

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

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

C. Die Entwicklung des Sympathicus.

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

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

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

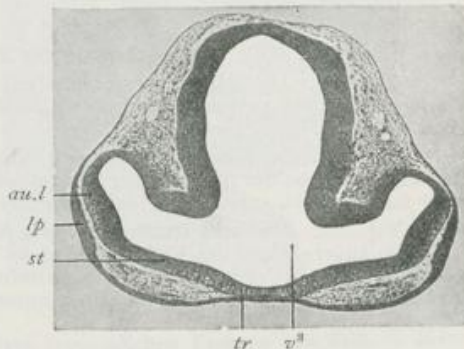
ist aber der epitheliale Bestandteil sowohl in funktioneller als in morphologischer Hinsicht weitaus der wichtigste. Denn ob ein Sinnesorgan zum Sehen, Hören, Riechen oder Schmecken geeignet ist, hängt in erster Linie vom Charakter des Sinnesepithels, d. h. davon ab, ob es aus Seh-, Hör-, Riech- oder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

A. Die Entwicklung des Auges.

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

Fig. 328. Querschnitt durch das vordere 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.

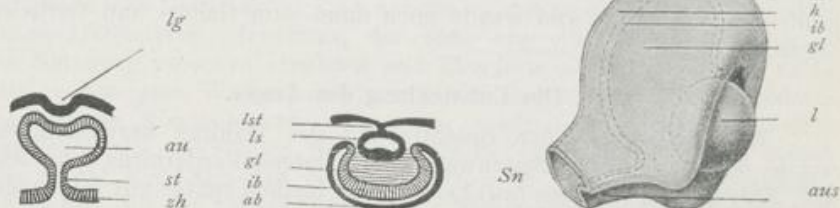


Fig. 329.

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.

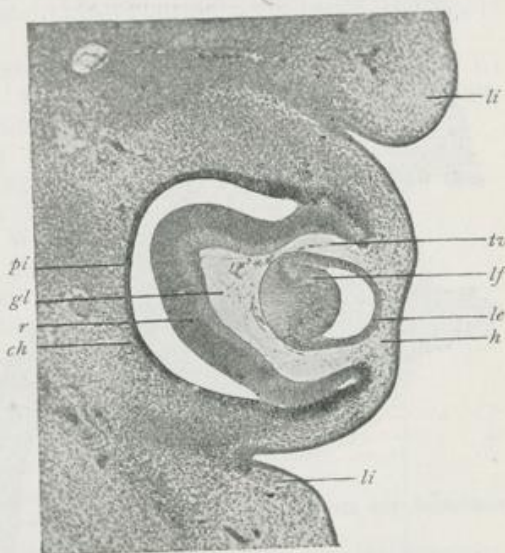


Fig. 332. Durchschnitt durch das Auge eines menschlichen Embryo aus dem 2. Monat. Nach HERTWIG.

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

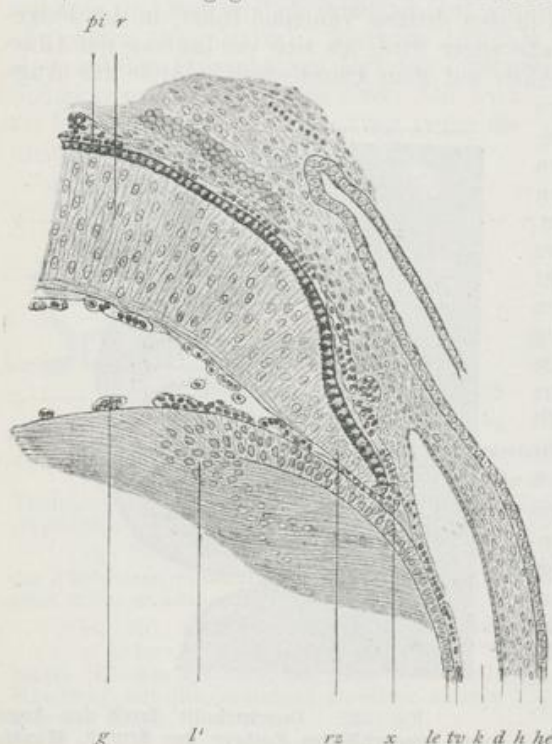


Fig. 333. Teil eines Durchschnitts durch die Augenanlage eines Mäuse-Embryo. Nach KESSLER.

