

vor der Geburt schon angebahnte Scheidung in einen großen Körperkreislauf und einen kleinen Lungenkreislauf vollendet.

Am Schluß des Abschnittes über die Entwicklung des Blutgefäßsystems sei noch mit wenigen Worten eines Organes gedacht, welches in der deskriptiven Anatomie meist bei den Organen des Kreislaufs besprochen zu werden pflegt, — der Milz. Entwicklungsgeschichtlich ist über sie nur wenig zu berichten. Schon bei menschlichen Embryonen von 7 mm Länge (His) wurde ihre erste Anlage im Mesogastrium, in der Nähe des Magens aufgefunden. Einen Querschnitt durch die Milzanlage und den Magen eines 27 Tage alten menschlichen Embryo zeigt Fig. 398 nach HOCHSTETTER. Über die Abstammung des die Milzanlage bildenden Zellmaterials gehen die Angaben der einzelnen Forscher noch auseinander.

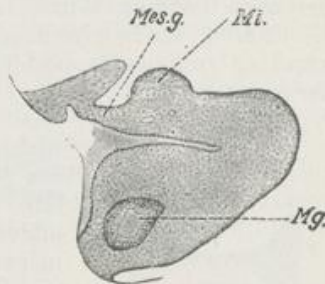


Fig. 398. Querschnitt durch die Milzanlage und den Magen eines 27 Tage alten menschlichen Embryo. Nach HOCHSTETTER. Mi Milz, Mg Magen, Mes.g Mesogastrium.

II. Die Entwicklung des Skeletts.

Mit Ausnahme der Chorda dorsalis, welche ihren Ursprung vom inneren Keimblatt herleitet, ist das Skelett der Wirbeltiere ein Produkt des Zwischenblattes, entstanden aus einer Reihe geweblicher Metamorphosen, über welche schon früher (S. 122, 364) ein allgemeiner Überblick gegeben worden ist. Man unterscheidet an ihm zwei Hauptteile: 1. das Achsenskelett, welches wieder in dasjenige des Rumpfes und des Kopfes zerfällt, und 2. das Extremitätenskelett. Das erstere ist das ältere und ursprünglichere, wie es denn allen Wirbeltieren zukommt; das letztere ist erst später entwickelt und wird in den niederen Abteilungen noch ganz vermißt (Amphioxus, Cyclostomen).¹

A. Das Achsenskelett.

1. Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein.

Die ursprüngliche Grundlage für das Achsenskelett aller Wirbeltiere ist die Rückenseite oder Chorda dorsalis, ein biegsames, stabförmiges Gebilde, das in der Achse des Körpers unter dem Nervenrohr und oberhalb des Darmes und der Aorta gelegen ist und vom Vorderende der Mittelhirnbasis bis zum Ende des Schwanzes reicht. Indem hinsichtlich ihrer ersten Anlage auf frühere Abschnitte des Lehrbuchs (S. 71 usw.) verwiesen wird, sei hier auf die weitere Umbildung noch näher eingegangen. Von vornherein sei gleich hervorgehoben, daß die Chorda sich zu einem wirklich funktionierenden, zur Stütze tauglichen Organ nur bei den niederen Wirbeltieren, bei dem Amphioxus, den Cyclostomen, Ganoiden, Selachiern und den Jugendformen der Teleostier und Amphibien entwickelt. Bei ihnen grenzt sich der Streifen embryonaler Chordazellen, wenn er sich vom Darmdrüsenblatt abgeschnürt hat, nach außen durch Absonderung einer festen, homogenen Hülle, der Chordascheide, schärfer ab (Fig. 399 cs). Die Zellen vergrößern

sich, indem sie Flüssigkeit in ihr Protoplasma aufnehmen, umhüllen sich mit derben Membranen und gewinnen so ganz das Aussehen von Pflanzenzellen. Nur an der inneren Fläche der Chordascheide (Fig. 399) bleiben die Zellen klein und protoplasmatisch und bilden eine besondere Schicht, das Chordaepithel, welches durch Vermehrung und Umwandlung seiner Elemente eine Zunahme der Chordasubstanz herbeiführt. Bei allen höheren Wirbeltieren (Reptilien, Vögeln, Säugern) beginnt die Chorda, schon gleich nach ihrer ersten Anlage, in einzelnen Abschnitten rudimentär und überhaupt als Stützgebilde ganz unbrauchbar zu werden.

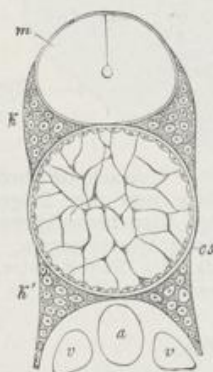


Fig. 399. Querschnitt durch die Wirbelsäule eines jungen Lachses. Nach GEGENBAUR.

cs Chordascheide, h Neuralbogen, h' Hämbogen, m Rückenmark, a Rückenaorta, v Kardinalvenen.

Eine noch bedeutendere Rolle in der Entwicklung des Achsenskeletts als die Chorda spielt das Mesenchym in ihrer Umgebung. Wie ebenfalls schon früher dargestellt wurde (S. 122), bildet sich aus einem Abschnitt der Rumpfsegmente, dem Sklerotom (Fig. 139 sk, Fig. 252 W), ein Gallertgewebe, welches sich zwischen den Keimblättern und den aus ihnen sich anlegenden Organen ausbreitet. Es wächst um die Chorda herum und liefert ihr eine besondere Hülle, die skeletogene Chordascheide; von hier breitet es sich nach oben um das Nervenrohr aus und erzeugt eine Schicht, die sogenannten häutigen Wirbelbögen. Auch seitlich dehnt sich bei den Embryonen das Mesenchym aus, dringt in die Lücken zwischen die einzelnen Rumpfsegmente hinein und wandelt sich in dünne Bindegewebsplatten, die Zwischenmuskelbänder (Fig. 247, Fig. 249 li) (Ligamenta intermuscularia), um, durch welche die Rumpfmuskulatur in einzelne Muskelsegmente (ms) (Myomeren) zerlegt wird. An der vorderen und an der hinteren Fläche dieser Platten finden die Muskelfasern einen

Ansatz und Stützpunkt (vgl. Fig. 249 und den Text auf S. 244 u. 245).

