittlerweile entstanden ist, und endet dasselbst mit seinen Nervenfibrillen. Die weitere Entwicklung des Geruchsorganes, die wir allein bei den Amnioten weiter verfolgen wollen, wird vor allen Dingen dadurch charakterisiert, daß die Grübchen zur Mundhöhle in Beziehung treten. Es geschieht dies durch Umwandlungen, die zwei Modifikationen erkennen lassen; die eine wird bei den Sauropsiden (Reptilien und Vögeln), die andere bei den Säugetieren und dem Menschen beobachtet.

Bei den Sauropsiden, für welche der Hühnerembryo als Beispiel gewählt ist, verlängert sich jedes Grübchen nach abwärts in eine Rinne, die bald den oberen Mundrand erreicht und, indem sie auch diesen



durchschneidet, an der Decke der Mundhöhle zur Ausmündung gelangt (Fig. 353 u. 354). Nasengrube und Nasenfurche werden hierauf bei älteren Embryonen tiefer, indem ihre Ränder nach außen wulstartig vorspringen und die sogenannten inneren und äußeren Nasenfortsätze darstellen. Die beiden inneren Nasenfortsätze bilden zusammen eine breite, später schmaler werdende Scheidewand zwischen beiden Geruchsgruben und begrenzen die Mitte der Mundhöhle von oben. Die äußeren Nasenfortsätze (von His auch die seitlichen Stirnfortsätze genannt) treten jederseits als Wulst zwischen Auge und Geruchsorgan hervor und liefern das Bildungsmaterial für die seitliche Nasenwand und die Nasenflügel. Mit ihrem unteren Rand treffen sie auf die vorderen Enden der quergestellten Oberkieferfortsätze, von denen sie äußerlich durch die schon früher (S. 331) besprochene, vom Auge in schräger Richtung herkommende Tränenrinne abgegrenzt werden.

Das nächste Stadium, etwa nach 4—6 tägiger Bebrütung, zeigt uns das Geruchsorgan in zwei Kanäle umgewandelt, welche durch Verwachsung der Ränder der beiden Rinnen, besonders des stärker nach

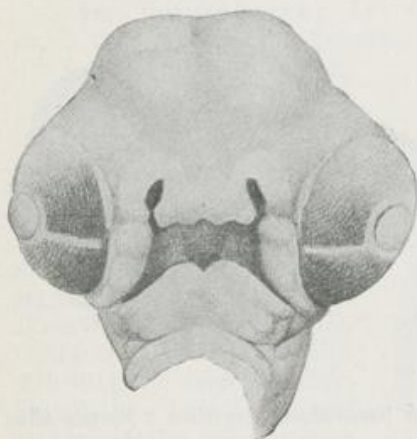


Fig. 353.

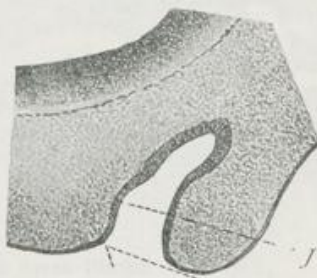


Fig. 354.

Fig. 353. Kopf eines Hühner-Embryo von 130 Stunden. Nach KEIBEL. 10:1.  
Fig. 354. Schnitt durch die Riechgrube eines Hühner-Embryo von 5,6 mm Kopflänge. Nach COHN.

g Grenze zwischen Sinnes- und äußerem Epithel, J JACOBSONSches Organ.

außen hervortretenden inneren Nasenfortsatzes mit dem medial sich vorschiebbenden Oberkieferfortsatz entstanden sind. Die beiden Kanäle besitzen zwei Öffnungen, das äußere und das innere Nasenloch. Die beiden äußeren Nasenlöcher liegen nur wenig oberhalb des Mundrandes, die inneren an der Decke der primitiven Mundhöhle, daher sie auch primitive Gaumenspalten oder Choanen genannt werden. Sie sind weit nach vorn gelagert; anfangs sind sie rundlich, später verlängern sie sich und stellen einen von vorn nach hinten verlaufenden Spalt dar.

In etwas modifizierter Weise geht die Entwicklung des Geruchsorgans bei den Säugetieren und beim Menschen (Fig. 338) vor sich. Die Abweichung besteht hier, kurz gesagt, darin, daß sich zwischen den auf dem Stirnfortsatz gelegenen Riechgrübchen und der Mundöffnung keine offene Nasenrinne ausbildet in der Weise, wie es beim Huhn beobachtet wurde. An ihrer Statt entsteht eine in das Mesenchym einschneidende Epithelleiste, welche den inneren von dem äußeren Nasenfortsatz und dem Oberkieferfortsatz trennt. Späterhin höhlt



sich die Epithellamelle in ihrer Tiefe, vom Riechsäckchen beginnend, aus; so entsteht ein tiefer Blindsack, welcher mit seinem Grunde bis nahe an das Epithel des Mundhöhlendaches reicht und von ihm längere Zeit durch eine erst dickere, zuletzt sich sehr verdünnende, epitheliale Verschlußplatte (HOCHSTETTERS Membrana buconasalis, Fig. 355 *mbn*) getrennt ist. Nach dem Mundrand zu bleibt die an Stelle der Nasenrinne getretene Epithelleiste immer geschlossen, infolgedessen innerer Nasen- und Oberkieferfortsatz (Fig. 338) jederzeit in unmittelbarer Berührung miteinander gefunden werden, während in der Tiefe hinter ihnen der Blindsack des Geruchsorgans bis zur Decke der Mundhöhle herabreicht. Zwischen beiden Fortsätzen kommt es schließlich zu einer festen Verwachsung dadurch, daß das angrenzende Mesenchym die Epithelleiste durchbricht und auflöst. Durch Einreißen der Membrana bucco-nasalis wird der Nasenblindsack zum Kanal umgewandelt. Wir erhalten dann einen Befund, wie ihn das von PETER angefertigte Modell

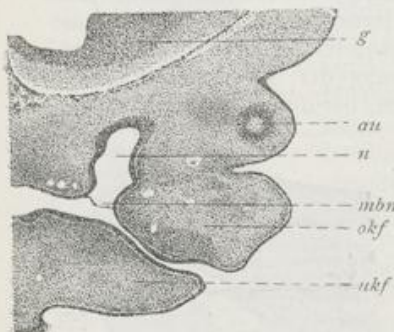


Fig. 355.

Fig. 355. Schnitt durch das Ende des Nasenblindsackes eines 2 Monate alten menschlichen Embryo. Nach PETER.

*au* Auge, *g* Gehirn, *n* Nasenhöhle, *mbn* Membrana bucco-nasalis, *okf*, *ukf* Ober- und Unterkieferfortsatz.

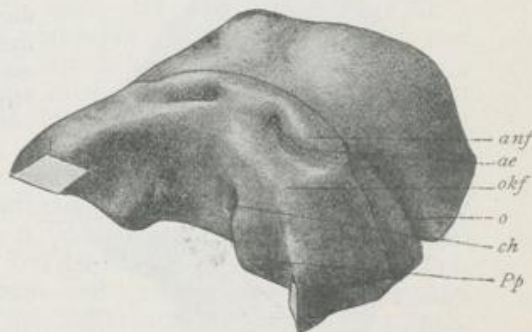


Fig. 356.

Fig. 356. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryo von 15 mm Länge. Nach PETER.

*ae* Äußeres Nasenloch, *ch* primitive Choane, *o* Auge, *anf*, *okf* äußerer Nasen- und Oberkieferfortsatz, *Pp* Processus palatinus.

(Fig. 356) vom Vorderkopf eines menschlichen Embryo darbietet. Dicht über dem oberen Mundrand, an welchem noch jede Andeutung von Lippenbildung fehlt, liegen die äußeren Nasenlöcher (*ae*), weit vorn an der Decke der Mundhöhle die primitiven Choanen (*ch*), durch einen breiten Zwischenraum getrennt. Die Gegend zwischen und vor ihnen wird als primitiver Gaumen bezeichnet.

Indem sich das Geruchsorgan bei allen durch Lungen atmenden Wirbeltieren zu einem in die Mundhöhle führenden Kanal umbildet, hat es noch eine zweite Funktion übernommen; denn es dient jetzt auch noch dazu, den Luftstrom in die Mund- und Rachenhöhle und in die Lungen aus- und einzuleiten. Es ist zu einer Art respiratorischer Vorkammer für den Atmungsapparat geworden. Die Übernahme dieser Nebenleistung drückt den späteren Entwicklungsstadien des Geruchsorgans ein bestimmtes Gepräge auf und ist die Ursache, daß sich fortan die Oberfläche der Geruchshöhlen in einem bedeutenden Maße zu vergrößern beginnt. Die Oberflächenvergrößerung be-



trifft nun aber nicht das Sinnesepithel, in welchem der Riechnerv austrahlt, sondern die gewöhnliche, mit Flimmerzellen versehene Schleimhaut. Sie hängt daher auch weniger mit einer Verbesserung des Geruchsinnes als mit der Nebenleistung beim Atmungsprozeß zusammen. Durch Vergrößerung der weichen, mit Blutgefäßen reichlich versehenen Schleimhautflächen soll die an ihnen vorbeistreichende Luft erwärmt und von Staubteilen, die an den feuchten Flächen hängen bleiben, gereinigt werden. Man hat daher von jetzt ab am Geruchsorgan eine *Regio olfactoria* und eine *Regio respiratoria* zu unterscheiden. Erstere, welche sich von dem Sinnesepithel des ursprünglichen Geruchsgrübchens ableitet, bleibt verhältnismäßig klein und ist beim Menschen auf die Gegend der oberen Muschel und auf einen Teil der Nasenscheidewand beschränkt. Die *Regio respiratoria* dagegen bedingt die gewaltigen Dimensionen, welche das Geruchsorgan bei den höheren Wirbeltieren erlangt.

