

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 Seitenwände 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.

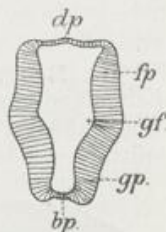


Fig. 300. Schematischer Durchschnitt durch die Anlage des Nervenrohrs zur Unterscheidung einzelner Regionen. Einteilung nach His. Schema nach FROEYER.

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 Längspalte 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 Steiß-

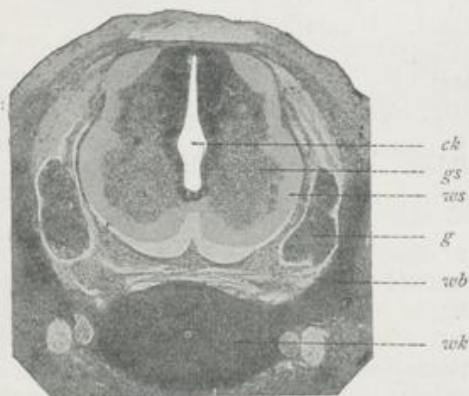


Fig. 301. Querschnitt durch Rückenmark und knorpelige Wirbelsäule eines menschlichen Embryo. Nach HERTWIG.

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

beinwirbel 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.

Solange das Rückenmark in seinem Wachstum mit der Wirbelsäule gleichen Schritt hält, treten die aus ihm entspringenden Nervenpaare unter rechtem Winkel direkt zu den Zwischenwirbeln hin, um den Wirbel-

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 Nervenstämmе. 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 Nervenstämmе 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

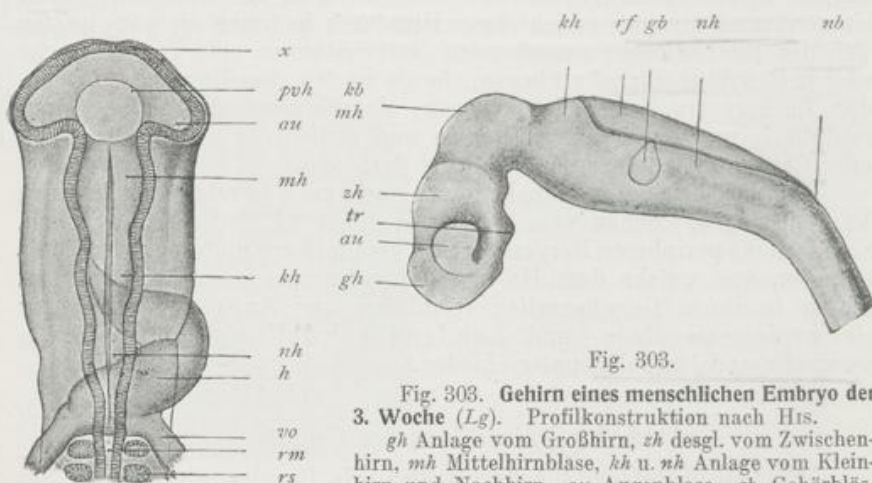


Fig. 302.

Fig. 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.

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

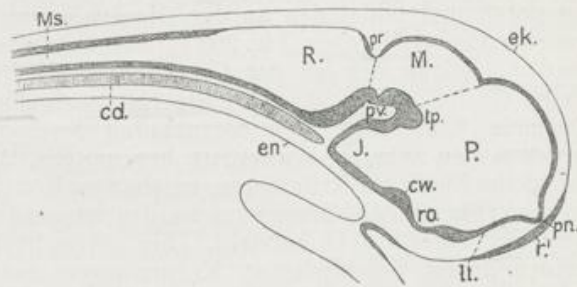
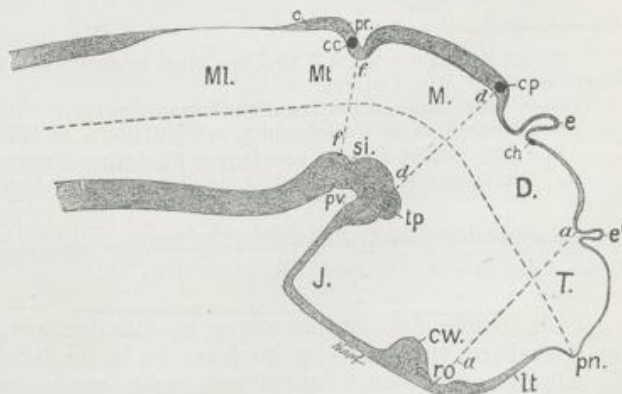