Das hier in seiner Ausbreitung beschriebene Mesenchymgerüst bildet die Grundlage, aus welcher sich die Wirbelsäule nebst ihren Anhangsgebilden entwickelt; daher es denn auch in passender Weise als skelettbildende Schicht oder mit einem noch älteren Namen als „häutige Wirbelsäule“ bezeichnet wird. Es erfährt sehr verschiedenartige Modifikationen in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere und ruft so die verschiedenartigsten Formen des Achsenskeletts hervor, über welche die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie, auf welche hiermit verwiesen wird, nähere Auskunft geben. Wir beschränken uns hier auf den Menschen und auf die Säugetiere. Wenn man bei diesen die Entwicklung des ursprünglich häutigen Gewebes in der Umgebung der Chorda und des Nervenrohrs weiter verfolgt, so sieht man, daß es nacheinander zwei histologische Metamorphosen erfährt, daß es zunächst teilweise verknorpelt, und daß später die knorpeligen Stücke in Knochengewebe umgewandelt werden. Oder mit anderen Worten: die zuerst angelegte, häutige Wirbelsäule geht bald in eine knorpelige über, und diese wird wieder durch eine knöcherne ersetzt. Im einzelnen vollzieht sich der Hergang in folgender Weise:

Beim Menschen beginnt der Verknorpelungsprozeß am Anfang des 2. Monats. An einzelnen Stellen der Gewebsmasse, welche die Chorda umhüllt, scheiden die Zellen eine knorpelige Grundsubstanz zwischen sich aus und rücken weiter auseinander, während auf anderen dazwischen gelegenen, kleineren Strecken das Gewebe seinen Charakter nicht verändert (Fig. 301, 326 *w* u. 400 *v*). Auf diese Weise sondert sich die skelettbildende Schicht in zahlreiche, auf dem Längsdurchschnitt heller aussehende Wirbelkörper (Fig. 400 *v*) und in die sie trennenden Zwischenwirbelscheiben (Ligamenta intervertebralia, *li*).

Mit dem Auftreten einer gegliederten Wirbelsäule hat die Chorda ihre Rolle eines stützenden Skelettstabes eingebüßt. Sie ist daher auch von jetzt ab einem allmählichen Untergang verfallen. Die in den Wirbelkörper eingeschlossenen Teile werden in ihrem Wachstum gehemmt, während die kleineren, in den weichen Zwischenwirbelscheiben gelegenen Strecken zu wuchern fortfahren (Fig. 400 *ch*). Dadurch gewinnt jetzt die Chorda, wie man zu sagen pflegt, ein perlschnurartiges Aussehen; verdickte, kugelige Abschnitte hängen durch dünne Verbindungsfäden untereinander zusammen. Später schwindet die Chorda in den Wirbelkörpern ganz, zumal wenn diese zu verknöchern beginnen; nur intervertebral erhält sie sich, wenn auch von ihrer Umgebung undeutlich abgegrenzt, und liefert durch Wucherung ihrer Zellen die Gallertkerne der Zwischenwirbelscheiben.

Kurz nach dem Erscheinen der Wirbelkörper sind auch die Anlagen der dazu gehörigen Bogen zu bemerken; sie entstehen als kleine selbständige Knorpelstückchen in der das Rückenmark umhüllenden Membran in nächster Nähe der Wirbelkörper, mit denen sie bald verschmelzen (Fig. 301 *wb*). Ihr Wachstum ist ein ziemlich langsames. In der 8. Woche erscheinen sie beim Menschen noch als kurze Fortsätze der Wirbelkörper, so daß das Rückenmark dorsalwärts von der häutigen Membran bedeckt wird. Im 3. Monat wachsen sie einander am Rücken entgegen, doch kommt es erst im folgenden Monat zu einer vollständigen Verschmelzung und zur Entstehung knorpeliger Wirbeldorne. Der zwischen den knorpeligen Bogen gelegene Teil der Membran liefert den Bandapparat.

Beim Verknorpelungsprozeß nehmen die entstehenden Wirbelkörper eine bestimmte, gesetzmäßige Stellung zu den Rumpf- und Muskelsegmenten ein, in der Weise, daß sie jederzeit an zwei derselben angrenzen, zur Hälfte an ein vorhergehendes, zur Hälfte an ein nachfolgendes. Oder in anderen Worten: Wirbelkörper und Muskelsegmente decken sich nicht, sondern alternieren in ihrer Stellung miteinander. Die Notwendigkeit einer derartigen Einrichtung ergibt sich von selbst aus der Aufgabe, welche Wirbelsäule und Muskulatur zusammen zu erfüllen haben. Die Skelettachse muß zwei entgegengesetzte Eigenschaften vereint zeigen: sie muß fest, aber auch biegsam sein, fest, um als Stütze des Rumpfes zu dienen, biegsam, um seinen Bewegungen nicht hinderlich zu sein. Da ein einheitlicher Knorpelstab nicht genug Biegsamkeit besitzen würde, kann der Ver-

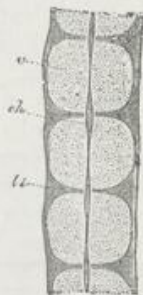


Fig. 400. Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo. Nach KÖLLIKER.

v knorpeliger Wirbelkörper, *li* Intervertebralligament, *ch* Chorda.

knorpelungsprozeß nicht in ganzer Ausdehnung der skelettbildenden Schicht erfolgen, sondern es müssen dehnbare Strecken zurückbleiben, welche eine Verschiebung der Knorpelstücke aneinander gestatten. Eine Verschiebung der Knorpelstücke aber ist selbstverständlicherweise nicht möglich, wenn sie so liegen würden, daß die Muskelfasern an einem und demselben Wirbelstück Ursprung und Ansatz finden würden. Damit die Fasern eines Muskelsegmentes auf zwei Wirbel einwirken können, müssen Muskel- und Wirbelsegmente in ihrer Lage alternieren.

Noch ehe die knorpelige Wirbelsäule ganz angelegt ist, tritt sie bei dem Menschen und den Säugetieren auch schon in das Stadium der Verknöcherung ein, welches beim Menschen am Ende des 2. Monats beginnt. Die Verknöcherung eines jeden Knorpels erfolgt im großen und ganzen in einer übereinstimmenden, typischen Weise. Von der Oberfläche her wuchern Blutgefäße an einer oder mehreren Stellen in das Innere hinein, lösen die Knorpelgrundsubstanz in einem beschränkten Bezirk auf, so daß ein kleiner, mit Gefäßkapillaren und Markzellen erfüllter Raum entsteht. In seiner Umgebung lagern sich Kalksalze im Knorpel ab. Von einem Teil der gewucherten Markzellen, die zu Osteoblasten werden, wird alsdann Knochensubstanz ausgeschieden. Auf diese Weise ist inmitten des Knorpelgewebes ein sogenannter Knochenkern oder ein Verknöcherungszentrum entstanden, in dessen Umkreis die Zerstörung des Knorpels und der Ersatz durch Knochengewebe immer weiter fortschreitet.

Die Stellen, an welchen sich die einzelnen Knochenkerne bilden, und nicht minder ihre Anzahl sind für die einzelnen Knorpel ziemlich gesetzmäßig. Es erfolgt im allgemeinen die Verknöcherung eines jeden Wirbels von drei Punkten aus. Zuerst legt sich je ein Knochenkern in der Basis einer jeden Bogenhälfte an, wozu etwas später noch ein dritter Kern in der Mitte des Wirbelkörpers hinzutritt. Im 5. Monat ist die Verknöcherung bis an die Oberfläche des Knorpels vorgedrungen. Jeder Wirbel ist jetzt deutlich aus drei Knochenstücken zusammengesetzt, welche durch Knorpelbrücken an der Basis jeder Bogenhälfte und an ihrer Vereinigung zu den Wirbeldornen noch längere Zeit untereinander verbunden werden. Die letzten Knorpelreste verknöchern erst nach der Geburt. Im 1. Lebensjahre verschmelzen die beiden Bogenhälften untereinander unter Entwicklung eines knöchernen Dornfortsatzes. Jeder Wirbel läßt sich dann nach Zerstörung der Weichteile in zwei Stücke, in den Körper und in den Bogen, zerlegen. Diese vereinigen sich erst zwischen dem 3. und 8. Jahre.