Die Vergrößerung der Oberfläche der Nasenhöhle wird durch drei verschiedene Vorgänge herbeigeführt: 1. durch die Bildung des harten und des weichen Gaumens, 2. durch die Entwicklung der Muscheln, 3. durch das Auftreten der Nebenhöhlen der Nase.

Der erste Prozeß beginnt beim Menschen gegen das Ende des 2. Monats. Es bildet sich dann an der Innenfläche der Oberkieferfortsätze (Fig. 357) eine Leiste, welche in die weite, primitive Mundhöhle vorspringt und in horizontaler Richtung zu einer Platte auswächst. Linke und rechte **Gaumenplatte** fassen anfangs eine weite

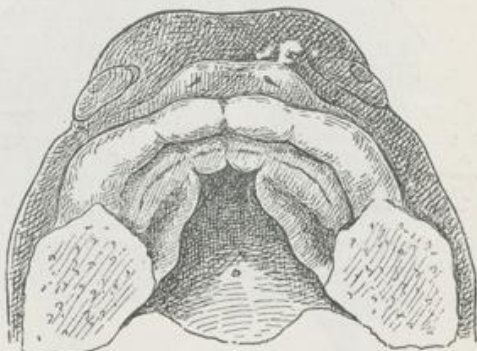


Fig. 357. Mundhöhlendecke eines menschlichen Embryo mit Anlage der Gaumenfortsätze. 10fach vergrößert. Nach His.

Spalte zwischen sich, durch welche man die ursprüngliche Decke der Mundhöhle und an dieser die mehr und mehr schlitzförmig werdenden, inneren Nasenöffnungen erblickt, beide getrennt durch eine Substanzbrücke, die Nasenscheidewand, welche aus dem mittleren Stirnfortsatz hervorgegangen ist. Im 3. Monat verengt sich die embryonale Gaumenspalte mehr und mehr. Die horizontalen Gaumenfortsätze der Oberkiefer vergrößern sich und treffen schließlich mit ihren freien Rändern in der Medianebene auf den unteren Rand der noch immer breiten Nasenscheidewand, welche noch weiter nach abwärts in die Mundhöhle hineingewachsen ist. Dann beginnen die genannten Teile von vorn nach hinten untereinander zu verschmelzen. Stadien dieses Vorgangs werden durch die Fig. 358 bis 360 veranschaulicht. Fig. 358 zeigt uns das Stadium, auf welchem vom Oberkieferfortsatz die Gaumenplatten (*Pp*) schon unter den unteren Rand der Nasenscheidewand vorgedrungen sind. Mund- und Nasenhöhlen hängen nur noch durch eine sehr enge Gaumenplatte zusammen. In Fig. 359 hat die Verschmelzung begonnen. Die sich berührenden Epithelflächen sind in einer Naht (*gn*) verwachsen, welche auf dem Querschnitt die Form eines Y oder T hat. Ganz beendet ist die Verwachsung erst in der Fig. 360, in welcher die epitheliale Nahtfläche



spurlos verschwunden und durch das angrenzende Mesenchym gewissermaßen resorbiert worden ist.

Auf diese Weise ist die primitive Mundhöhle in zwei übereinandergelegene Etagen getrennt worden. Die obere Abteilung gesellt sich zum Geruchsorgan hinzu, zu dessen Vergrößerung sie beiträgt; sie wird von dem Raum, der aus dem ursprünglichen Geruchsgrübchen entstanden ist, von dem Geruchslabyrinth, als Nasenrachengang unterschieden. Dieser mündet nach hinten durch die Choanen in die Rachenhöhle. Die untere Abteilung wird zur sekundären Mundhöhle. Die Scheidewand, die sich von den Oberkieferfortsätzen aus gebildet hat, ist der Gaumen, der später, wenn sich die Kopfknochen entwickeln, sich in den harten und den weichen Gaumen scheidet. Von der Gaumenspalte, welche bei jungen Embryonen den Gaumen von vorn nach hinten durchsetzt und Mund- und Nasenhöhle verbindet (Fig. 358), erhält sich

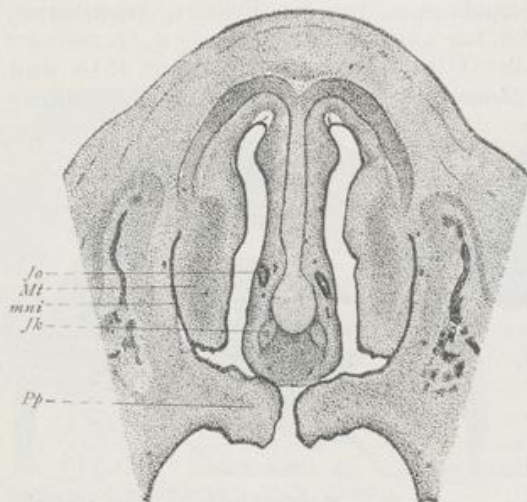


Fig. 358.

Fig. 358. Schnitt durch das Geruchsorgan eines menschlichen Embryo von 28 mm Länge. Nach PETER.

Jo JACOBSONSches Organ, Jk JACOBSONScher Knorpel, mni Meatus narium inf., Mt Maxilla turbinalis, Pp Processus palatinus.

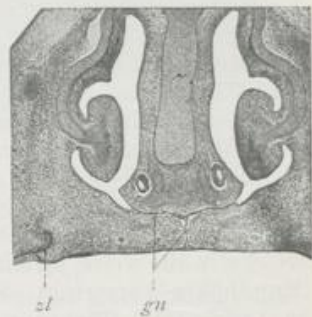


Fig. 359.

Fig. 359. Querschnitt durch den Kopf eines Schweine-Embryo, an dem die epitheliale Gaumennaht gut ausgeprägt ist. Nach HERRWIG.

gn Gaumennaht, zl Zahnleiste.

bei den meisten Säugetieren ein kleiner Teil offen und stellt den Nasen-gaumengang oder den STENSONSchen Gang dar. Durch ihn kann man mit einer Sonde aus der Nasenhöhle in die Mundhöhle gelangen. Beim Menschen schließt sich der STENSONSche Gang noch während des embryonalen Lebens, doch erhält sich im Gaumenfortsatz des knöchernen Oberkiefers an der entsprechenden Stelle eine von Bindegewebe, Gefäßen und Nerven ausgefüllte Lücke, der Canalis incisivus.

Wo STENSONSche Gänge vorhanden sind, finden sich in ihrer Nähe die JACOBSONSchen Organe. Es sind Bildungen, welche bei den Embryonen aller Amnioten frühzeitig angelegt werden, und zwar als kleine Ausstülpungen an der medianen Wand des Riechsäckchens (Fig. 354 J). Beim Menschen (Fig. 358 Jo) wandeln sie sich in einen feinen Schlauch um, der etwas oberhalb des Canalis incisivus „dicht an



der knorpeligen Nasenscheidewand in gerader Richtung nach hinten und ein wenig nach aufwärts zieht, um blind geschlossen zu enden“ (SCHWALBE). Bei Säugetieren ist das Organ viel besser entwickelt (Fig. 360 *J*); es wird von einer besonderen Knorpelkapsel (JACOBSON-scher Knorpel *jk*) eingehüllt und empfängt einen besonderen Ast des Riechnerven, der in einem Sinnesepithel endet, welches mit dem der Regio olfactoria übereinstimmt. Häufig mündet es (z. B. bei Wiederkäuern) in den Anfang des STENSONSchen Kanals ein, der sich hier als Verbindung von Nasen- und Mundhöhle offen erhält. Auch bei menschlichen Embryonen finden sich JACOBSONSche Knorpel entwickelt, liegen aber hier in einiger Entfernung von dem gleichnamigen rudimentären Organ (RÖSE). Reste von ihnen kommen sogar noch im knorpeligen Nasengerüst des Erwachsenen vor (SPURGAT).

Als zweites Mittel, um die Innenfläche des Geruchsorgans zu vergrößern, führte ich die Bildung von Falten auf. Die Falten entwickeln sich bei den Säugetieren (Fig. 360 *m*) und beim Menschen an der Seitenwand der Nasenhöhlen, verlaufen parallel zueinander von vorn nach hinten, wachsen mit ihrem freien Rande nach abwärts und werden wegen der Form, welche sie annehmen, als die drei Nasenmuscheln sowie die Hohlräume zwischen ihnen als oberer, mittlerer und unterer Nasengang bezeichnet. Von der knorpeligen Schädelkapsel erhalten sie beim Menschen schon im 2. Monat eine Stütze, welche später verknöchert. Bei manchen Säugetieren gewinnen die Muscheln eine komplizierte Gestalt, indem sich auf der ersten Falte noch zahlreiche sekundäre und tertiäre, kleinere Falten anlegen, welche sich in eigentümlicher Weise zusammenkrümmen und einrollen. Wegen dieser komplizierteren, durch die Muschelbildung hervorgerufenen Gestaltung hat das Riechsäckchen auch den Namen des Geruchslabyrinths erhalten.