Fig. 304. Schema von der Dreigliederung des Nervenrohrs. Nach KUPFFER.

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.

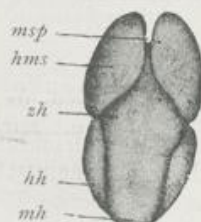


Fig. 306.



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

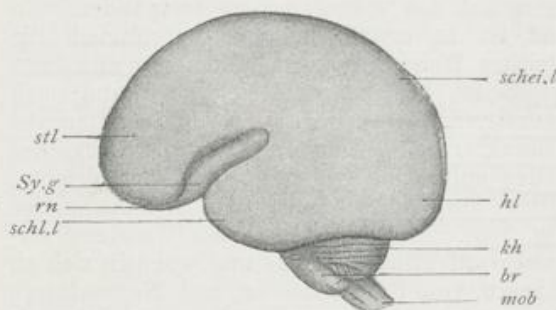


Fig. 308. Seitliche Ansicht vom Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des 5. Monats. Natürl. Größe. Nach MIHALKOVICS.

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

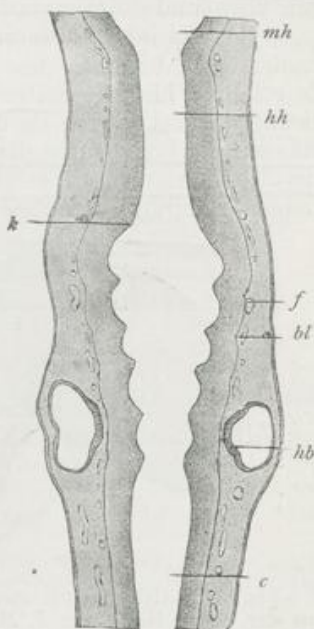


Fig. 309. Frontalschnitt durch den hinteren Teil des Hirnrohrs eines jungen Hühner-Embryo. Nach HERTWIG.

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

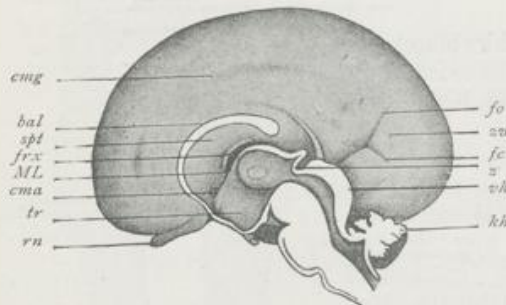


Fig. 310. Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des 5. Monats, in der Medianebene halbiert. Ansicht der rechten Innenhälfte. Natürl. Größe. Nach MIHALKOVICS.

rn Riechnerv, tr Trichter des Zwischenhirns, cma Commissura anterior, ML Monrosches 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

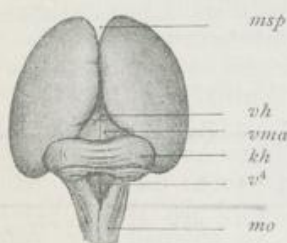


Fig. 311.

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.

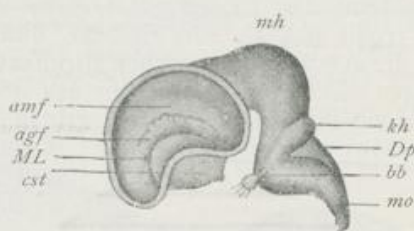


Fig. 312.