Zur Vervollständigung des Achsenskeletts tragen knorpelige Skeletteile bei, welche der lateralen und der ventralen Wand des Rumpfes zur Stütze dienen, die Rippen und das Brustbein.

Die Rippen entwickeln sich unabhängig von der Wirbelsäule (beim Menschen im 2. Monat), indem zwischen den einzelnen Muskelsegmenten schmale Streifen der Zwischenmuskulbänder (Fig. 249 li) dem Verknorpelungsprozeß unterliegen. Sie werden zuerst als kleine Spangen in nächster Nähe der Wirbelkörper sichtbar, von hier vergrößern sie sich rasch ventralwärts. Auf frühen Entwicklungsstadien werden Rippen vom ersten bis zum letzten Segment der Wirbelsäule (beim Menschen das Steißbein ausgenommen) angelegt, bilden sich aber nur bei niederen Wirbeltieren (Fischen, vielen Amphibien, Reptilien) in einer mehr gleichartigen Weise überall zu größeren, die Rumpfwand

stützenden Spangen aus, während sie bei den Säugetieren und beim Menschen in den einzelnen Regionen der Wirbelsäule ein verschiedenes Verhalten zeigen. Am Hals-, Lenden- und Kreuzbeinabschnitt treten sie von Anfang an nur in verkümmertem Zustand auf und erfahren später noch zu besprechende Metamorphosen. Nur an der Brustwirbelsäule erreichen sie ansehnliche Dimensionen und lassen hier zugleich einen neuen Skeletteil, das Brustbein, entstehen.

Das Brustbein, welches den Fischen und Dipneusten noch fehlt, bei den Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren aber vorkommt, ist ein Bildungsprodukt der Brustrippen und legt sich ursprünglich, wie zuerst RATHKE entdeckt hat, als eine paarige Bildung an, die frühzeitig zu einem unpaaren Skelettstück verschmilzt. Für den Menschen hat man gefunden, daß bei 3 cm langen Embryonen die fünf bis sieben ersten Brustrippen sich bis in die ventrale Fläche der Brust verlängert haben und jederseits in einiger Entfernung von der Medianebene zu einer Knorpelleiste durch Verbreiterung ihrer Enden verbunden sind, während die folgenden Rippen in größerer Entfernung von der Medianebene frei enden. Die beiden Brustbeinleisten werden durch häutiges Gewebe voneinander getrennt, später nähern sie sich in der Medianebene und beginnen untereinander von vorn nach hinten zu einem unpaaren Stück zu verschmelzen, von welchem sich später die einzelnen Rippen, die ihm den Ursprung gegeben haben, durch Gelenkbildung absetzen.

Der paarige Ursprung des Brustbeins kann zur Erklärung einiger Abnormitäten dienen. So beobachtet man zuweilen beim Erwachsenen eine Spalte, die, durch Bindegewebe verschlossen, durch das ganze Brustbein hindurchgeht (Fissura sterni), oder man findet einzelne kleinere oder größere Lücken im Körper und Schwertfortsatz des Brustbeins. Alle diese abnormen Fälle erklären sich durch vollständiges oder teilweises Ausbleiben der sonst im embryonalen Leben erfolgenden Verwachsung der beiden Brustbeinleisten.

Rippen und Brustbein verknöchern teilweise unter Entwicklung besonderer Knochenkerne, die Rippen schon vom 2. Monat, das Brustbein erst ziemlich spät vom 6. Fötalmonat an (Fig. 401).

Durch ungleiche Ausbildung der einzelnen Wirbel- und Rippenanlagen und durch hier und da eintretende Verschmelzungen kommen die verschiedenen Abschnitte des Rumpfskeletts zustande: die Hals-, Brust- und Lendenwirbelsäule, das Kreuz- und Steißbein. Ein richtiges Verständnis dieser Skeletteile ist nur an der Hand der Entwicklungsgeschichte zu gewinnen.

An den Halswirbeln verwachsen die rudimentären Rippenanlagen gleich bei ihrem ersten Auftreten an ihrem einen Ende mit dem Wirbelkörper, an ihrem anderen Ende mit einem Auswuchs des Wirbelbogens und umschließen mit ihm eine Öffnung, durch welche die Vertebralarterie hindurchzieht, das Foramen transversarium. Der

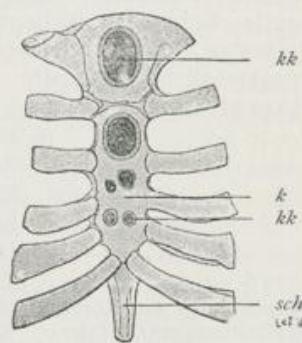


Fig. 401. Knorpeliges Brustbein mit Rippenansätzen eines zweijährigen Kindes mit mehreren Knochenkernen *kk*.

k Knorpel, *kk* Knochenkerne, *sch* Schwertfortsatz.

sogenannte Querfortsatz der Halswirbel ist mithin eine zusammengesetzte Bildung und sollte besser als Seitenfortsatz bezeichnet werden: denn die dorsal vom Foramen transversarium gelegene Knochen-spange ist vom Wirbel durch Auswachsen gebildet und entspricht allein dem Querfortsatz eines Brustwirbels; die ventrale Spange dagegen ist ein Rippenrudiment, wie sie denn auch einen eigenen Knochenkern besitzt. Am siebenten Halswirbel entwickelt sich zuweilen die Rippenanlage bedeutender, geht keine Verwachsung mit dem Wirbel ein, der infolgedessen auch kein Foramen transversarium besitzt, und wird unter den Abnormitäten des Skeletts als freie Halsrippe beschrieben.

Auch der Querfortsatz der Lendenwirbel ist besser als Seitenfortsatz zu bezeichnen, da er ein Rippenrudiment einschließt. Hieraus erklärt sich das zuweilen beim Menschen beobachtete Vorkommen einer 13. Rippe oder einer kleinen Lendenrippe.

Am meisten umgewandelt ist die Kreuzbeingegend. Indem hier in größerer Anzahl Wirbel mit dem Beckengürtel in feste Verbindung getreten sind, haben sie ihre Beweglichkeit aneinander verloren und sind zu einem großen Knochen, dem Kreuzbein, verschmolzen. Dieses besteht bei menschlichen Embryonen aus fünf getrennten, knorpeligen Wirbeln, von denen sich namentlich die drei ersten durch sehr breite, wohl entwickelte Seitenfortsätze auszeichnen. Ich sage Seitenfortsätze, da vergleichend-anatomische Gründe und entwicklungsgeschichtliche Momente dafür sprechen, daß in ihnen rudimentäre Sacralrippen, wie sie bei niederen Wirbeltieren selbständig auftreten, mit enthalten sind. In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht spricht hierfür die Art der Verknöcherung. Denn jeder Kreuzbeinwirbel verknöchert von fünf Kernen aus. Zu den drei typischen Kernen des Körpers und des Wirbelbogens gesellen sich noch in den Seitenfortsätzen große Knochenkerne hinzu, welche den Knochenkernen einer Rippe vergleichbar sind. Sie liefern die bekannten Seitenmassen des Kreuzbeins (Massae laterales), welche die Gelenkflächen zur Verbindung mit den Darmbeinen tragen. Die Verschmelzung der fünf durch

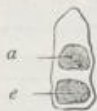


Fig. 402. Median-schnitt durch den Körper des Epistropheus mit Zahnfortsatz.