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-

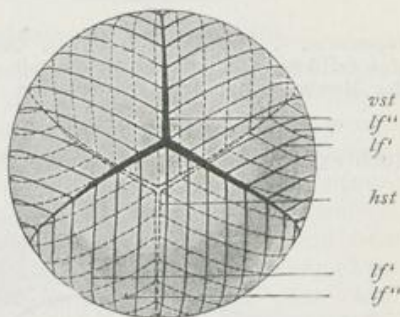
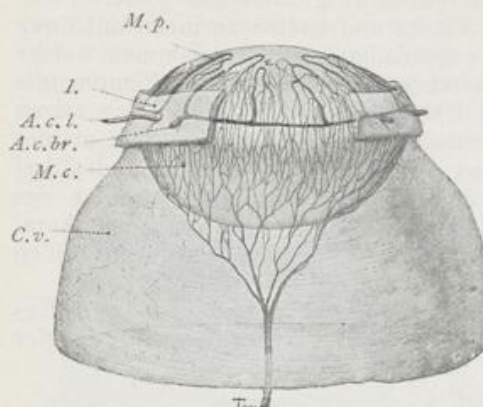


Fig. 334. Schema zur Anordnung der Linsenfasern.

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.

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

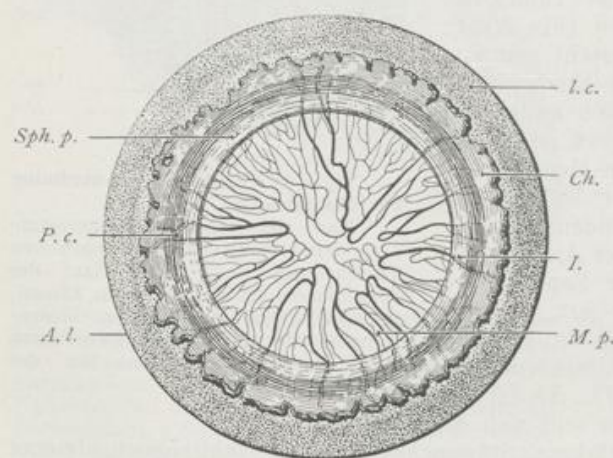


Fig. 335 B. Linse mit einem Teil der Chorioidea und der Membrana pupillaris von einem 7 Monate alten menschlichen Fötus frei präpariert und von der vorderen Fläche gesehen. Die Blutgefäße sind injiziert. Nach KOLLMANN.

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 FRORIEP bemerkt, „auf das innigste miteinander

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

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 Augenbeckers hineinführt, das Sehloch oder die Pupille. Von dem Randbezirk des Bechers leitet sich die Pigmentschicht der Iris her (Fig. 336 *1* u. *2*). Wie in der äußeren, lagern sich jetzt auch in der inneren Epithellamelle Pigment-

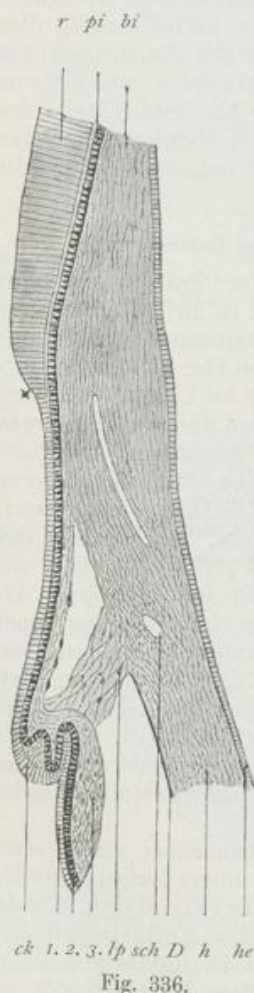


Fig. 336.

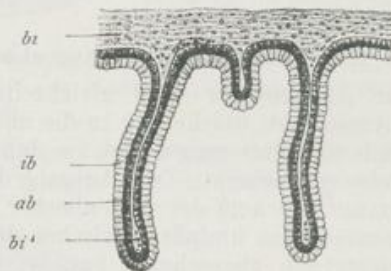


Fig. 337.