Drittens endlich vergrößert sich die Nasenschleimhaut dadurch, daß sie Aussackungen bildet, welche teils in die knorpelige Ethmoidal-region der Schädelkapsel, teils in eine Anzahl von Belegknochen hineinwachsen. Auf diese Weise entstehen die zahlreichen, kleinen Siebbeinzellen im knorpelig vorgebildeten Siebbein. Etwas später (beim Menschen im 6. Monat) entwickelt sich eine Ausstülpung im Oberkiefer zur Highmorshöhle. Nach der Geburt endlich dringen Aussackungen noch in den Keilbeinkörper und in das Stirnbein ein und erzeugen die Sinus sphenoidales und die Sinus frontales, welche aber erst ihre volle Größe zur Zeit der Geschlechtsreife erlangen. Bei manchen

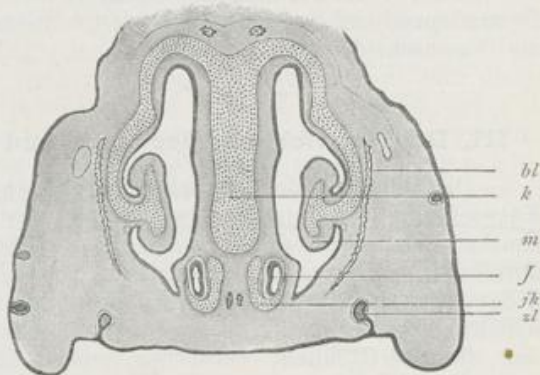


Fig. 360. Querschnitt durch den Kopf eines Schweine-Embryo von 5 cm Steiß-Scheitellänge. Nach HERTWIG.

*k* knorpelige Nasenscheidewand, *m* Nasenmuschel, *J* JACOBSONSches Organ mit *jk* JACOBSONSchem Knorpel, *zl* Zahnleiste, *bl* Belegknochen.



Säugetieren findet die Vergrößerung der Nasenhöhle sogar noch weiter nach rückwärts bis in den Körper des Hinterhauptbeins statt (Sinus occipitalis). Dadurch, daß die Nebenhöhlen der Nase Knochensubstanz verdrängen, tragen sie natürlich auch zur Verringerung des Gewichts des Kopfskeletts bei.

Bei Besprechung der Geruchsorgane wäre jetzt auch noch der Entstehung der äußeren Nase mit wenigen Worten zu gedenken. Die Nase entwickelt sich aus dem Stirnfortsatz und den als Nasenfortsätzen unterschiedenen Teilen (Fig. 202, 338, 357) dadurch, daß diese sich aus dem Niveau ihrer Umgebung immer mehr erheben. Anfangs breit und plump, wird sie später dünner und länger und gewinnt charakteristische Formen. Die Nasenlöcher, die bei ihrer Anlage weit auseinanderstehen, rücken in der Medianebene zusammen. Während ihr Abstand, wie His durch Messungen gezeigt hat, bei einem 5 Wochen alten Embryo 1,7 mm beträgt, verringert er sich bei einem 7 Wochen alten Embryo auf 1,2 mm und bei einem noch etwas älteren auf 0,8 mm. Dementsprechend verdünnt sich der mittlere Stirnfortsatz und liefert die Nasenscheidewand.

### III. Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane.<sup>1</sup>

Die Oberhaut des Menschen ist in den zwei ersten Monaten der Entwicklung sehr dünn und besteht nur aus zwei einfachen Lagen von Epithelzellen. Von diesen zeigt die oberflächliche Lage abgeplattete, durchsichtige, hexagonale Elemente, die tiefe Lage dagegen kubische Zellen, so daß hierin schon eine Sonderung in eine Horn- und eine Keimschicht (Rete Malpighii) angedeutet ist. Bei manchen Säugetieren löst sich die oberflächliche verhornte Schicht im Zusammenhang ab und stellt dann um den ganzen Embryo eine Zeitlang eine Art von Hülle dar, welche die hervorsprossenden Haare bedeckt und daher Epitrichium oder Periderm (KRAUSE) heißt.

Von der Mitte des embryonalen Lebens an werden beide Lagen der Oberhaut dicker, und enthält die äußerste von ihnen Hornschüppchen, deren Kerne sich rückgebildet haben. Eine Abschuppung findet von jetzt an in reicherm Maße an der Oberfläche statt, während der Verlust durch Teilungsprozesse in der Keimschicht und durch Umwandlung der Teilprodukte in verhornte Zellen wieder ersetzt wird. Infolgedessen bedeckt sich die Oberfläche des Embryo bis zur Geburt immer mehr mit einer weißgelblichen, schmierigen Masse, der Fruchtschmiere (Smegma embryonum oder Vernix caseosa). Sie besteht aus einem Gemenge von abgelösten Epidermisschüppchen und von Hauttalg, der von den mittlerweile entstandenen Talgdrüsen abgeschieden worden ist. Sie bildet namentlich an der Beugeseite der Gelenke, an Fußsohle, Handteller und am Kopf einen dickeren Überzug. Abgelöste Partien hiervon geraten in das Fruchtwasser und trüben es. Endlich können sie vom Embryo ebenso wie einzelne abgelöste Wollhaare mit dem Fruchtwasser verschluckt und so zu einem Bestandteil des Kindspeches werden, das sich allmählich im Darmkanal anhäuft.

Gegen Ende des embryonalen Lebens werden in der Epidermis die einzelnen Schichten, welche in der Histologie des Erwachsenen in ihr unterschieden werden, als ein Stratum cylindricum, spinosum, granulosum und corneum deutlich ausgeprägt.

*Abschuppung d.  
Hornschicht in Epidermis  
von pp.*



Die Epidermis macht nur einen Bestandteil der Haut des Erwachsenen oder des Integuments aus; den anderen, an Masse überwiegenden Teil, die **Lederhaut** oder das **Corium**, liefert das Zwischenblatt oder Mesenchym. Es stammt in dieser Gegend, wie schon früher (S. 123) erwähnt wurde, von der Wand der Rückensegmente ab, welche der Epidermis zugekehrt ist und als **Cutisplatte** (RABL) unterschieden wird. Es findet hier die gleiche Erscheinung wie an anderen Häuten und Organen des Körpers statt. Die von den primären Keimblättern abstammenden Epithellagen treten in nähere Beziehung zu dem Mesenchym, indem sie von ihm eine zur Stütze und Ernährung dienende, bindegewebige Grundlage erhalten. Wie sich das innere Keimblatt mit dem Zwischenblatt zur Darmschleimhaut, das epitheliale Hörbläschen mit der angrenzenden Stützsubstanz zum häutigen Labyrinth und die epitheliale Augenblase mit der Chorioidea und Sclera zum Augapfel vereint, so verbindet sich auch hier die Epidermis mit dem Corium zur äußeren Haut.

In den ersten Monaten bildet das Corium beim Menschen eine Schicht dicht zusammenliegender, spindelförmiger Zellen und ist durch eine zarte, strukturlose Grenzmembran (Basalmembran) mit glatter Fläche, wie es bei niederen Wirbeltieren dauernd der Fall ist, gegen die Oberhaut abgesetzt. Im 3. Monat sondert es sich in die eigentliche Lederhaut und in das locker werdende Unterhautbindegewebe, in welchem sich bald auch einige Fetttrübchen entwickeln. Diese nehmen von der Mitte der Schwangerschaft an Zahl so zu, daß bald das Unterhautbindegewebe zu einer den ganzen Körper bedeckenden Fettschicht wird. Zu dieser Zeit geht auch die glatte Kontur zwischen Ober- und Lederhaut verloren. Die Lederhaut entwickelt an ihrer Oberfläche kleine Papillen, welche in die Keimschicht hineinwachsen und den Papillarkörper der Haut (Corpus papillare) erzeugen.

Eine höhere Ausbildung erlangt die Haut der Wirbeltiere infolge ähnlicher Prozesse, wie sie vom Darmkanal beschrieben worden sind. Die Epidermis vergrößert ihre Oberfläche nach außen durch Bildung von Fortsätzen, nach innen durch Einstülpungen. Indem die aus- und eingestülpten Teile dabei auch ihre histologische Eigenschaften in mannigfaltiger Weise verändern, entsteht eine große Anzahl verschiedenartiger Organe, welche in den einzelnen Wirbeltierklassen in ungleicher Weise entwickelt sind und so in erster Linie ihr äußeres Aussehen bestimmen. Als Fortsätze nach außen entstehen die Hautzähne und Schuppen, die Federn, Haare und Nägel, als Einstülpungen dagegen die Schweiß-, Talg- und Milchdrüsen. Wir werden uns hier nur mit der Entwicklung der aus der Haut sich bildenden Organe bei den Säugetieren, also mit der Entwicklung der Haare, der Nägel und der Drüsen, beschäftigen.