Im Knorpel sind zwei Knochenkerne *c* und *a* zu sehen.

Knorpelstreifen getrennten, knöchernen Stücke eines Kreuzbeinwirbels erfolgt später als in anderen Teilen der Wirbelsäule, nämlich erst im 2.—6. Lebensjahre. Lange Zeit erhalten sich die fünf Kreuzbeinwirbel durch dünne Zwischenwirbelscheiben getrennt, welche vom 18. Jahre an zu verknöchern beginnen, ein Prozeß, der im 25. Jahre seinen Abschluß gefunden hat.

An das Kreuzbein schließen sich nach hinten noch vier bis fünf rudimentäre Steißwirbel an, welche dem Schwanzskelett der Säugetiere entsprechen und sehr spät erst ihre Knochenkerne erhalten. Vom 30. Lebensjahre an können sie untereinander und zuweilen auch mit dem Kreuzbein verschmelzen.

Besondere Erwähnung verdienen jetzt noch Atlas und Epistropheus. Ihre abweichende Gestalt gewinnen diese Wirbel dadurch, daß frühzeitig der knorpelige Körper des Atlas (Fig. 402 *a*) mit dem Epistropheus (*c*) verschmilzt und seinen Zahnfortsatz darstellt. Der eine enthält daher weniger, der andere mehr als ein normal entwickelter Wirbel. Daß der Zahnfortsatz der eigentliche Körper des Atlas ist,

läßt sich auch später noch an zwei Punkten erkennen. Erstens wird er wie jeder andere Wirbelkörper, solange er knorpelig ist, von der Chorda durchsetzt, welche an seiner Spitze ins Ligamentum suspensorium und von diesem in die Schädelbasis eintritt. Zweitens erhält er im 5. Monat der Entwicklung einen eigenen Knochenkern (Fig. 402 a), der erst im 7. Lebensjahr mit dem Körper des Epistropheus vollständig verschmolzen ist.

Die selbständig gebliebenen Bogenhälften des Atlas verbinden sich ventralwärts von dem Zahnfortsatz untereinander durch einen Gewebstreifen, in welchem ein selbständiges Knorpelstück gebildet wird (hypochordale Knorpelspange, FRORIEP), eine Bildung, welche nach FRORIEP bei den Vögeln jedem Wirbel zukommt. Das Knorpelstück entwickelt im 1. Jahre einen Knochenkern, verschmilzt im 5. bis 6. Jahre mit den Seitenhälften und bildet den vorderen Bogen.

2. Das Kopfskelett.

Von der Wirbelsäule unterscheidet sich der vorderste Abschnitt des Achsenskeletts, der dem Kopf der Wirbeltiere zur Stütze dient, in sehr wesentlichen Zügen. Es erklärt sich dies, wie außer der Entwicklungsgeschichte namentlich auch die vergleichende Anatomie lehrt, aus dem Umstand, daß der Kopf, mit zahlreichen, nur ihm eigentümlichen Organen ausgerüstet, im Bauplan der Wirbeltiere eine bevorzugte Stellung einnimmt. Das Nervenrohr ist hier zu dem voluminösen und in ungleiche Abschnitte abgeteilten Gehirn differenziert, in dessen unmittelbarer Nachbarschaft wieder hoch zusammengesetzte Sinnesorgane, wie Nase, Auge und Ohr, entstanden sind. Auch der im Kopf eingeschlossene Abschnitt des Verdauungsrohrs zeigt in mehrfacher Hinsicht ein eigenartiges Gepräge, indem er die Mundöffnung mit den Organen zur Aufnahme und Zerkleinerung der Nahrung enthält und sofern er außerdem noch von den Schlundspalten, die der Atmung dienen, durchbrochen ist. Dies alles wirkt bestimmend auf die Form des Skeletts ein, welches sich dem Gehirn, den Sinnesorganen und den Aufgaben des Kopfdarms auf das Genaueste anpaßt und dadurch, zumal bei den höheren Wirbeltieren, zu einem sehr komplizierten Apparat wird. Denselben teilt man bekanntlich in den Lehrbüchern der deskriptiven und ebenso der vergleichenden Anatomie in zwei Abschnitte ein: 1. in die Schädelkapsel, welche das Gehirn und die höheren Sinnesorgane einschließt, und 2. in das Viszeralskelett, welches sich ursprünglich zur Stütze in der Wand der Kopfdarmhöhle ausgebildet hat. An beiden unterscheidet man wie an der Wirbelsäule des Menschen und der Säugetiere drei verschiedene Stadien ihrer Entwicklung, die durch die histologische Beschaffenheit der Stützsubstanz gekennzeichnet werden, ein häutiges, ein knorpeliges und ein knöchernes Stadium. Wir besprechen sie nacheinander, und zwar getrennt für die Schädelkapsel und für das Viszeralskelett.

a) Die häutige und die knorpelige Schädelkapsel oder das Primordialeranium.

Auch im Bereich des Kopfes dient die Chorda, welche sich unter den Hirnblasen nach vorn bis zum Zwischenhirn erstreckt, zur Grundlage des Skeletts. Um das vordere Chordaende erfolgt bei den Amnioten die Kopfbeuge, vermöge deren die Achse der ersten Hirnblase mit den zwei folgenden einen spitzen Winkel beschreibt (Fig. 316).

Um die Chorda wächst auch hier frühzeitig das Mesenchym herum und umgibt sie mit einer skelettbildenden Schicht; von hier breitet es sich seitwärts und nach oben aus, die fünf Hirnblasen einhüllend, und sondert sich später in die Hirnhäute und in eine Gewebsschicht, welche zur Grundlage der Schädelkapsel wird und den Namen des häutigen Primordialcranium erhalten hat.

So weit herrscht in der Entwicklung der Wirbelsäule und des Schädels eine Übereinstimmung. Eigenartiger gestalten sich die Verhältnisse mit dem Eintritt des Verknorpelungsprozesses. Während im Bereich des Rückenmarks die skelettbildende Schicht eine regelmäßige Sonderung in knorpelige und in bindegewebige Teile, in Wirbel und in Wirbelbänder erfährt und dadurch in hintereinander gelegene, verschiebbare Abschnitte gegliedert wird, unterbleibt am Kopf eine derartige Gliederung. Die als häutiges Primordialcranium bezeichnete Gewebsschicht verknorpelt im ganzen zu einer unbeweglichen Kapsel, welche die Hirnblasen einhüllt. Gehen wir auch die ganze Reihe der Wirbeltiere bis zum niedersten durch, bei keinem einzigen befindet sich eine Sonderung in bewegliche, Wirbeln entsprechende Segmente. Somit schlagen frühzeitig der vorderste und der übrige Abschnitt des Achsen-skeletts verschiedene Entwicklungsrichtungen ein.