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

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

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

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

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

Eine interessante Veränderung erfährt der an die Pigmentschicht der Iris angrenzende und den Äquator der Linse umgebende Teil des 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 Tränenausführrapparat entwickelt, der von dem inneren Augenwinkel in die Nasenhöhle führt und von den Amphibien an in allen Wirbeltierklassen vorgefunden wird. Bei den Vögeln, den Säugetieren und dem Menschen (Fig. 338) ist die Stelle, an welcher sich der Tränenkanal anlegt, schon äußerlich frühzeitig gekennzeichnet durch eine Furche, welche vom inneren Augenwinkel zur Nasenhöhle führt. Durch sie werden zwei Wülste 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).

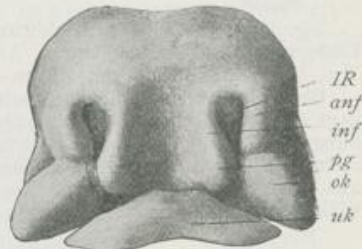


Fig. 338. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryo von 10,5 mm Länge. $\times 12,5$. Nach PETER.

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

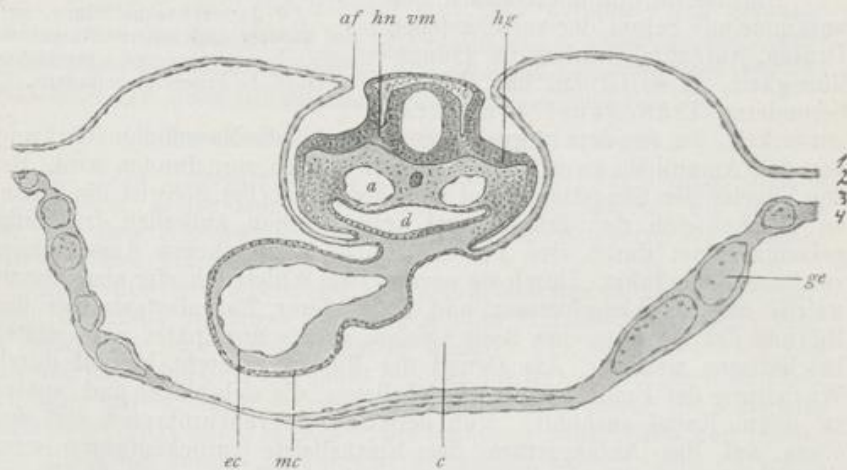


Fig. 340. Querschnitt durch die Hörgrübchen eines Hühner-Embryo am 2. Tage der Bebrütung. Nach HERTWIG.

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 Endolymphe gefüllte Bläschen, welche ihren Ursprung ebenfalls von der Epidermis nehmen. Sie sind im Innern von Epithel ausgekleidet, welches aus zwei verschiedenen Arten von Zellen besteht: erstens aus niedrigen, platten Elementen, die gewöhnlich flimmern und dadurch die Flüssigkeit im Innern des Bläschens in Bewegung setzen, und zweitens aus längeren, zylindrischen oder fadenförmigen Hörzellen mit steifen Haaren, die in die Endolymphe hineinragen und, meistens zu Gruppen vereint, eine Macula oder Crista acustica herstellen. Zu allen Hörbläschen der Wirbeltiere tritt ferner ein Nerv heran, welcher an den Sinneszellen mit feinen Fäserchen endet. Endlich findet sich noch als eine charakteristische Bildung ein fester, kristallinischer Körper vor, der Hörstein oder Otolith, der mitten in der Endolymphe schwebt und durch den Schlag der Flimmerhaare gewöhnlich in eine fibrierende Bewegung versetzt wird. Er besteht aus Kristallen von phosphor- oder 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-

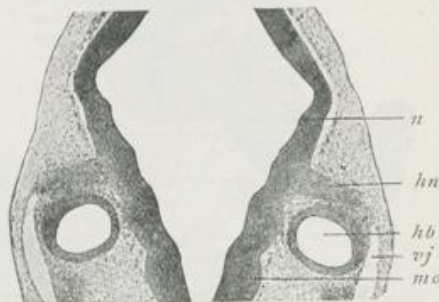


Fig. 341. Frontalschnitt durch die Gegend des verlängerten Markes und durch die Hörbläschen des in Fig. 176 abgebildeten menschlichen Embryo, dessen Augenanlage in Fig. 328 dargestellt ist. Nach HERTWIG.
n verlängertes Mark mit gut ausgeprägten Neuromeren, hn Hörnerv, hb Hörbläschen, vj Vena jugularis,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