1. **Die Haare.** Die Anlage der Haare beginnt beim Menschen am Ende des 2. embryonalen Monats an einzelnen Stellen (zuerst in der Gegend der Augenbrauen, der Oberlippe und des Kinnes). Das allgemeine Haarkleid entwickelt sich erst vom Anfang des 4. Monats an (PINKUS).

Die gewöhnliche Entwicklungsweise der Haare ist die vom Menschen bekannte (STÖHR, STIEDA u. a.). Es wuchern an einzelnen Stellen die Zellen des Stratum cylindricum und bilden kleine, solide Knötchen, die Haarkeime (Fig. 361). Dieselben wachsen unter lebhafter Vermehrung der Epithelzellen in schräger Richtung in die unterliegende



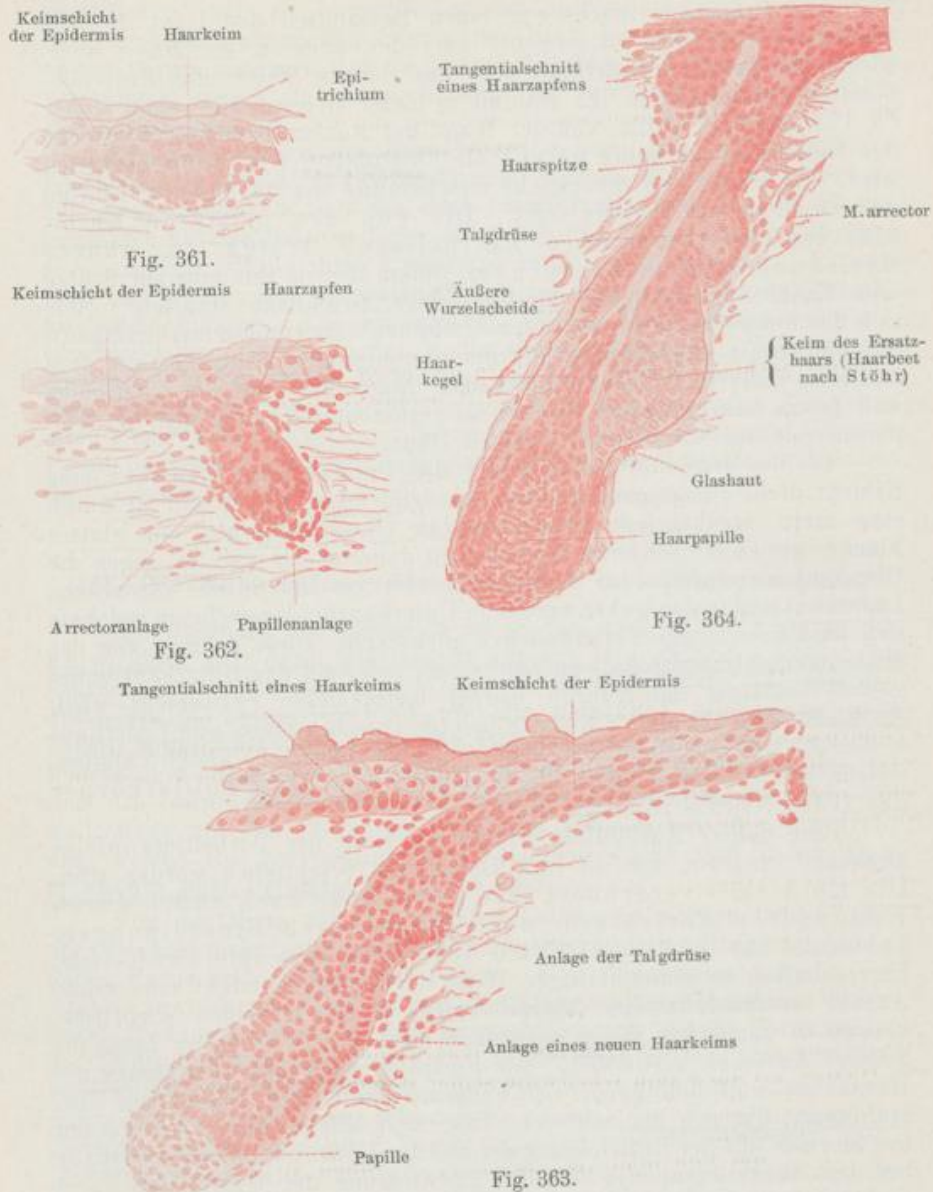


Fig. 361–364. Vier Stadien von der Entwicklung der Haare eines menschlichen Fötus. Nach Stöhr.

Fig. 361. Senkrechter Schnitt durch die erste Anlage des Haarkeims in der Rückenhaut eines 5 monatigen menschlichen Fötus. 230 mal vergr. Nach Stöhr.

Fig. 362. Senkrechter Schnitt durch ein etwas älteres Stadium eines Haarkeims in der Rückenhaut eines 5 monatigen menschlichen Fötus. 230 mal vergr. Nach Stöhr.

Fig. 363. Längsschnitt durch einen älteren Haarkeim, an dem sich die Haarpapille zu entwickeln beginnt, aus der Gesäßhaut eines 5 monatigen Fötus. 230 mal vergr. Nach Stöhr.

Fig. 364. Längsschnitt durch einen Haarkeim, in dem sich das Haar über der Papille zu differenzieren beginnt, aus der Rückenhaut eines 5½ monatigen menschlichen Fötus. 230 mal vergr. Nach Stöhr.



Lederhaut hinein und werden zu den Haarzapfen (Fig. 362). Wenn diese sich darauf noch weiter verlängert haben, läßt sich an ihrem blinden Ende ein ähnlicher Vorgang wie bei der Entstehung der Zähne beobachten. Am Grunde des Epithelzapfens geraten die Zellen der angrenzenden Lederhaut in Wucherung (Fig. 363) und liefern ein zellenreiches Knötchen, das in das Epithelgewebe hineindringt. Es ist die Anlage der bindegewebigen und schon früh mit einer Gefäßschlinge versehenen Haarpapille (Fig. 364). Um den ganzen in die Tiefe gesenkten Haarkeim ordnen sich später die umgebenden Teile der Lederhaut immer deutlicher zu besonderen, teils longitudinal, teils zirkulär verlaufenden Faserzügen an und stellen eine besondere, mit Blutgefäßnetzen versehene Hülle, den Haarbalg, dar.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung sondert sich der zapfenförmige Haarkeim in drei Teile, 1. in das erste Haarspitzchen, 2. in das Keimlager oder die Matrix für das Längenwachstum des Haares und 3. in die Wurzelscheiden desselben (Fig. 364). Das Haarspitzchen entsteht aus einem Strang zentral gelegener Zellen, die in einiger Entfernung von der Papille eine spindelige Form annehmen, sich zu einem kleinen Kegel vereinen und in platte Hornschüppchen umgewandelt werden. Das Keimlager oder die Matrix wird von den Zellen geliefert, welche sich am Grund des Haarzapfens befinden und die Papille unmittelbar überziehen. In Lehrbüchern der Histologie wird es gewöhnlich als Bulbus oder Zwiebel des Haares aufgeführt. Es dient zum Längenwachstum des Haares. Denn in seinem Bereich bleiben die Zellen, solange das Haar wächst, protoplasmatisch und vermehren sich durch häufig wiederholte Teilungen, wie die Epidermiszellen im Stratum cylindricum. Ein Teil von ihnen, der von der Papille abgedrängt wird, setzt sich von unten an den zuerst gebildeten Abschnitt des Haares an und dient zu seinem Längenwachstum, indem die Epithelzellen Spindelform annehmen und verhornen.

Das auf der Papille sich entwickelnde Haar liegt anfangs ganz in der Haut verborgen und wird ringsum von den oberflächlichen Epithelzellen des Zapfens umhüllt. Aus dieser Umhüllung leiten sich die äußere und die innere Wurzelscheide her (Fig. 364). Von ihnen besteht die äußere aus kleinen, protoplasmatischen Zellen und geht nach außen in das Stratum cylindricum der Epidermis und am entgegengesetzten Ende in das Keimlager des Haares auf der Papille kontinuierlich über. Das Keimlager oder die Haarmatrix trägt daher sowohl zum Wachstum des Haares, als auch zum Wachstum seiner Wurzelscheiden bei (Fig. 364). In der inneren Wurzelscheide nehmen die Zellen eine abgeplattete Form an und verhornen.

Infolge des von dem Keimlager ausgehenden Wachstums werden die jungen Haare allmählich nach der Oberfläche der Epidermis zu emporgeschoben, beginnen beim Menschen am Ende des 5. Monats nach außen hervorzubrechen und liefern schon an manchen Stellen der Haut, wie namentlich am Kopf, einen ziemlich dichten Überzug. Wegen ihrer geringeren Größe und Feinheit, und da sie nach der Geburt bald ausfallen, werden sie als Wollhaar oder Lanugo bezeichnet.

Jedes Haar ist eine vergängliche Bildung von kurz zugemessener Lebensdauer. Es fällt nach einiger Zeit aus und wird durch ein neues ersetzt. Schon während des embryonalen Lebens beginnt dieser Prozeß. Die ausfallenden Haare geraten dann in das Amnionwasser, und indem sie mit diesem vom Embryo verschluckt



werden, machen sie einen Bestandteil des im Darmkanal sich ansammelnden Kindspeches aus. Ein stärkerer Wechsel findet beim Menschen gleich nach der Geburt statt mit dem Ausfall der Wollhaare, die an manchen Stellen des Körpers durch eine kräftigere Behaarung ersetzt werden.