Der Gegensatz begreift sich aus den verschiedenen Aufgaben, die hier und dort zu lösen sind, und namentlich aus dem verschiedenen Einfluß, welchen hierbei die Muskelwirkung auf die Gestaltung des Skeletts ausübt. Die Rumpfmuskulatur ist bei den im Wasser lebenden Tieren das wichtigste Lokomotionsorgan, indem sie den Rumpf bald nach dieser, bald nach jener Richtung einbiegt und dadurch im Wasser vorwärts treibt. Wäre dagegen der Kopfabschnitt ebenso biegsam und beweglich, so würde daraus für die Vorwärtsbewegung ein Nachteil erwachsen, da ein unbeweglicher Teil wie ein Wasserbrecher wirkt. Ferner übernimmt die am Kopf entwickelte Muskulatur eine anders geartete Aufgabe, indem sie bei der Ergreifung der Nahrung und bei dem Atmungsprozeß, der mit Erweiterung und Verengerung des Kiemen-darms einhergeht, ventral gelegene Skeletteile der Skelettachse bald nähert, bald entfernt. Auch hier ist es günstiger, wenn die Skelettachse den Muskeln einen festen Ansatzpunkt darbietet. Die voluminöse Entfaltung des Gehirns und der höheren Sinnesorgane endlich ist ebenfalls ein Moment, welches mitwirkt, den zu ihrer Aufnahme dienenden Teil des Kopfes zu einem unbeweglichen Abschnitt zu machen. In Anbetracht dieser verschiedenen, im gleichen Sinne wirkenden Faktoren wird es verständlich sein, warum am Kopf eine Segmentierung des Achsen-skeletts von vornherein ausbleibt.

Im übrigen herrscht in der Art und Weise, wie sich die Umwandlung in Knorpelgewebe am häutigen Primordialcranium vollzieht, eine große Übereinstimmung mit der Wirbelsäule. Bei beiden tritt die Verknorpelung zuerst in der Umgebung der Chorda dorsalis ein (Fig. 403); zu ihren Seiten entstehen als Grundlage der Schädelbasis zwei Paar längsgestreckter Knorpel, nach hinten die beiden Parachordalknorpel (PE), nach vorn die beiden RATHKESchen Schädelbalken (Tr), welche an der Chordaspitze beginnen und von da unter dem Zwischen- und Vorderhirn verlaufen. Bald verschmelzen die vier Stücke untereinander (Fig. 404). Die beiden Parachordalia wachsen zuerst unten, dann auch oben um die Chorda herum, hüllen sie ein und erzeugen so die Basilarplatte (B). Ihr vorderer Rand springt nach oben in den Biegungswinkel

zwischen Mittel- und Zwischenhirn weit vor und entspricht der späteren Sattellehne. Die nach vorn ausstrahlenden RATHKESchen Schädelbalken (*T*) verbreitern sich an ihren vorderen Enden und verschmelzen an diesen zu der Ethmoidalplatte (*S*), der Grundlage für den vorderen Schädelabschnitt, der durch Aufnahme des Geruchsorganes sein eigenes Gepräge erhält. In ihrer Mitte bleiben sie lange Zeit getrennt und umschließen eine Öffnung, welche der Sattelgrube entspricht und dadurch bedingt ist, daß von der Mundbucht her die Hypophysentasche entstanden und durch die häutige Schädelbasis hindurch dem Hirntrichter entgegengewachsen ist. Ziemlich spät bildet sich auch als Boden der Sattelgrube unter der Hypophyse eine dünne Knorpelplatte aus, welche nur von den Löchern für die inneren Carotiden durchbrochen wird.

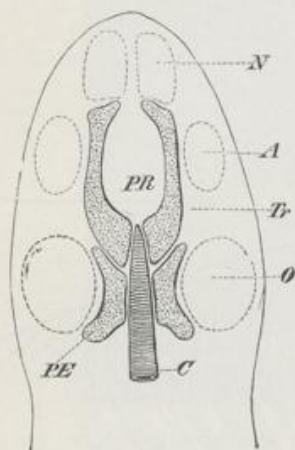


Fig. 403.

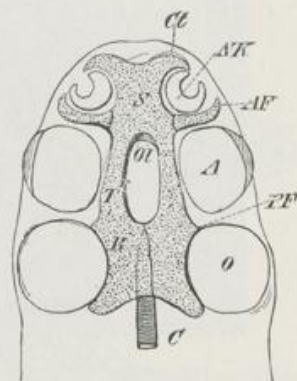


Fig. 404.

Fig. 403 u. 404. Anlage des knorpeligen Primordialcranium. Aus WIEDERSHEIM.

Fig. 403 erstes und Fig. 404 zweites Stadium. *C* Chorda, *PE* Parachordalknorpel, *Tr* RATHKESche Schädelbalken, *PR* Durchtrittsstelle für die Hypophyse, *N*, *A*, *O* Nasengrube, Augen- und Ohrblase, *B* Basilarplatte, *T* Schädelbalken, welche sich nach vorn zur Nasenscheidewand *S* und zur Ethmoidalplatte vereinigt haben, *Cl*, *AF* Fortsätze der Ethmoidalplatte zur Umschließung des Geruchsorgans, *Ol* Foramina olfactoria, *PF* Postorbitalfortsatz, *NK* Nasengrube.

Nachdem die Schädelbasis entwickelt ist, ergreift der Verknorpelungsprozeß die Seitenwand und zuletzt die Decke des häutigen Primordialcranium, gerade so wie aus dem Wirbelkörper nach oben die Bogenhälften hervorwachsen und schließlich dorsalwärts im knorpeligen Wirbeldorn ihren Abschluß erhalten.

Auf diese Weise entwickelt sich bei den niederen Wirbeltieren, bei denen das Achsenskelett zeitlebens im knorpeligen Zustande verharrt (Fig. 405), eine geschlossene, ziemlich dickwandige Kapsel um das Gehirn, das knorpelige Primordialcranium. An ihm unterscheidet man zur bequemeren Orientierung mehrere Regionen, wobei man zwei verschiedene Einteilungsprinzipien benutzen kann. Nach dem Verhalten der Chorda dorsalis kann man das Primordialcranium in einen hinteren und einen vorderen Abschnitt zerlegen. Der hintere Abschnitt reicht bis zur Sattellehne und schließt in seiner Basis die Chorda ein, welche beim Menschen vom Zahnfortsatz durch das Ligamentum suspensorium dentis in sie eintritt. Der vordere Abschnitt entwickelt

sich vor dem zugespitzten Ende der Chorda aus den RATHKESchen Schädelbalken. GEGENBAUR unterscheidet beide als vertebrale und evertbrale Region (wofür KÖLLIKER die Bezeichnung chordal und prächordal gebraucht).

Eine zweite Einteilung des Primordialcraniums geht von dem verschiedenen Aussehen aus, welches einzelne Strecken durch ihre Beziehungen zu den Sinnesorganen gewinnen. Das vordere Ende der Knorpelkapsel (Fig. 405) nimmt die Geruchsorgane auf, ein folgender Abschnitt erhält Gruben für die Augäpfel, in einem dritten sind die häutigen Gehörlabyrinthe eingebettet, ein vierter endlich vermittelt die Verbindung mit der Wirbelsäule. Auf diese Weise kann man eine Ethmoidal-, eine Orbital-, eine Labyrinth- und eine Occipitalregion unterscheiden.