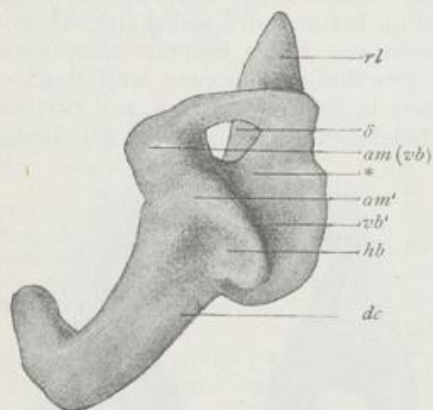


Fig. 342.

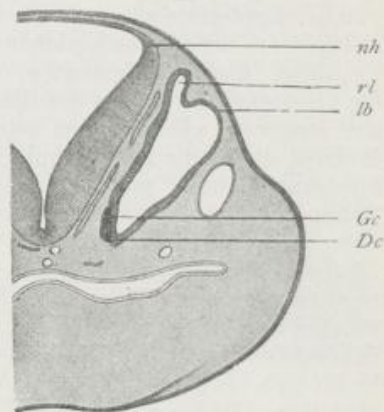


Fig. 343.

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

rl Recessus labyrinthi, dc Ductus cochlearis (häutiger Schneckenang), 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 Schneckenang 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 (*ö*) in der Tasche durch Resorption der verlöteten Epithelstrecke gebildet, während an der zweiten Stelle (*vb'*) die Epithelmembran noch erhalten ist. Zwischen den verklebten Teilen der Tasche bleibt eine mittlere Strecke, die mit einem Stern im Modell bezeichnet ist, offen und wird zum gemeinsamen

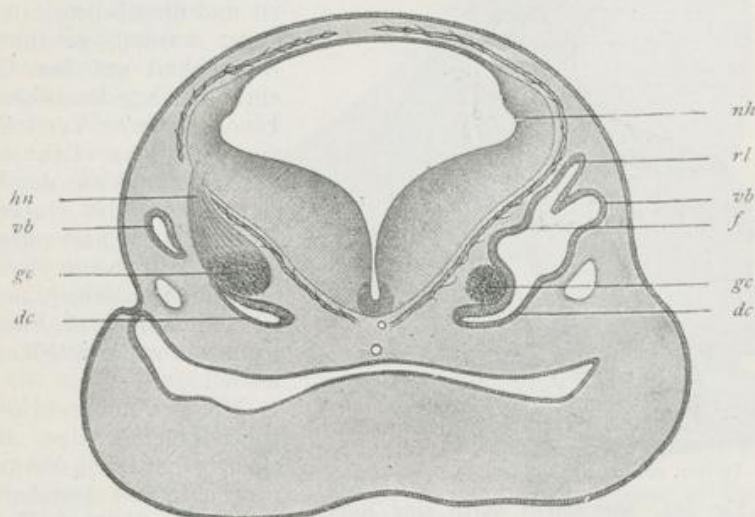


Fig. 344. Querschnitt durch den Kopf eines 1,6 cm langen Schaf-Embryo in der Gegend der Labyrinthblase. Auf der rechten Seite ist ein mitten durch die Labyrinthblase geführter Schnitt gezeichnet, links ein etwas mehr nach vorn fallender. Nach BÖTTCHER.

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

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

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

des letzteren in den Bereich des Canalis utriculo-saccularis, etwa in seine Mitte, zu liegen (Fig. 347 R). Es entsteht auf diese Weise ein Bild, als ob der Labyrinthanhang an seinem Ursprung sich in zwei feine 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.