Bei den Säugetieren zeigt das Ausfallen und die Neubildung der Haare eine gewisse Periodizität, welche von der wärmeren und der kälteren Jahreszeit abhängig ist. So entwickelt sich bei ihnen ein Sommer- und ein Winterpelz. Auch beim Menschen wird der Haarwechsel, wenn auch in einer minder auffälligen Weise, von den Jahreszeiten beeinflusst. Das Ausfallen eines Haares wird durch Veränderungen des auf der Papille aufsitzenden Keimlagers eingeleitet. Der Vermehrungsprozeß der Epithelzellen, durch welchen die Anbildung neuer Hornsubstanz geschieht, hört auf; das nicht weiter wachsende Haar löst sich von seinem Mutterboden ab und nimmt an seinem unteren Ende eine kolbige Beschaffenheit an, daher es jetzt als Kolbenhaar bezeichnet wird (Fig. 365); im Haarbalg wird es aber noch durch die fest anschließenden Wurzelscheiden zurückgehalten, bis es gewaltsam herausgerissen oder durch das an seine Stelle tretende Ersatzhaar nach außen herausgedrängt wird.

Über die Entwicklungsweise der Ersatzhaare bestehen zurzeit noch verschiedene Meinungen. Die meisten Forscher lassen sich das Ersatzhaar auf derselben Papille (Fig. 365 *pa*) bilden, von welcher sich das Kolbenhaar (*kh*) abgelöst hat. Die durch das Emporrücken des letzteren leer gewordenen Wurzelscheiden (*w*) schließen sich zu einem Zellstrang zusammen; sie stellen über der alten Papille gewissermaßen einen neuen epithelialen Haarkeim dar, dessen über der Papille (*pa*) gelegene Zellen nach einiger Zeit wieder zu wuchern beginnen und ein gleichsam verjüngtes Keimlager liefern. Durch ihre Tätigkeit entwickelt sich das Ersatzhaar in der oben für das primäre embryonale Haar beschriebenen Weise; es wächst allmählich von der Tiefe zur Oberfläche empor und schiebt dabei das Kolbenhaar so lange vor sich her, bis es ausfällt und dem neuen Gebilde Platz macht.

Nach einer zweiten Ansicht, für welche STIEDA in einer soeben erschienenen Untersuchung warm eingetreten ist, und welche ich gleichfalls für gut begründet halte, dient die Papille des ausfallenden Haares niemals zur Produktion eines neuen, sondern sie atrophiert mit dem sie überziehenden Keimlager. Ihre Atrophie ist wahrscheinlich überhaupt die Ursache oder der erste Anstoß zum Haarausfall.

Die Entwicklung einer neuen Papille erfolgt in einer doppelten Weise. 1. Bei der ersten Haargeneration, die beim Embryo angelegt wird, oder bei den Primärhaaren, läßt sich die Stelle, von der die Bildung eines Ersatzhaares ihren Ausgang nehmen wird, schon sehr frühzeitig erkennen. Schon an den kolbenförmigen Haarkeimen, die in den Fig. 363 u. 364 abgebildet sind, markieren sich zwei Wülste, die durch lokale regere Vermehrung der Epithelzellen entstanden sind. Der obere ist die Anlage der Talgdrüse, deren Entwicklung auf einer der nächsten Seiten beschrieben wird; der untere Wulst ist als Haarbeet (STÖHR) bezeichnet (Fig. 363 u. 364) worden; nach STIEDA und anderen bedeutet er die Stelle, die später zum Keim des sekundären Haares auswächst und eine bindegewebige Papille erhält, über welcher sich wieder ein kleiner Haarkegel bildet. 2. Bei allen späteren Haargenerationen entsteht kein sogenanntes Haarbeet, sondern es wächst



der neue Haarkeim, wie es STIEDA darstellt, unmittelbar aus dem Keimlager hervor, das unter dem ausfallenden Kolbenhaar liegt (Fig. 365), und erhält eine neue Papille. Während seiner Bildung wird das von der atrophierten Papille abgetrennte Kolbenhaar „durch Verkürzung des unteren Abschnittes des Haarbalges bis in die Gegend der Talgdrüse gerückt“ (STIEDA).

2. Die Nägel. Ein zweites, durch Verhornung der Oberhaut entstehendes Organ ist der Nagel, welcher in vergleichend-anatomischer Hinsicht den Krallen- und Hufbildungen anderer Säugetiere entspricht. Schon bei 7 Wochen alten menschlichen Embryonen treten Wucherungen der Epidermis an den Enden der Finger auf, die sich durch Kürze und Dicke auszeichnen, ebenso an den Enden der Zehen, die in ihrer Entwicklung immer hinter den Fingern etwas zurück sind. Infolge der Wucherungen entstehen aus lockeren Epidermiszellen zusammengesetzte, krallenartige Ansätze, die als Vorläufer der Nägel oder als Urnägel (HENSEN) beschrieben worden sind.

An etwas älteren Embryonen der 9.—12. Woche (ZANDER) ist die Epidermiswucherung durch eine ringförmige Einsenkung gegen ihre Umgebung abgegrenzt. Sie besteht nach der Lederhaut zu aus einer einfachen Lage großkerniger Zylinderzellen, welche dem Rete Malpighii entspricht, aus einer zwei- bis dreifachen Lage polygonaler Stachelzellen und aus einer Hornschicht. Der so durch eine Einsenkung und durch veränderte Beschaffenheit der Zellen markierte Bezirk heißt der primäre Nagelgrund (ZANDER); er nimmt am Endglied einen größeren Teil des Rückens, aber auch eine kleinere, ventrale Fläche ein. Was nun die näheren Vorgänge der Entwicklung der Nagelplatte betrifft, so legt MINOT, gestützt auf Untersuchungen von BOWEN, ein besonderes Gewicht darauf, daß der Nagel einen modifizierten Teil des Stratum lucidum darstellt, der durch Verlust des darüberliegenden Epitrichium bloßgelegt worden ist. Schon am Anfang des 4. Monats treten in den oberflächlichsten Zellen der Keimschicht Körnchen von Eleidin oder Keratohyalin auf und erzeugen das bekannte Stratum granulosum. Aus ihm entwickeln sich ein „Stratum lucidum, welches zuerst im distalen Teil des Nagelfeldes erscheint, sich von hier aus proximalwärts ausbreitet und zu allererst an der Nagelwurzel auftritt; auch hier geht der Bildung des Stratum lucidum eine Ablagerung von Körnchen

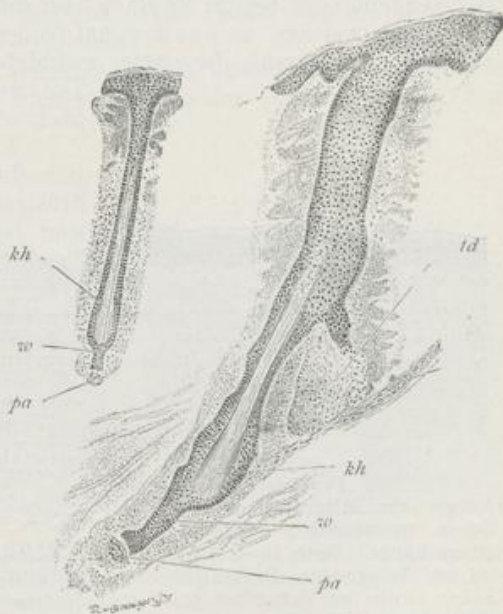


Fig. 365. Bildung der Ersatzhaare an einem senkrechten Durchschnitt der dichtbehaarten Kopfhaut eines erwachsenen Mannes. Nach STÖHR. 40 mal vergr.

kh Kolbenhaar, pa Papille des Ersatzhaares, td Talgdrüse, w neugebildeter Haarkeim mit neuer Papille für das Ersatzhaar.



in den beteiligten Zellen voraus. Etwa in der Mitte des 4. Monats besitzt der ganze Nagel ein *Stratum lucidum* (S. MINOT). Die so entstandene Nagelplatte verdickt sich langsam durch neuen Zuwachs von ihrer unteren Fläche aus, wo sich neue Zellen unter Bildung von Eleidin-körnchen in Hornsubstanz umwandeln. Bei ihrer ersten Anlage ist die Nagelplatte noch von einem Eponychium, welches dem Epitrichium der übrigen Haut entspricht, bedeckt. Das Eponychium geht erst am Ende des 5. Monats verloren. Doch sind schon einige Wochen vorher die Nägel, trotz ihres Überzuges, an ihrer weißen Farbe gegenüber der rötlichen oder dunkelroten Farbe der umgebenden Haut leicht erkennbar. Nach Schwund des Eponychiums wird die stärker wachsende Nagelplatte von hinten nach vorn über das Nagelbett vorgeschoben und beginnt über dasselbe vom 7. Monat an mit freiem Rande hervorzuragen. Bei Neugeborenen besitzt sie einen über die Fingerbeere weit vorspringenden Rand, welcher, weil embryonal früher angelegt, sowohl viel dünner als auch schmaler als der später gebildete, auf dem Nagelbett ruhende Teil ist. Der Randteil wird daher nach der Geburt bald abgestoßen.