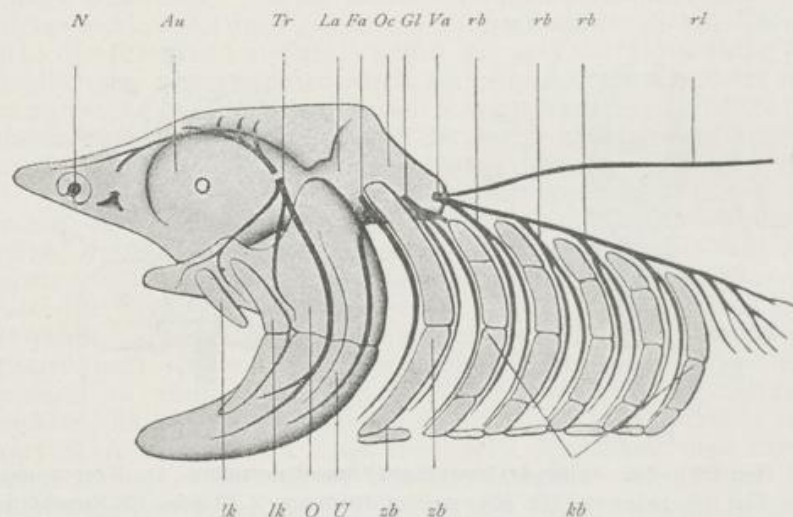


Fig. 405. Schematische Darstellung des knorpeligen Kopf- und Viszeralskeletts und der Hirnnerven eines Selachiers.

N Nasenkapsel, *Au* Augenhöhle (Orbitalregion), *La* Labyrinthregion, *Oc* Occipitalregion des Schädels, *O* Palatoquadratum, *U* Unterkiefer, *lk* Lippenknorpel, *zb* Zungenbeinbogen, *kb* 1. bis 5. Kiemenbogen, *Tr* Trigeminus, *Fa* Facialis, *Gl* Glossopharyngeus, *Va* Vagus, *rl* Ramus lateralis des Vagus, *rb* Rami branchiales des Vagus.

Bei den höheren Wirbeltieren, bei welchen später in mehr oder minder hohem Grade Verknöcherungsprozesse eingreifen, erreicht das Primordialcranium eine weniger vollkommene Ausbildung; seine Wände bleiben dünner und erhalten an einzelnen Stellen sogar Öffnungen, die durch Bindegewebsmembranen verschlossen werden. Besonders bei den Säugetieren und beim Menschen (Fig. 406 u. 407) wird das knorpelige Primordialcranium nur in unvollkommener Weise angelegt; seine Decke verknorpelt nur in der Umgebung des Hinterhauptlochs, während sie in der Gegend, wo später die Stirn- und Scheitelbeine liegen, häutig bleibt. Eine größere Dicke erreicht der Knorpel an der Schädelbasis und in der Umgebung des Geruchsorgans und des häutigen Labyrinths, wo er die Nasen- und Ohrkapseln erzeugt. Einen vortrefflichen Einblick in die Beschaffenheit des knorpeligen menschlichen Primordialcranium geben die Fig. 406 u. 407, welche nach Photographieen eines

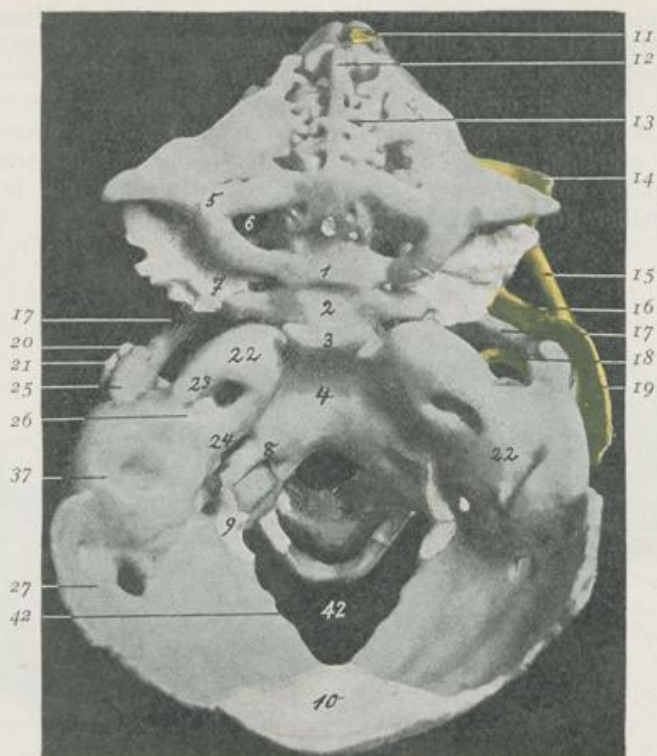


Fig. 406. Obere Ansicht vom Kopfskelett eines menschlichen Embryo von 8 cm Steiß-Scheitellänge aus dem 3. Monat der Schwangerschaft. Nach HERTWIG.

Aus einer Serie von Querschnitten wurde das knorpelige Primordialeranium nebst den primären und sekundären Knochen von dem Beamten des Berliner anatomisch-biologischen Instituts H. SPITZ unter meiner Kontrolle nach dem BORNSCHEN Plattenmodellierverfahren rekonstruiert und im ZIEGLER'SCHEN Atelier als Unterrichtsmodell ausgeführt. Die Zinkographie ist nach photographischer Aufnahme des Modells angefertigt. Das knorpelige Primordialeranium und die knorpeligen Teile der ersten Halswirbel haben einen blauen Farbton erhalten; die primären aus knorpeliger Anlage entstandenen Knochen und die sekundären oder Belegknochen sind durch hellgraue und durch gelbe Farbe voneinander unterschieden. Das Kopfskelett ist etwa um das Vierfache vergrößert.

Die Basis cranii ist von oben zu sehen, nachdem die Belegknochen der Decke (Stirn- und Scheitelbein) beiderseits und linkerseits alle Belegknochen entfernt sind. Rechts sind das Nasenbein (11), das Jochbein (14), die Schuppe des Schläfenbeins (19) nebst Processus zygomaticus (15), der knöcherne Unterkiefer (16) und der Annulus tympanicus (18) mitdargestellt. Durch das außerordentlich weite Hinterhauptsloch (42) sieht man auch noch die drei ersten Halswirbel.