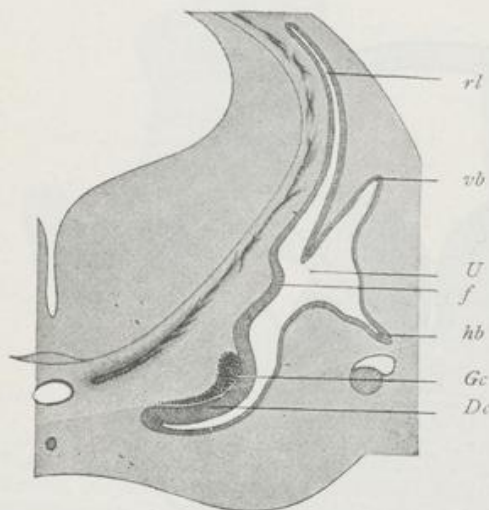


Fig. 345. Querschnitt durch eine Kopfhälfte eines Schaf-Fötus von 2 cm Länge in der Gegend des Labyrinths. 30fach vergrößert. Nach BÖTTCHER.

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 Schneckengang eng verbunden (Fig. 344, 345 Gc) und wächst in demselben Maße, wie sich dieser vergrößert, zu einem dünnen Bande aus, welches unter dem Namen des Ganglion spirale bekannt ist (Fig. 351 Gsp).

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

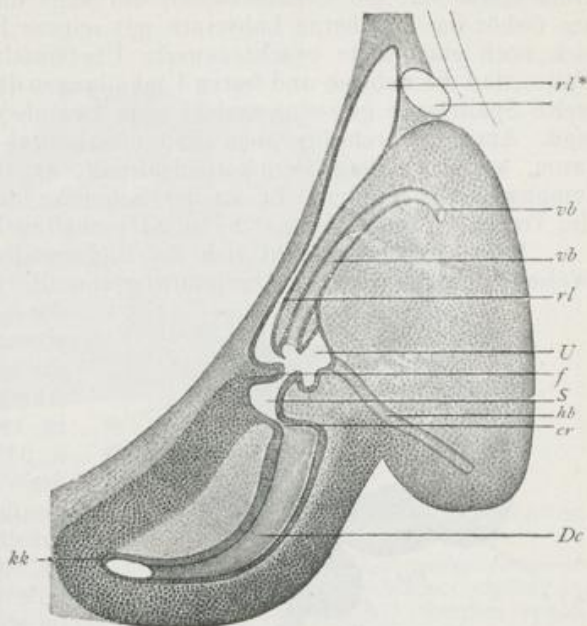


Fig. 346. Nach zwei Durchschnitten durch das Labyrinth eines 2,6 cm langen Schaf-Embryo. Nach BÖTTCHER.

rl Recessus labyrinthi, rl* ampullenartige Erweiterung desselben, vb, hb vertikaler, horizontaler Bogenkanal, 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.

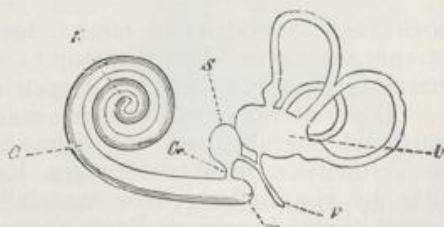


Fig. 347. Schema zur Erläuterung des ausgebildeten häutigen Labyrinths.

U Utriculus, S Sacculus, Cr Canalis reuniens, R Recessus labyrinthi, L Labyrinthanhang, 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

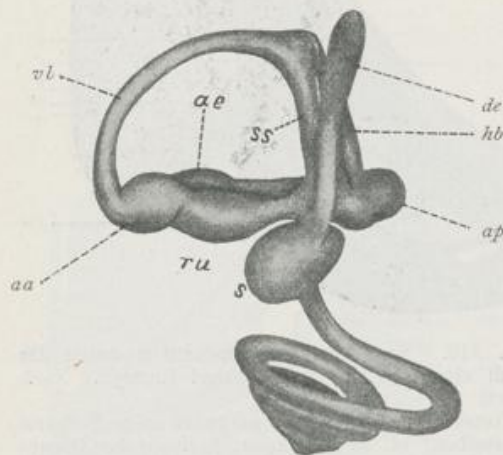


Fig. 348. Modell vom Labyrinth eines Schweine-Embryo von ca. 100 mm N.-St.-L. Medialansicht nach R. KRAUSE.