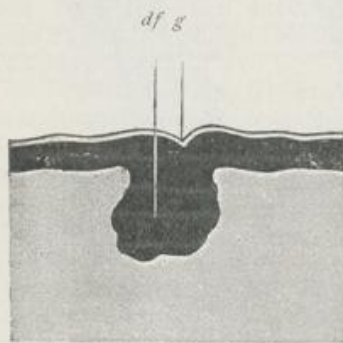


Fig. 366. Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse eines weiblichen menschlichen Embryo von 10 cm Länge. Nach HUSS.

df Anlage des Drüsenfeldes, g kleine Grube auf demselben.

sie eine kleine Höhlung im Innern, winden sich infolge vermehrten Längenwachstums und krümmen sich namentlich an ihrem Ende ein, womit die erste Anlage des Knäuels gegeben ist.

*schon* Die Talgdrüsen gehören dem alveolären Typus an. Sie entwickeln sich entweder direkt von der Epidermis aus, wie z. B. am roten Lippenrand, an der Vorhaut und an der Eichel des Penis, oder sie stehen in engem Zusammenhang mit den Haaren, was das gewöhnliche Verhältnis ist. In diesem Fall legen sie sich als solide Verdickungen der äußeren Wurzelscheide nahe am Ausgang der Haartasche an, noch ehe die Haare vollständig ausgebildet sind (Fig. 363, 364, 365 td); zuerst besitzen sie eine Flaschenform, dann treiben sie einzelne seitliche Sprossen, die sich an ihren Enden kolbenartig erweitern. Eine Höhlung erhält die Drüse dadurch, daß die im Innern der Kanäle gelegenen Zellen verfetten, zerfallen und als Sekret nach außen entleert werden.

Von größerem Interesse ist die Entwicklung der Milchdrüsen, welche umfangreichere und mit einer wichtigen Funktion betraute, der Klasse der Säugetiere eigentümliche Organe sind. An die Spitze

3. Die Drüsen der Haut. Die sich durch Einstülpung anlegenden, drüsigen Bildungen des Hornblattes sind beim Menschen dreifacher Art: Talgdrüsen, Schweißdrüsen und Milchdrüsen. Sie alle entstehen durch Wucherungen der Keimschicht, welche sich als solide Zapfen in die Lederhaut einsenken und dann sich entweder nach dem tubulösen oder dem alveolären Typus weiterentwickeln.

Nach dem tubulösen Typus legen sich die Schweiß- und die Ohrschmalzdrüsen an. Sie beginnen vom 5. Monat an von der Keimschicht aus in die Lederhaut einzudringen, im 7. Monat erhalten

*Schweiß- und Ohrschmalzdrüsen*

*schon*



der Betrachtung stelle ich gleich den für die weitere Beurteilung der Befunde wichtigen Satz, daß jede Milchdrüse beim Menschen nicht ein einfaches Organ, etwa wie eine Ohr- oder eine Unterkieferspeicheldrüse mit einem einfachen Ausführungsgang, sondern ein größerer Drüsenkomplex ist. Ihre erste Anlage ist beim menschlichen Embryo am Ende des 2. Monats als eine auf der linken und der rechten Brustseite erscheinende, erhebliche Verdickung der Epidermis (Fig. 366) beobachtet worden. Entstanden ist sie besonders durch eine Wucherung der Keimschicht, welche sich als halbkugelter Höcker (*df*) in die Lederhaut eingesenkt hat. Aber auch in der Hornschicht gehen später Veränderungen vor sich, indem sie sich verdickt und als Hornpfropf in die Wucherung der Keimschicht hineinragt. Gewöhnlich findet sich auf der Mitte der ganzen Epithelanlage eine kleine Grube (*g*). Auf diese Weise wird frühzeitig eine Hautstrecke abgegrenzt, welche sich später zum Warzenhof und zur Papille umgestaltet, und aus deren Boden erst die einzelnen, Milch liefernden Drüsen hervorsprossen.

Bei älteren Embryonen hat sich die als linsenförmige Verdickung erscheinende Wucherung der Epidermis nach der Peripherie vergrößert und dabei abgeflacht (Fig. 367*df*). Nach außen wird sie zugleich schärfer abgegrenzt dadurch, daß sich die Lederhaut verdickt und sich zu einem Wall (Cutiswall *dw*) nach außen erhebt.

Der ganzen Anlage, welche jetzt eine flache Einsenkung (*df*) der Haut darstellt, ist der Name Drüsenfeld gegeben worden. Es wachsen nämlich frühzeitig aus dem Rete Malpighii des Drüsenfeldes solide Sprossen (*dg*) in die Lederhaut hinein, in ähnlicher Weise, wie an anderen Stellen der Epidermis die Talg- und Schweißdrüsen entstehen. Im 7. Monat sind sie schon sehr deutlich entwickelt und strahlen von der grubenförmigen Vertiefung nach unten und seitlich aus. Bis zur Geburt nimmt ihre Zahl zu, und bedecken sich die größeren von ihnen mit soliden, seitlichen Knospen (*db*). Jeder Sproß ist die Anlage einer Milch bereitenden Drüse, die sich mit einer besonderen Mündung auf dem Drüsenfeld (*df*) öffnet.

Der Name Drüsenfeld ist ein recht passend gewählter, weil er an die ursprünglichen Verhältnisse der Monotremen eine Anknüpfung bietet. Bei diesen Tieren nämlich findet man nicht, wie bei den höher entwickelten Säugetieren, einen schärfer gesonderten, einheitlichen Milchdrüsenkomplex, sondern anstatt dessen eine etwas vertiefte, sogar mit kleinen Haaren versehene Hautstrecke, auf welcher einzelne kleine Drüsen verteilt sind, deren Sekret von den sehr unreif geborenen Jungen mit der Zunge aufgelegt wird. Bei den übrigen Säugetieren dagegen

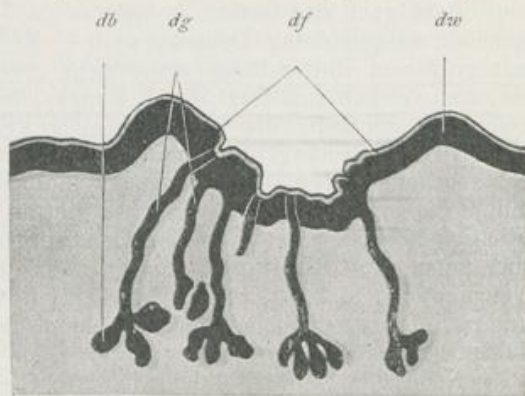


Fig. 367. Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse von einem menschlichen weiblichen Embryo von 32 cm Länge. Nach Huss.

*df* Drüsenfeld, *dw* Drüsenwall, *dg* Drüsenausführungsgang, *db* Drüsenbläschen.

größte Haut  
15-22 Längs (Huss)  
Huss



werden die vereinzelt auf dem Drüsenfeld ausmündenden Drüsen zu einem einheitlichen Apparat verbunden: es entwickelt sich eine Einrichtung, die zum besseren Säugen der Jungen dient, nämlich eine Papille oder Zitze, welche alle Drüsenausführgänge in sich einschließt und vom Mund des gesäugt werdenden Tieres umfaßt wird. Beim Menschen beginnt ihre Entwicklung schon vor der Geburt (OSKAR SCHULTZE). Das vom Cutiswall umsäumte Drüsenfeld, das längere Zeit zu einer Grube vertieft war, flacht sich zuerst ab, bis es in einem Niveau mit der benachbarten Haut liegt. Von dieser ist es infolge größeren Blutgefäßreichtums und wegen der dünneren Beschaffenheit seiner Epidermis durch eine mehr rötliche Färbung unterschieden. Dann erhebt sich während des 1. Lebensjahres die Mitte des Drüsenfeldes mit den daselbst dicht beieinander zur Ausmündung gelangenden Ausführgängen (Ductus lactiferi) mehr in die Höhe und wird, indem sich noch glatte Muskelfasern in größerer Menge in der Lederhaut anlegen, zur Saugwarze; die umgebende Hautstrecke, soweit sich an ihr keine Haarkeime anlegen, wird zum Warzenhof (Areola mammae). Im weiblichen Geschlecht gehen diese Umbildungen etwas frühzeitiger als im männlichen vor sich.

Bald nach der Geburt kommt es zu Veränderungen in dem noch spärlich ausgebildeten Drüsengewebe. Es tritt eine vorübergehende, mit größerem Blutandrang verbundene Anschwellung der Brustdrüsen ein, aus welchen sich jetzt durch Druck eine geringe Quantität milchartiger Flüssigkeit, die sogenannte Hexenmilch, auspressen läßt. Nach KÖLLIKER hängt ihre Bildung damit zusammen, daß die ursprünglich solid angelegten Drüsengänge um diese Zeit eine Höhlung gewinnen, indem die zentral gelegenen Zellen verfetten, sich auflösen und, in einer Flüssigkeit suspendiert, nach außen entleert werden. Nach Untersuchungen von BARFURTH dagegen wäre die sogenannte Hexenmilch Neugeborener das Produkt einer echten, vorübergehenden Sekretion und nach ihren morphologischen wie chemischen Bestandteilen der eigentlichen Frauenmilch gleichartig.