- | | | |
|--|---|--|
| 1 Tuberculum ephippii. | 12 Crista galli und | 22 Pars petrosa. |
| 2 Sattelgrube. | 13 Foramina cribrosa in der | 23 Meatus auditorius internus. |
| 3 Sattellehne. | knorpeligen Pars ethmoidalis des Primordialeranium. | 24 Foramen jugulare oder lacerum posterius. |
| 4 Clivus Blumenbachii. | 14 Os zygomaticum. | 25 Fortsatz der Regio petrosa über die Gehörknöchelchen. |
| 5 Ala orbitalis. | 15 Processus zygomaticus der Squama temporum. | 26 Regio petrosa. |
| 6 Foramen opticum. | 16 Knöcherner Unterkiefer. | 27 Regio occipitalis. |
| 7 Ala temporalis. | 17 MECKEL'SCHER Knorpel. | 37 Knorpelige Pars mastoidea. |
| 8 Canalis hypoglossi. | 18 Annulus tympanicus. | 42 Hinterhauptsloch. |
| 9 Knochenkern der Pars condyloidea. | 19 Squama temporum. | |
| 10 Knöcherner Teil der Hinterhauptsschuppe. | 20 Hammer. | |
| 11 Os nasale auf der knorpeligen Pars nasalis. | 21 Amboß. | |

Wachsmodells vom Kopfskelett eines Embryo aus dem 3. Monat angefertigt worden sind. Fig. 406 gibt eine Ansicht des knorpeligen Schädelgrundes bei Betrachtung von oben, Fig. 407 dagegen eine Ansicht von der Seite. Alle Teile des Skeletts, welche aus hyalinem Knorpel bestehen, haben, um eine bessere Unterscheidung zu ermöglichen, einen blauen Farbton erhalten, während mehrere kleine Knochenplättchen, auf welche später noch genauer eingegangen werden wird, teils in grauer, teils in gelber Farbe ausgeführt sind.

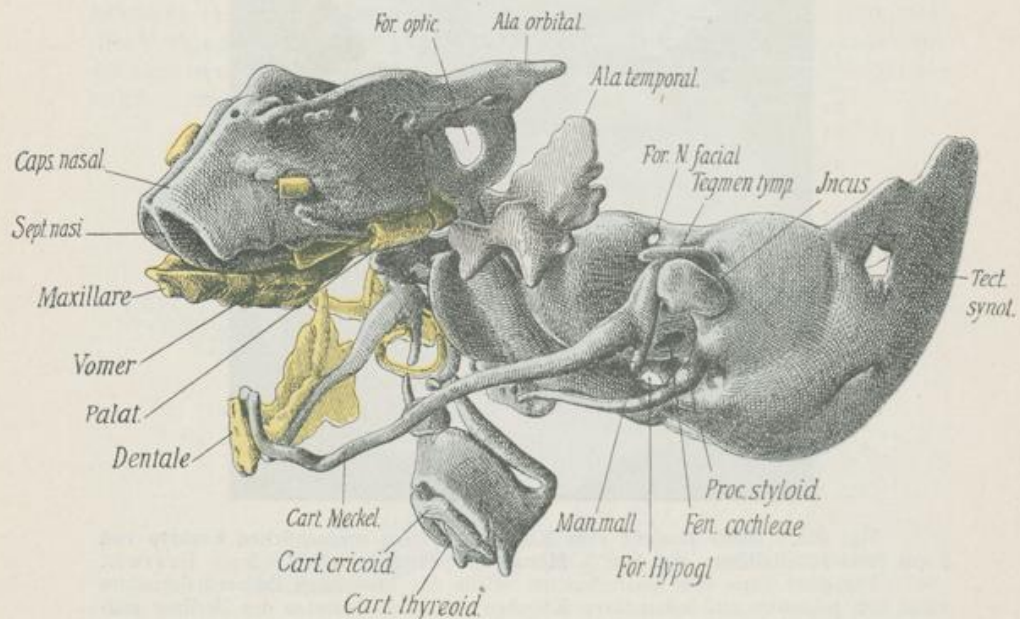


Fig. 407. Das in Fig. 406 abgebildete Primordialcranium eines menschlichen Embryo von 8 cm Steiß-Scheitellänge, von der linken Seite gesehen. Nach O. HERTWIG, aus GAUPE.

Auf der linken Seite des Schädels sind alle Belegknochen entfernt, mit Ausnahme des Tränenbeins, des Pflugscharbeins und des Gaumenbeins. Das Viszeralskelett, bestehend aus Amboß (*Incus*), Hammer (*Man. mall.*), MECKELSCHEM Knorpel (*Cart. Meckel*), Processus styloideus, Zungenbein, Kehlkopf, ist mitdargestellt. Auf der rechten Seite des Schädels, von der man einzelne Teile noch überblickt, sind die Belegknochen nicht entfernt worden. Man sieht daher den Zwischen- und den Oberkiefer (*Maxillare*) und das Gaumenbein der rechten Seite; ferner den knöchernen Unterkiefer (*Dentale*), an dessen Innenfläche der dazu gehörige, ihm dicht anliegende MECKELSCHE Knorpel seinen Weg nimmt.

Wie man auf den ersten Blick sieht, fehlt beim Menschen in der ganzen oberen Hälfte des Schädels jede Spur von Knorpelgewebe; hier findet sich nur eine dünne, bindegewebige Schicht, welche schon auf früheren Stadien die Hirnblasen einhüllt und als häutiges Primordialcranium unterschieden wird. Sie gibt den Mutterboden für verschiedene Belegknochen ab, die in der Figur nicht mitabgebildet sind. Dagegen ist die ganze Schädelbasis mit einem angrenzenden Teil der Seitenwand in Hyalinknorpel umgewandelt. In der Nasal- und Ethmoidalregion des Kopfskeletts sieht man nicht nur die Nasensecheidewand (Fig. 407 *Sept. nasi*), sondern auch die seitliche Begrenzung (*Caps. nasal.*) und die Decke der Riechhöhlen (Fig. 406 13) durch dünne La-

mellen von Knorpelgewebe gestützt. An der Nasenscheidewand finden sich die JACOBSONSchen Knorpel (*Cartilagine paraseptales*, SPURGAT); „es sind stets zwei vorhanden, an jeder Seite ein größeres und ein kleineres“ (MIHALKOVICS); sie erhalten sich beim Menschen, obwohl sie nicht mehr die schon früher für Säugetiere beschriebene Beziehung zum JACOBSONSchen Organ haben, bis in das postfötale Leben (E. SCHMIDT). Auch an der knorpeligen Seitenwand der Nase springt in der Gegend, wo sich das Tränenbein (Fig. 407) entwickelt, ein kurzer runder Knorpelstab vor und umgreift den Tränennasengang von der Seite. „Er verhält sich“, wie MIHALKOVICS bemerkt, „zum Oberkieferfortsatz ähnlich wie der MECKELSche Knorpel zum Unterkieferfortsatz; an der lateralen Seite beider entwickelt sich Knochengewebe; und der Knorpelfortsatz atrophiert im 6.—7. Monat“.

Der Rücken der äußeren Nase ist knorpelig und setzt sich nach hinten kontinuierlich in die gleichfalls knorpelige Decke des Geruchslabyrinths fort, welche von zahlreichen Öffnungen für Äste der Riechnerven durchbohrt (Fig. 406 13) und in ihrer Mitte mit einer weit vorspringenden *Crista galli* (12) versehen ist. Seitwärts geht die *Cartilago cribrosa* in zwei dünne Knorpelplatten über, welche die Gegend der *Pars orbitalis* des Stirnbeins einnehmen, die Augenhöhlen von oben decken und sich nach hinten und seitwärts in flügelartig beschaffene Knorpel (Fig. 406 5 u. Fig. 407 *Ala orbital.*) fortsetzen, welche den kleinen Keilbeinflügeln entsprechen und eine sehr weite Öffnung für den Durchtritt des Sehnerven enthalten (*Canalis opticus*, Fig. 406 6 u. Fig. 407 *For. opt.*). Der vordere, zur Seite der *Cartilago cribrosa* gelegene Teil dieser horizontalen Knorpelplatte muß später rückgebildet werden, während der hintere, seitwärts mehr vorspringende Abschnitt zu den *Alae orbitalis* verknöchert.