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

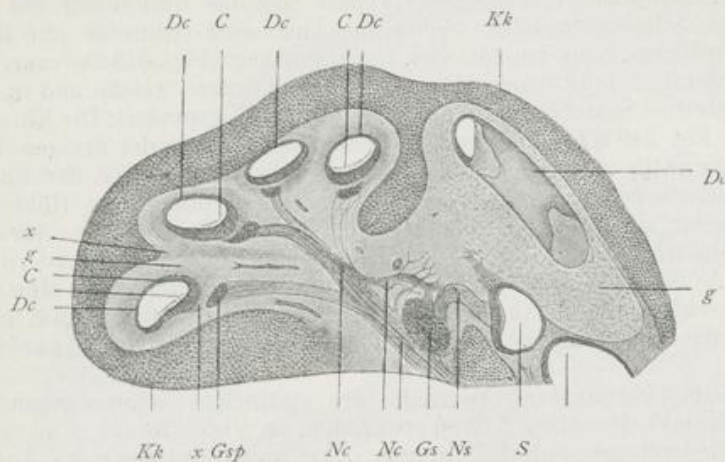


Fig. 349. Durchschnitt durch die Schnecke eines 7 cm langen Schaf-Embryo. 30fach vergrößert. Nach BÖTTCHER.

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 Bindegewebschichten.

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 Bindegewebschicht 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.

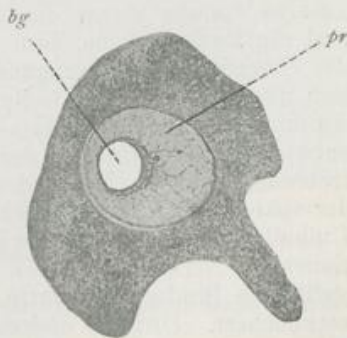


Fig. 350. Schnitt durch den Bogengang eines Hunde-Embryo. Nach KRAUSE.

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.