Nach der Geburt bilden sich zwischen beiden Geschlechtern in der Beschaffenheit der Milchdrüse große Unterschiede aus. Während beim Manne das Drüsenparenchym in seiner Entwicklung stehen bleibt, beginnt es beim Weibe, besonders zur Zeit der Geschlechtsreife und mehr noch nach Eintritt einer Schwangerschaft, zu wuchern. Aus den zuerst angelegten Drüsenausführgängen sprossen zahlreiche, hohle Seitenzweige hervor, die sich mit hohlen, von einem einschichtigen Zylinderepithel ausgekleideten Drüsenbläschen (Alveoli) bedecken. Gleichzeitig entwickeln sich in dem Bindegewebe zwischen den einzelnen Drüsenläppchen reichliche Inseln von Fettzellen. Infolgedessen schwillt die Gegend, an welcher sich der Milchdrüsenkomplex angelegt hat, zu einem mehr oder minder weit nach außen hervortretenden Hügel (der Mamma) an.

#### Repetitorium zu Kapitel XI.

**1. Entwicklung des Zentralnervensystems.** 1. Das Zentralnervensystem entwickelt sich aus dem zur Medullarplatte verdickten Bezirk des äußeren Keimblattes, der sich zum Medullarrohr zusammenfaltet (Medullarfalte, Medullarrinne).

2. Am Medullarrohr verdicken sich die Seitenwände, während ventrale und dorsale Wand dünn bleiben, in die Tiefe der vorderen



und hinteren Längsspalten rücken und zu den Kommissuren der Rückenmarkshälften werden.

3. Ursprünglich füllt das Rückenmark den ganzen Wirbelkanal aus, wächst aber langsamer als dieser und endet daher später am zweiten Lendenwirbel. (Schräger Verlauf der Lenden- und Sacralnerven.)

4. Der Teil des Nervenrohrs, welcher zum Gehirn wird, gliedert sich in die drei primären Hirnblasen (primäres Vorderhirnbläschen [Prosencephalon], Mittelhirnbläschen [Mesencephalon], Hinterhirnbläschen [Rhombencephalon]).

5. Das primäre Vorderhirnbläschen, aus dessen Seitenwandungen sich die Augenblasen ausstülpfen, sondert sich weiter in die Anlage des Großhirns (Telencephalon) und des Zwischenhirns (Diencephalon).

6. Das Hinterhirnbläschen zerfällt durch Einschnürung in die Anlage von Kleinhirn (Epencephalon) und von verlängertem Mark (Myelencephalon).

7. Die gerade Achse, welche die drei primären Hirnblasen untereinander ursprünglich verbindet, erfährt später an einzelnen Stellen starke Krümmungen, in deren Folge die Bläschen sich gegeneinander verschieben (Kopfbeuge, Brückenbeuge, Nackenbeuge). Der Kopf- und Nackenbeuge entsprechen an der Oberfläche der Embryonen der Kopf- und Scheitelhöcker und der Nackenhöcker.

8. Bei der Umwandlung der Bläschen finden folgende Prozesse statt: a) Einzelne Stellen der Wandungen verdicken sich in mehr oder minder hohem Grade, während andere Stellen eine Verdünnung erfahren und keine Nervensubstanz entwickeln (Deckplatte des dritten und vierten Ventrikels); b) die Bläschenwandungen falten sich ein; c) einzelne Bläschen (erstes und viertes) überflügeln in hohem Grade in ihrem Wachstum die übrigen (Zwischen-, Mittel-, Nachhirn).

9. Von den Hohlräumen der Bläschen leiten sich die vier Hirnkammern und die SYLVISCHE Wasserleitung her.

10. Von den drei Bläschen erfährt das Mittelhirnbläschen, welches die Vierhügel liefert, die geringfügigsten Umwandlungen.

11. Primäres Vorder- und Hinterhirnbläschen zeigen eine ähnliche Veränderung, indem ein größerer Abschnitt ihrer oberen Wand sich zu einer einfachen Lage von Epithelzellen verdünnt und in Verbindung mit der wuchernden, weichen Hirnhaut die Adergeflechte erzeugt (vorderes, seitliches, hinteres Adergeflecht; vorderer und hinterer Hirnschlitz).

12. Die Anlage des Großhirns zerfällt unter Entwicklung der Mantelspalte und der großen Hirnsichel in zwei seitliche Hälften, die beiden Hemisphärenbläschen.

13. Die Hemisphärenbläschen übertreffen schließlich beim Menschen an Masse alle übrigen Hirnteile und wachsen von oben und von der Seite als Hirnmantel über den anderen Abschnitt des Hirnrohrs oder den Hirnstamm herüber.

14. Bei der Faltenbildung der Hemisphären unterscheidet man Fissuren und Sulci.

15. Die Fissuren (Fossa Sylvii, Fissura hippocampi, Fissura chorioidea, Fissura calcarina, Fissura occipitalis) sind totale Einfaltungen der Hirnwand, durch welche an der Oberfläche tiefe Einschnitte und nach den Seitenventrikeln zu entsprechende Vorsprünge bedingt werden (Corpus striatum, Ammonshorn [Cornu Ammonis], Adergeflechtfalte, Calcar avis).



16. Die Sulci sind Einschnitte, welche auf die Hirnrinde beschränkt und je nach der Zeit ihrer Entstehung tiefer oder seichter sind (primäre, sekundäre, tertiäre Sulci).

17. Die Fissuren treten im allgemeinen früher als die Sulci auf.

18. Der Riechnerv ist nicht einem peripheren Nervenstamm gleichwertig, sondern, wie die Augenblasen und der Sehnerv, ein besonderer, durch Ausstülpung aus dem Stirnlappen der Großhirnhemisphären entstandener Hirnteil (Riechlappen, Lobus olfactorius mit Bulbus und Tractus olfactorius). (Mächtige Entwicklung des Riechlappens bei niederen Wirbeltieren [Haien], Verkümmern beim Menschen.)

**II. Entwicklung des peripheren und des sympathischen Nervensystems.** 1. Die Spinalknoten entwickeln sich aus einer Nervenleiste, welche aus der Verschlußstelle des Nervenrohrs jederseits zwischen ihm und dem Hornblatt nach abwärts wächst und sich in der Mitte jedes Rückensegments zu einem Ganglion verdickt.

3. Die sympathischen Ganglien des Grenzstranges sind wahrscheinlich abgeschnürte Teile der Spinalknoten.

4. Über die Entwicklung der peripheren Nervenfasern bestehen zwei verschiedene Hypothesen: 1. Die peripheren Nervenfasern wachsen aus dem Zentralnervensystem hervor und verbinden sich erst sekundär mit ihrem peripheren Endapparat. 2. Die Anlagen des peripheren Endapparats (Muskeln, Sinnesorgane) und das zentrale Nervensystem hängen von frühen Stadien der Entwicklung an durch Protoplasmafäden und durch Zellen, die zu Ketten aneinander gereiht sind, zusammen. Aus den Verbindungen entstehen die Nervenfasern.

**III. Entwicklung des Auges.** 1. Die seitlichen Wandungen der primären Vorderhirnblasen stülpen sich zu den Augenblasen aus.

2. Mit dem Teil der primären Vorderhirnblase, der zum Zwischenhirn wird, bleiben die Augenblasen durch einen Stiel, den späteren Sehnerven, verbunden.

3. Die Augenblase wandelt sich in den Augenbecher um, indem ihre laterale und ihre untere Wand durch die Anlage der Linse und des Glaskörpers eingestülpt werden.

4. An der Stelle, wo die primäre Augenblase mit ihrer Seitenwand an das äußere Keimblatt anstößt, verdickt sich dieses, senkt sich zur Linsengrube ein und schnürt sich zum Linsensäckchen ab.

5. An der hinteren Wand des Linsensäckchens wachsen die Zellen zu Linsenfasern aus, vorn werden sie zum Linsenepithel.

6. Die Linsenanlage wird zur Zeit ihres Wachstums von der Tunica vasculosa lentis, die sich später rückbildet, eingehüllt.

7. Die Membrana pupillaris ist der vordere, hinter der Pupille gelegene Teil der Tunica vasculosa lentis.

8. Die Entwicklung des Glaskörpers veranlaßt die Augenspalte.

9. Der Augenbecher hat doppelte Wandungen: ein äußeres und ein inneres Epithelblatt, die an der Öffnung des Bechers, welche die Linse umfaßt, und an der Augenspalte ineinander übergehen.

10. Zwischen die Linse und das dicht anliegende Hornblatt wachsen Mesenchymzellen aus der Umgebung hinein und bilden Hornhaut und Descemetische Membran, von denen sich die letztere durch einen Spalt-raum, die Augenkammer, gegen die Tunica vasculosa lentis absetzt.

11. Der Augenbecher sondert sich in einen hinteren Abschnitt, in dessen Bereich sich sein inneres Blatt verdickt und zur Netzhaut



wird, und in einen vorderen Abschnitt, der an der Ora serrata beginnt, sich stark verdünnt, sich über die vordere Linsenfläche schiebt und in die Augenkammer hineinwächst, bis sich die ursprünglich weite Becheröffnung auf den Umfang der Pupille verengt hat.