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

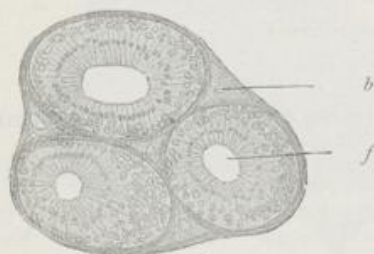


Fig. 313. Schnitt durch die Zirbel des Truthahns. 180-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

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

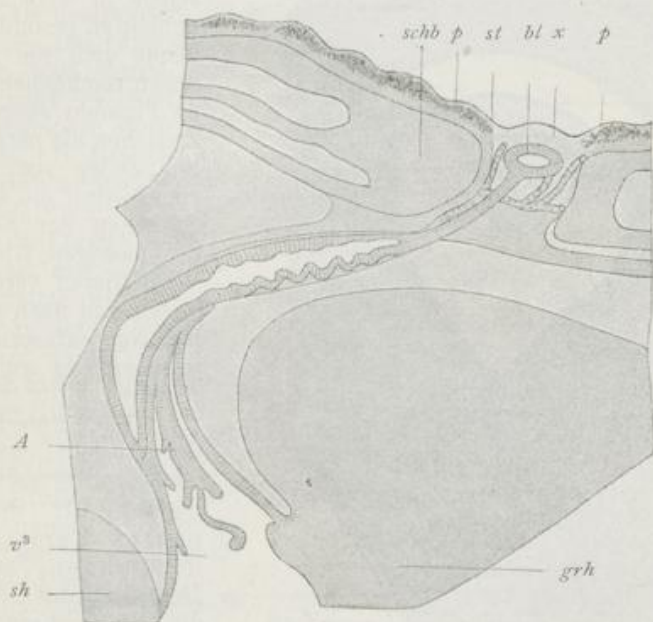


Fig. 314. Schematischer Längsschnitt durch das Gehirn von *Chamaeleo vulgaris* mit der Zirbel, die in drei Abschnitte, einen blasenartigen, strangartigen und schlauchartigen, gesondert ist. Nach B. SPENCER.

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, *v³* dritter Ventrikel, der sich nach oben in den schlauchartigen Anfangsteil (*A*) der Zirbel fortsetzt.

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

wirbellosen Tiere eine gewisse Ähnlichkeit erhält. Bei *Hatteria* (Fig. 315) z. B. ist derjenige Abschnitt der Blasenwand, welcher der Körperoberfläche am nächsten liegt, zu einem linsenartigen Körper (*l*), der gegenüber befindliche, in den faserigen Strang (*st*) übergehende Wandteil dagegen zu einer retinaähnlichen Bildung (*r*) umgestaltet worden. Die Linse (*l*) ist dadurch entstanden, daß sich an der vorderen Wand der Blase die Epithelzellen zu Zylinderzellen und einkernigen Fasern verlängert und dabei einen mit konvexer Fläche in die Höhle der Blase 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 Bindegewebskapsel mit dem Pinealauge von *Hatteria punctata*. Schwach vergrößert. Nach BALDWIN SPENCER. Der vordere Teil der Kapsel füllt das Scheitelloch (Foramen parietale) aus.

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

durch die Haut hindurchzudringen vermögen. Auch spricht hierfür die Anwesenheit des linsenförmigen Körpers und des Pigments. Ob aber das Organ zum Sehen dient oder nur dazu, 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 (*hy*) bleibt noch längere Zeit mit der Mundhöhle durch einen engen Gang (*hyg*) in Verbindung. Auf späteren Stadien aber wird die Verbindung bei den höheren Wirbeltieren gelöst, indem das embryonale Bindegewebe, welches die Grundlage für die Entwicklung des Kopfskeletts hergibt, sich verdickt und das Säckchen von der Mundhöhle