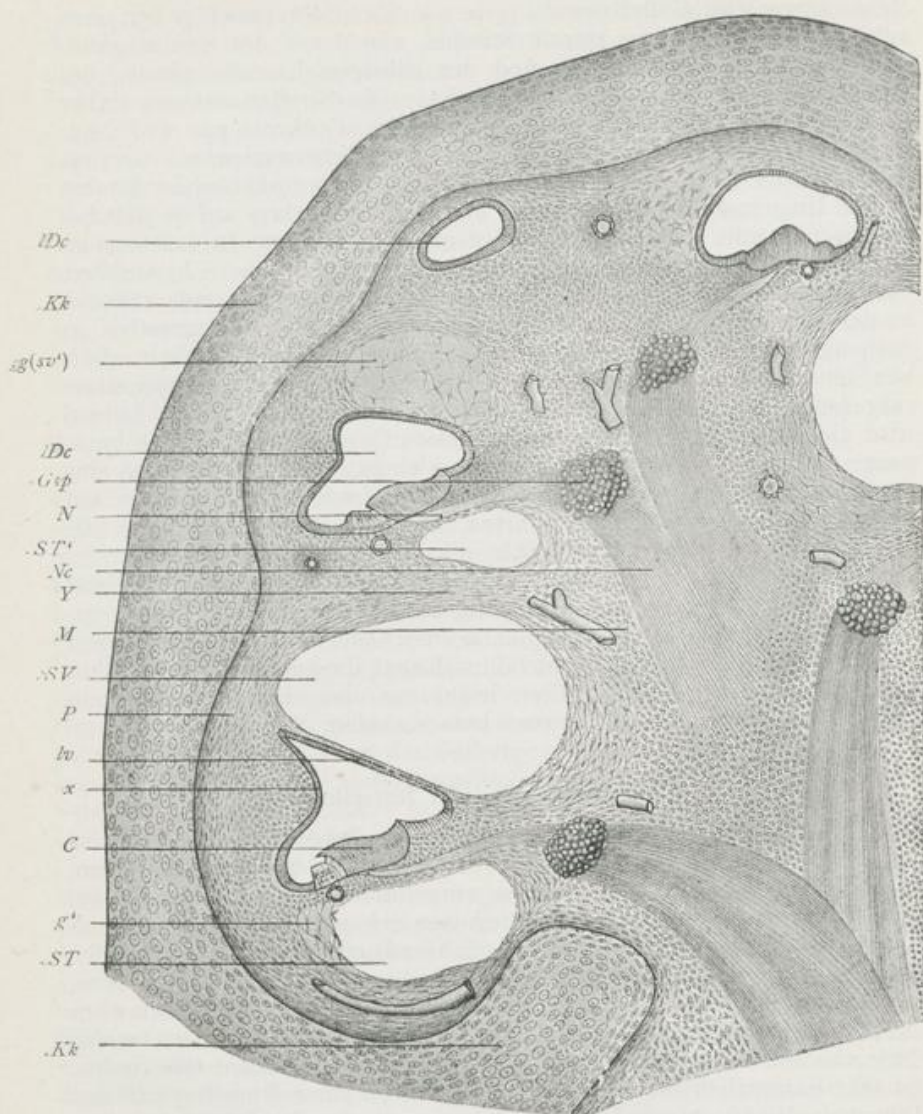


Fig. 351. Teil eines Durchchnitts durch die Schnecke eines 9 cm langen Katzen-Embryo. Nach BÖTTCHER.

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 Corrische 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 Corrischen 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 herausschälen.

2. Die Entwicklung des Mittelohrs.

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

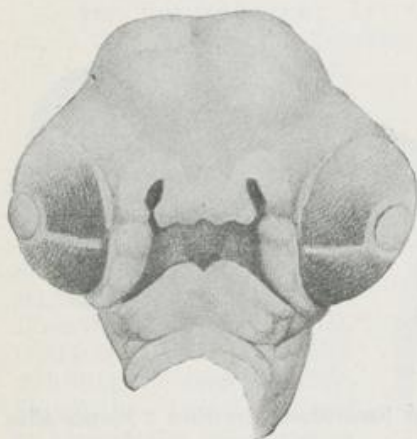


Fig. 353.

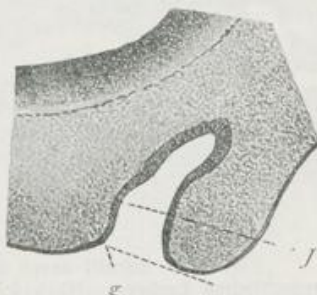


Fig. 354.

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

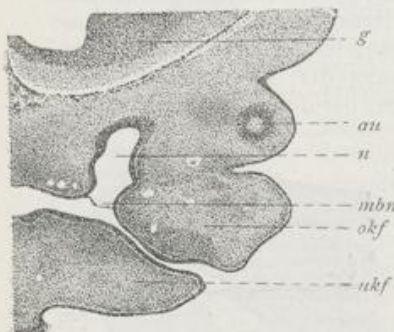


Fig. 355.

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.

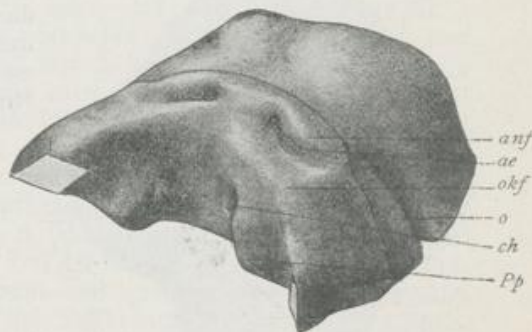


Fig. 356.

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

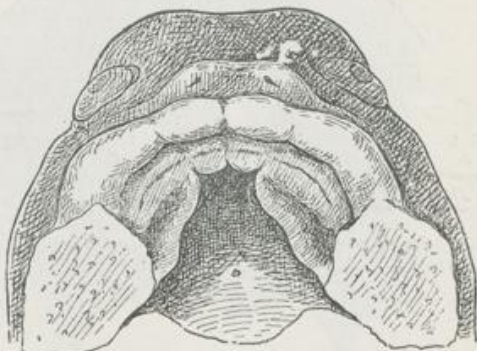


Fig. 357. Mundhöhlendecke eines menschlichen Embryo mit Anlage der Gaumenfortsätze. 10fach vergrößert. Nach His.