12. Der vordere verdünnte Abschnitt des Bechers zerfällt nochmals in zwei Zonen, indem er sich in der Umgebung des Linsenäquators zu den Ciliarfortsätzen einfaltet, nach vorn davon aber glatt bleibt. Somit sind jetzt am gesamten Augenbecher drei Bezirke als Retina, als Pars ciliaris und als Pars iridis retinae zu unterscheiden.

13. Den drei Abschnitten des Augenbechers entsprechend nimmt auch die angrenzende, bindegewebige Hülle eine verschiedene Beschaffenheit an und liefert die eigentliche Chorioidea, das Bindegewebe des Ciliarkörpers und der Iris.

14. In der Umgebung der Hornhaut faltet sich die Haut zum oberen und zum unteren Augenlid und zur Nickhaut ein, welche letztere beim Menschen rudimentär ist und nur als Plica semilunaris fortbesteht.

15. Die Ränder der Augenlider verwachsen in den letzten Monaten der Entwicklung mit ihrem Epithel, um sich vor der Geburt wieder zu lösen.

16. Vom inneren Augenwinkel führt bei den Säugetieren die Tränenrinne zwischen Oberkiefer- und äußerem Nasenfortsatz zur Nasenhöhle.

17. Indem eine Epithelleiste vom Grunde der Tränenrinne in die Tiefe dringt, sich abschnürt, und aushöhlt entsteht der Tränenkanal.

18. Dadurch, daß am Augenwinkel die Epithelleiste sich teilt, entwickeln sich die beiden Tränenröhrchen.

**IV. Entwicklung des Gehörganges.** 1. Das häutige Labyrinth entwickelt sich zur Seite des Nachhirns oberhalb der ersten Schlundspalte aus einer grubenförmigen Vertiefung des äußeren Keimblattes.

2. Das Hörgrübchen schließt sich zum Hörbläschen ab, rückt mehr in die Tiefe und wird in embryonale Binde substanz eingebettet, aus welcher sich später die Schädelkapsel entwickelt.

3. Das Hörbläschen nimmt durch verschiedenartige Ausstülpungen seiner Wand die komplizierte Gestalt des häutigen Labyrinthes an und sondert sich in den Utriculus mit den drei halbkreisförmigen Bogen gängen, in den Sacculus mit dem Canalis reuniens und der Schnecke sowie in den Labyrinthanhang (Recessus vestibuli), durch welchen Sacculus und Utriculus noch untereinander in Verbindung bleiben.

4. Der Hörnerv und das Hörepithel, welche ursprünglich einfach sind, zerfallen, so wie sich das Bläschen in einzelne Abschnitte sondert, in mehrere Nervenzweige (N. vestibuli, N. cochleae) und in mehrere Nervenendstellen (Cristae acusticae der drei Ampullen, eine Macula acustica des Utriculus und des Sacculus und das Cortische Organ).

5. Das embryonale Bindegewebe, in welches das epitheliale Hörbläschen und seine Umwandlungsprodukte eingeschlossen werden, sondert sich in drei verschiedene Teile: a) in eine dünne Bindegewebsschicht, welche sich den epithelialen Wandungen anschmiegt und mit ihnen zusammen das häutige Labyrinth darstellt; b) in ein Gallertgewebe, welches während des embryonalen Lebens verflüssigt wird und die perilymphatischen Räume liefert (an der Schnecke die Paukentreppe und die Vorhofstreppe); c) in eine Knorpelkapsel, aus welcher durch Verknöcherung das knöcherne Labyrinth entsteht.

6. Mittleres und äußeres Ohr sind von dem oberen Teil der ersten Schlundspalte (Spritzloch der Selachier) abzuleiten.



7. Aus der Verschlußplatte der ersten Schlundspalte nebst angrenzenden Teilen der Schlundbogen entwickelt sich das Trommelfell, welches ursprünglich dick ist und sich erst später verdünnt.

8. Aus einer Bucht an der Innenseite des Trommelfells (Sulcus tubotympanicus) und aus einer nach oben, außen und hinten gerichteten Aussackung davon entstehen Paukenhöhle und Eustachische Röhre.

9. Die Paukenhöhle ist ursprünglich außerordentlich eng, indem in der sie einhüllenden Schleimhaut das Bindegewebe gallertig ist.

10. Gehörknöchelchen und Chorda tympani liegen anfangs, im Gallertgewebe eingebettet, außerhalb der Paukenhöhle; erst durch Schrumpfung der Gallerte kommen sie in Schleimhautfalten zu liegen, welche in die geräumiger werdende Paukenhöhle vorspringen (Amboß- und Hammerfalte).

11. Der äußere Gehörgang, entwickelt sich aus der Umrandung der nach außen vom Trommelfell gelegenen Bucht; die Ohrmuschel entsteht aus sechs Höckern, die sich zum Tragus, Antitragus, Helix, Anthelix und zu dem Ohrläppchen umgestalten.

**V. Entwicklung des Geruchsorgans.** | 1. Das Geruchsorgan entwickelt sich aus zwei grubenförmigen Vertiefungen des äußeren Keimblattes, welche sich in einem größeren Abstand voneinander auf dem Stirnfortsatz bilden.

2. Die beiden Geruchsgrübchen verbinden sich auf einem weiteren Stadium mit den Winkeln der Mundhöhle durch die Nasenrinnen.

3. Die inneren und die äußeren Ränder der Geruchsgrübchen und der Nasenrinnen treten als Wülste nach außen hervor und stellen die inneren und die äußeren Nasenfortsätze dar.

4. Durch Verwachsung der Nasenrinnen wird das Geruchsorgan in zwei Nasengänge umgewandelt, die mit dem äußeren Nasenloch am Stirnfortsatz und mit dem inneren Nasenloch an der Decke der Mundhöhle nach einwärts von der Oberlippe ausmünden.

5. Die inneren Nasenlöcher werden später spaltförmig und rücken näher aneinander, indem sich die Nasenscheidewand verdünnt und zugleich etwas nach abwärts in die primitive Mundhöhle hineinwächst.

6. Der obere Teil der primitiven Mundhöhle wird zum Geruchsorgan zur Vergrößerung seiner Regio respiratoria hinzugezogen, indem von den Oberkieferfortsätzen die horizontalen Gaumenfortsätze dem unteren Rand der Nasenscheidewand entgegenwachsen, mit ihm verschmelzen und den harten und den weichen Gaumen erzeugen.

7. Das Geruchsorgan erfährt eine weitere Vergrößerung seiner für respiratorische Zwecke dienenden Binnenräume a) durch Faltenbildung seiner Schleimhaut, durch welche die Nasenmuscheln entstehen, b) durch Ausstülpung seiner Schleimhaut in die angrenzenden Teile des knorpeligen und des knöchernen Kopfskeletts (Bildung der Siebbeinzellen, der Stirn-, Keilbein- und Highmorshöhlen).

8. Am Geruchsgrübchen bildet sich frühzeitig eine besondere Vertiefung des äußeren Keimblattes als Anlage des JACOBSONSchen Organs mit einem besonderen Ast des Riechnerven.

9. Das JACOBSONSche Organ kommt entfernt von der Regio olfactoria an den Grund der Nasenscheidewand zu liegen.

10. Als Rest der Gaumenspalte, der ursprünglichen Verbindung zwischen Nasenhöhle und Mundhöhle, erhalten sich die STENSONSchen Gänge vieler Säugetiere, die Canales incisivi des Menschen.



**VI. Entwicklung der Haut mit Nebenorganen.** 1. Die Entwicklung der Haare wird bei menschlichen Embryonen dadurch eingeleitet, daß sich Fortsätze von der Keimschicht der Oberhaut, die Haarkeime, in die Tiefe senken.

2. Am Grund der Haarkeime legt sich durch Wucherung des Bindegewebes die blutgefäßführende Haarpapille an.

3. Der epitheliale Haarkeim sondert sich: a) durch Verhornung eines Teils der Zellen in ein junges Haar, b) in eine lebhaft wuchernde, zwischen dem Haarschaft und der Papille gelegene Zellschicht, in die Haarmatrix, welche das Material zum Wachstum des Haares liefert, c) in die äußere und die innere Wurzelscheide.

4. Um den epithelialen Teil der Haaranlage bildet sich der Haarbalg aus dem umgebenden Bindegewebe.

5. Die Nägel des Menschen entwickeln sich aus einem Bezirk der Epidermis, der zum primären Nagelgrund modifiziert ist, durch Umwandlung des Stratum lucidum.

6. Die zuerst gebildete, dünne Nagelplatte wird eine Zeitlang noch von einer Schicht verhornter Zellen, dem Eponychium, überzogen, das im 5. Monat beim Menschen abgestoßen wird.

7. Die **Milchdrüse** ist ein Komplex alveolärer Drüsen.

8. Zuerst entsteht eine Verdickung der Keimschicht der Oberhaut und wandelt sich in das Drüsenfeld um, das später durch einen Wall von der Umgebung abgesetzt und etwas vertieft wird.

9. Vom Grund des Drüsenfeldes wachsen die Anlagen alveolärer Drüsen in größerer Anzahl hervor.

10. Später erhebt sich das die Drüsenausführgänge enthaltende Drüsenfeld über die Hautoberfläche und wird zur Brustwarze.

11. Nach der Geburt wird vorübergehend eine geringe Menge milchartiger Flüssigkeit, die Hexenmilch, abgesondert.