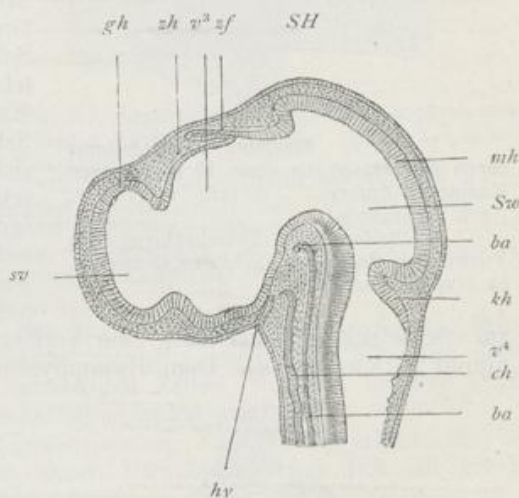


Fig. 316. Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines 4 1/2 Tag bebrüteten Hühnchens. Nach MIHALKOVICS.

SH Scheitelhöcker, sv Seitenventrikel, v³ 3. Ventrikel, v⁴ 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-

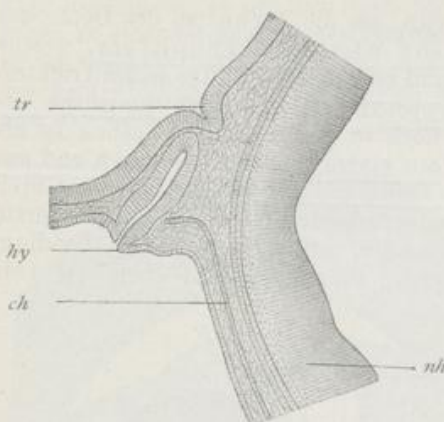


Fig. 317. Medianer Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 12 mm langen Kaninchen-Embryo. 50-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

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

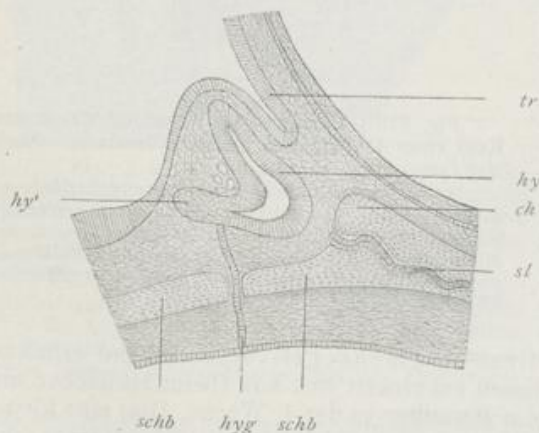


Fig. 318. Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 20 mm langen Kaninchen-Embryo. 55-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

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

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

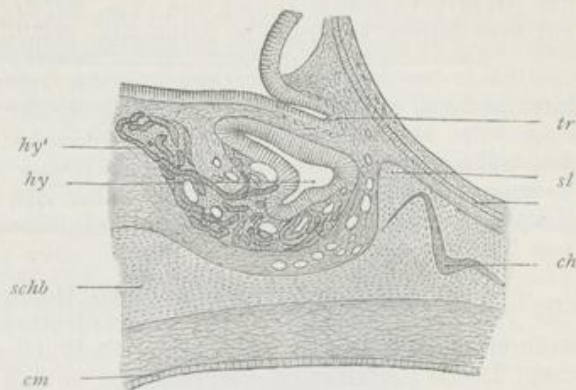


Fig. 319. Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 30 mm langen Kaninchen-Embryo. 40-fach vergrößert. Nach MIHALKOVICS.

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.

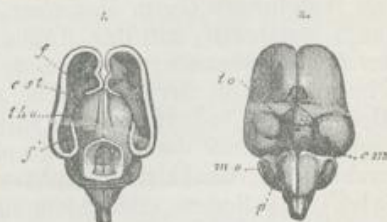


Fig. 320. Gehirn eines dreimonatigen menschlichen Embryo in natürlicher Größe. Nach KÖLLIKER.