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 übereinander gelegene Etagen getrennt worden. Die obere Abteilung gesellt sich zum Geruchsorgan hinzu, zu dessen Vergrößerung sie beiträgt; sie wird von dem Raum, der aus dem ursprünglichen Geruchsgrübchen entstanden ist, von dem Geruchslabyrinth, als Nasenrachengang unterschieden. Dieser mündet nach hinten durch die Choanen in die Rachenhöhle. Die untere Abteilung wird zur sekundären Mundhöhle. Die Scheidewand, die sich von den Oberkieferfortsätzen aus gebildet hat, ist der Gaumen, der später, wenn sich die Kopfknochen entwickeln, sich in den harten und den weichen Gaumen scheidet. Von der Gaumenspalte, welche bei jungen Embryonen den Gaumen

von vorn nach hinten durchsetzt und Mund- und Nasenhöhle verbindet (Fig. 358), erhält sich

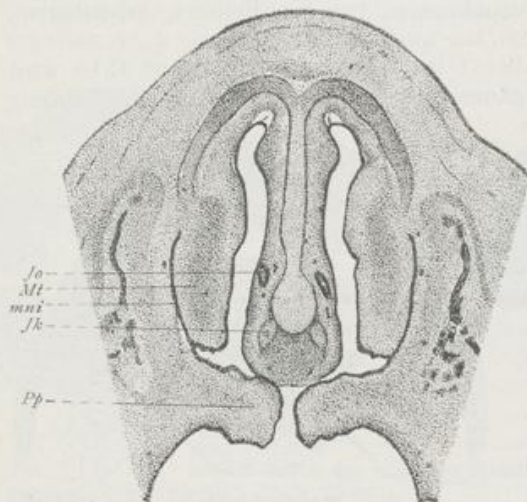


Fig. 358.

Fig. 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.

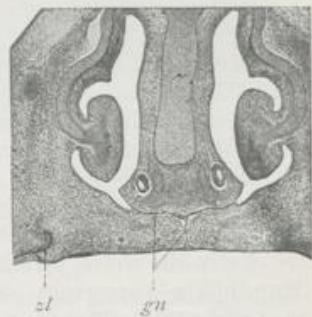


Fig. 359.

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 (JACOBSONscher Knorpel *jk*) eingehüllt und empfängt einen besonderen Ast des Riechnerven, der in einem Sinnesepithel endet, welches mit dem der Regio olfactoria übereinstimmt. Häufig mündet es (z. B. bei Wiederkäuern) in den Anfang des STENSONSchen Kanals ein, der sich hier als Verbindung von Nasen- und Mundhöhle offen erhält. Auch bei menschlichen Embryonen finden sich JACOBSONsche Knorpel entwickelt, liegen aber hier in einiger Entfernung von dem gleichnamigen rudimentären Organ (RÖSE). Reste von ihnen kommen sogar noch im knorpeligen Nasengerüst des Erwachsenen vor (SPURGAT).

Als zweites Mittel, um die Innenfläche des Geruchsorgans zu vergrößern, führte ich die Bildung von Falten auf. Die Falten 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 Ethmoidalregion der Schädelkapsel, teils in eine Anzahl von Belegknochen hineinwachsen. Auf diese Weise entstehen die zahlreichen, kleinen Siebbeinzellen im knorpelig vorgebildeten Siebbein. Etwas später (beim Menschen im 6. Monat) entwickelt sich eine Ausstülpung im Oberkiefer zur Highmorshöhle. Nach der Geburt endlich dringen Aussackungen noch in den Keilbeinkörper und in das Stirnbein ein und erzeugen die Sinus sphenoidales und die Sinus frontales, welche aber erst ihre volle Größe zur Zeit der Geschlechtsreife erlangen. Bei manchen

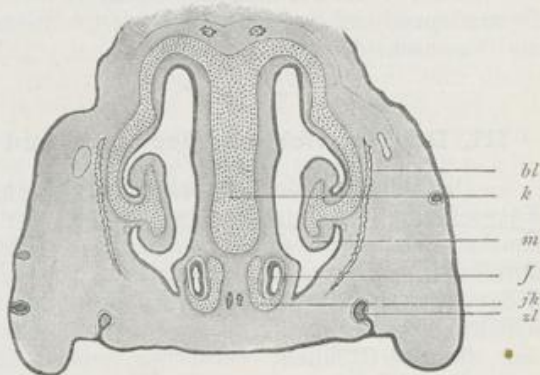


Fig. 360. Querschnitt durch den Kopf eines Schweine-Embryo von 5 cm Steiß-Scheitellänge. Nach HERTWIG.

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

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

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

III. Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane.¹

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.*