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. 320₁) 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 Verschußplatte (*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,

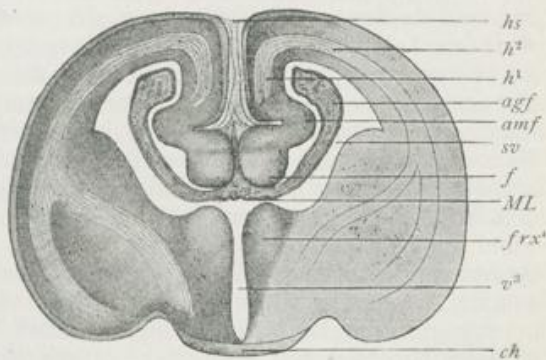


Fig. 321. Querschnitt durch das Gehirn eines 3,8 cm langen Kaninchen-Embryo. Vergr. $\frac{1}{1}$. Nach MIHALKOVICS. Der Schnitt geht durch die MONROSchen Löcher.

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 Ammonsfalte und die seitliche Adergeflechtfalte, erkennt man am besten, wenn man bei einem Embryo die seitliche Hemisphärenwand abträgt und so die mediale Fläche des noch außerordentlich weiten, ringförmig gestalteten Seitenventrikels überschauen kann (Fig. 312). Man sieht dann die Höhle zum Teil ausgefüllt durch eine rötliche, gekräuselte Falte (*agf*), welche, halbmondförmig gekrümmt, von oben her dem Streifenhügel (*c.st*) aufliegt. Im Bereich der Falte erfährt die Hirnwand ähnliche Veränderungen (Fig. 321 *agf*), wie an der Decke des verlängerten Marks und des Zwischenhirnbläschens. Sie verdünnt sich, anstatt sich zu verdicken und Nervensubstanz zu entwickeln, und geht in eine einfache Lage platter Epithelzellen über, welche sich mit der weichen Hirnhaut fest verbinden. Diese wird dann längs der ganzen Falte sehr blutgefäßreich und wuchert mit Zotten in den Seitenventrikel hinein, das Epithel vor sich ausstülpend. So entsteht das seitliche Adergeflecht (Plexus chorioideus lateralis, Fig. 321 *agf*), das später beim Erwachsenen einen Teil der Cella media und des Unterhorns ausfüllt. Am MONROSchen Loche (Fig. 321 *ML*) beginnend, hängt es hier mit dem vorderen, unpaaren Adergeflecht zusammen, welches sich an der Decke des Zwischenhirnbläschens entwickelt hat. Wenn man aus der Adergeflechtfurche die weiche, blutgefäßreiche Hirnhaut herauszieht, zerstört man gleichzeitig die zu einem Epithel verdünnte Hirnwand und erzeugt an der medialen Fläche der Hemisphäre die seitliche Hirn- oder die große Hemisphärenspalte (Fissura cerebri transversa), welche vom MONROSchen Loche bis zur Spitze des Schläfenlappens reicht und in den Seitenventrikel von außen hineinführt.

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

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

des 4. Monats gesellt sich dann noch zu ihr die *Fissura occipitalis* (Fig. 310/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).

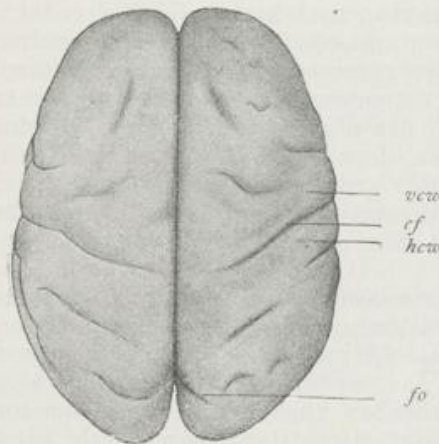


Fig. 322.

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.

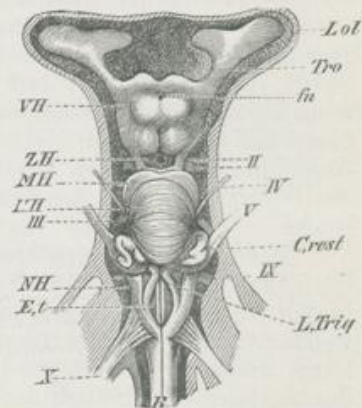


Fig. 323.

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 Nervenfibrillen und ihre Endigungsweise in zarten, aus mehr oder minder undifferenzierten Zellen zusammengesetzten Embryonen. Wer nun weiß, wie schwierig es schon ist, bei einem ausgewachsenen Tiere marklose Nervenfibrillen in Epithellagen oder im glatten Muskelgewebe zu verfolgen und über ihre Endigungsweise ins reine zu kommen, wird es verständlich finden, daß hinsichtlich der Entwicklung der peripheren Nerven manche und gerade die interessantesten Fragen nicht spruchreif sind, weil die zu ihrer Beantwortung 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 „Ganglienstreifen“ 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,

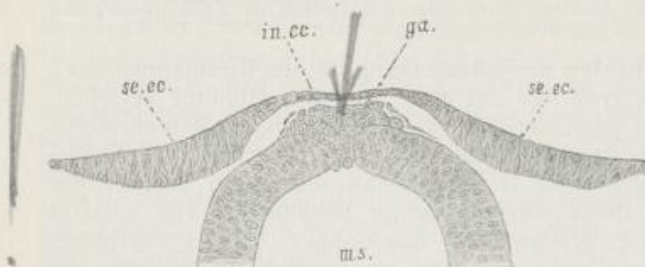


Fig. 324. Durchschnitt durch einen Hühner-Embryo nach 29 Stunden Bebrütung. Nach GOLOWINE.

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

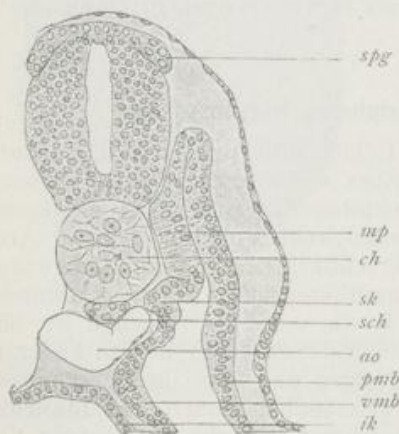


Fig. 325. Querschnitt durch einen Embryo von *Pristiurus*. Nach RABL.

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 ur-

sprünglich bila-

terale Anordnung

wieder zum Vor-

schein kommt“

(LENHOSSÉK). Es

wächst jetzt näm-

lich eine dünne,

ein bis zwei Lagen

dicke Zellenleiste,

wie Querschnitt-

serien lehren, zu

beiden Seiten der

(Fig. 325 *spg*). Sie erreicht bald

die dorsale Kante der zu dieser

Zeit gut ausgebildeten Rücken-

segmente. Während des Herab-

wachsens sondert sich die Nerven-

oder die Ganglienleiste immer

deutlicher in einzelne hintereinander

gelegene Abschnitte. Es bleiben

nämlich immer die zwischen zwei

Segmenten gelegenen Strecken im

Wachstum zurück, während die in

ihrer Mitte gelegenen Teile stärker

wuchern, sich verdicken und gleich-

zeitig noch weiter zwischen den

Rückensegmenten und dem Nerven-

rohr ventralwärts vordringen.

Von den Spinalknoten des

Rumpfes unterscheiden sich die im

Bereich des Kopfes gelegenen Gang-

lien in mehreren Einzelheiten ihrer

Entwicklung. Der wesentlichste

Unterschied besteht darin, daß schon

zur Zeit, wo sich die Hirnanlage

noch nicht zum Rohr geschlossen

hat, die Ganglienanlagen am Um-

schlagsrande der Medullarfalten in

eine stärkere Wucherung geraten,

sich von ihrem Mutterboden ab-

trennen und zwischen Hirnwand und

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

Die Verschiedenheit in diesen Angaben hängt mit den verschiedenen

Auffassungen zusammen, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven überhaupt bestehen. Zwei Hauptgegensätze machen sich in der Literatur geltend, wenn man die verschiedenen Ansichten durchgeht, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven aufgestellt worden sind. Die Majorität der Forscher nimmt an, daß das periphere Nervensystem sich aus dem zentralen entwickelt, daß die Nerven aus dem

Gehirn, dem Rückenmark und den Ganglien

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

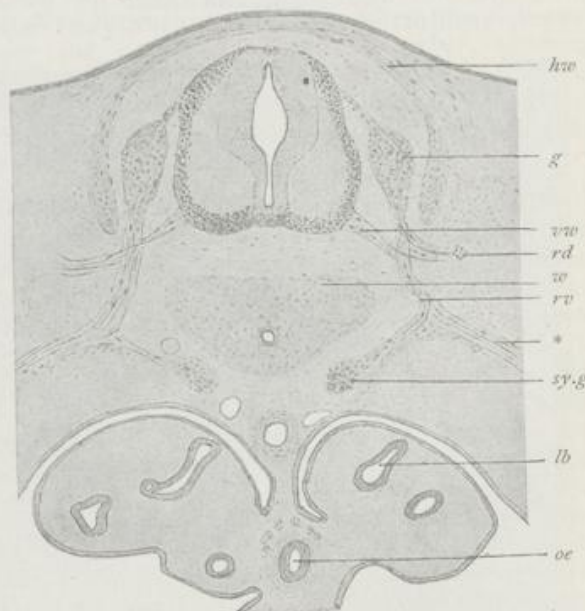


Fig. 326. Querschnitt durch die Rückengegend der Brustregion eines menschlichen Embryo. Nach HERTWIG.

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

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

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

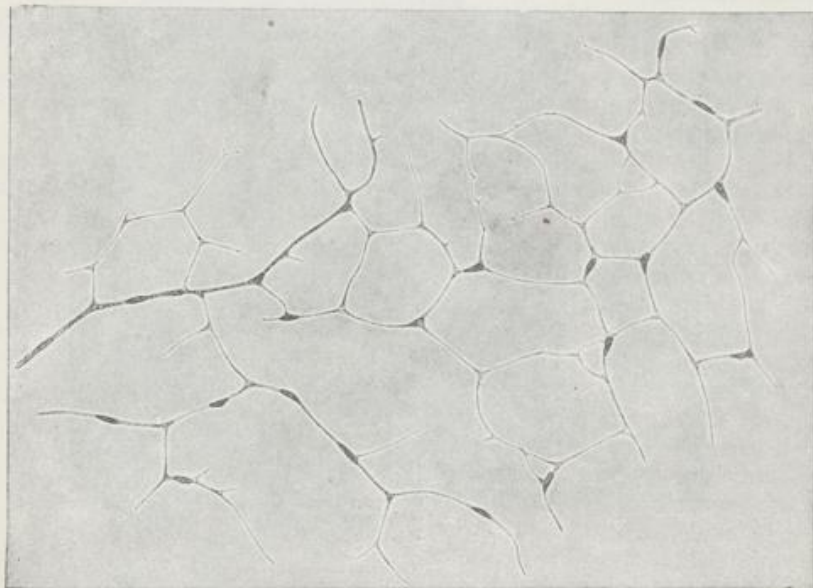


Fig. 327. Neuroblastennetz in der Bauchhaut einer 2,5 cm langen Salamanderlarve. Nach OSKAR SCHULTZE.

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

Zu derselben Ansicht ist OSKAR SCHULTZE durch das Studium der Histogenese der peripheren 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