In der Mitte der Schädelbasis ist die Keilbeingegend schon im knorpeligen Zustand in ihrer charakteristischen Form vorgebildet: die Sattelgrube (Fig. 406 2), das davor gelegene *Tuberculum ephippii* (1) und die weit vorspringende Sattellehne (3). Seitwärts von der Sattelgrube geht das Knorpelgewebe kontinuierlich in zwei flügelartige Knochenfortsätze über, in die *Alae temporales* (7) des Keilbeins, welche auf einem noch jüngeren Stadium ebenfalls aus Knorpel bestanden (siehe hierüber auch S. 420).

Die ganze hintere Hälfte der Schädelbasis, welcher die Labyrinth- und Occipitalregion angehören, stellt einen dicken, nach vorn mit dem Keilbeinkörper kontinuierlich zusammenhängenden Ring von Knorpelgewebe dar, welcher das bei jungen Embryonen außerordentlich weite Hinterhauptsloch (Fig. 406 42) einschließt. Nach den Kanälen, die den Knorpel durchsetzen, und nach der Modellierung der Oberfläche sind in der Labyrinth- und Occipitalregion deutlich folgende Teile zu unterscheiden: der von der Sattellehne zum Hinterhauptsloch schräg abfallende *Clivus Blumenbachii* (4), die *Pars condyloidea* mit dem *Canalis hypoglossi* (8), die *Pars petrosa* (22) mit dem *Meatus auditorius internus* (23). *Pars condyloidea* (8) und *Pars petrosa* (22) gehen teils mit ihrem Knorpelgewebe kontinuierlich ineinander und in den knorpeligen Körper des Keil- und Hinterhauptsbeins (3 u. 4) über, teils sind sie durch das *Foramen lacerum posterius* (24) schärfer voneinander geschieden. Erwähnenswert an der *Pars petrosa* ist auch ein kleiner Fortsatz (25), welcher sich von oben her über Hammer (20) und Amboß (21) hinüberlegt. Nach hinten geht die knorpelige *Pars petrosa* (26) ohne Abgrenzung

in die Pars mastoidea (37) und diese in die knorpelige Hinterhauptschuppe (27) über. Nur an zwei Stellen sind auch im hinteren Teil des knorpeligen Primordialcranium Verknöcherungen aufgetreten, welche erst später zu besprechen sind, nämlich in den Partes condyloideae (9) und in der Mitte der Schuppe (10).

b) Das häutige und das knorpelige Viszeralskelett.

Außer dem knorpeligen Primordialcranium entwickeln sich am Kopfe noch zahlreiche Knorpelstücke (Fig. 408), welche den Wandungen der Kopfdarmhöhle zur Stütze dienen, in ähnlicher, wenn auch nicht direkt vergleichbarer Weise, wie im Bereich der Wirbelsäule die Rippen in den Rumpfwandungen entstehen. Sie bilden zusammen einen Skelettapparat, der in der Reihe der Wirbeltiere sehr tiefgreifende, interessante Metamorphosen erfährt. Während er bei den niederen Wirbeltieren eine mächtige Entfaltung erreicht, verkümmert er zum Teil bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren; mit dem Teil aber, welcher bestehen bleibt, gibt er die Grundlage für den Gesichtsschädel ab. Ich beginne mit einer kurzen Skizze der ursprünglichen Verhältnisse niederer Wirbeltiere, besonders der Selachier.

Wie schon in einem früheren Kapitel (S. 201) beschrieben worden ist, werden die Seitenwände der Kopfdarmhöhle von den Schlundspalten

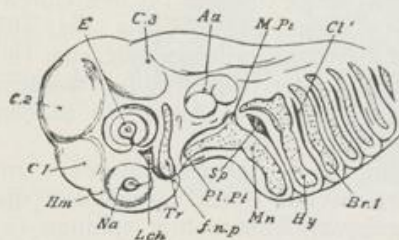


Fig. 408. Kopf eines Haifisch-Embryo von 11 Linien Länge. Nach PARKER.

Tr RATHKESCHER Schädelbalken, Pl. Pt Palato-Quadratum, Mn Mandibularknorpel, Hy Hyoidbogen, Br. 1 erster Kiemenbogen, Sp Spritzloch, Cl' erste Kiemenpalte, Lch Rinne unter dem Auge, Na Nasenanlage, E Augapfel, Aa Ohrblase, C. 1, 2, 3 Gehirnblasen, Hm Hemisphären, f.n.p Stirnnasenfortsatz.

durchsetzt. Die Substanzstreifen zwischen ihnen heißen die häutigen Schlund- oder Viszeralbogen. Sie bestehen aus einer bindegewebigen Grundlage, die nach außen von Epithel überzogen wird, aus quergestreiften Muskelfasern und aus den Schlundbogengefäßen (s. S. 385). Sie werden, da sie verschiedene Aufgaben zu erfüllen haben und demgemäß auch eine verschiedene Form gewinnen, als Kiefer-, Zungenbein- und Kiemenbogen unterschieden. Der vorderste von ihnen ist der Kieferbogen; er dient zur Begrenzung der Mundhöhle. Ihm folgt, nur durch eine rudimentäre Schlundspalte, das Spritzloch, getrennt, der Zungenbeinbogen, welcher zum Ursprung der Zunge in Beziehung steht. An ihn schließen sich gewöhnlich fünf Kiemenbogen an.

Zur Zeit, wo das häutige Primordialcranium verknorpelt, finden auch Verknorpelungsprozesse im Bindegewebe der häutigen Schlundbogen statt und lassen die knorpeligen Schlundbogen (Fig. 408) entstehen. Diese zeigen eine regelmäßige Gliederung in mehrere übereinander gelegene, durch Bindegewebe beweglich verbundene Stücke.

Der Kieferbogen zerfällt, wie das Skelett des ausgebildeten Tieres zeigt (Fig. 405), auf jeder Seite in ein knorpeliges Palatoquadratum (O) und in einen Unterkiefer (U) (Mandibulare). Beide tragen in der sie überziehenden Schleimhaut die Kieferzähne. Die beiden Unterkiefer werden in der Medianebene durch eine straffe Bindegewebsmasse untereinander

verbunden. Die folgenden Schlundbogen haben dagegen das Gemeinsame, daß ihre beiden, in mehrere Stücke gegliederten Seitenhälften ventralwärts durch ein unpaares Verbindungsstück, die Copula, in ähnlicher Weise wie die ventralen Rippenenden durch das Brustbein zusammenhängen. Die Stücke des Zungenbeinbogens bezeichnet man in der Reihenfolge von oben nach unten als Hyomandibulare und Hyoid und die Copula als Os entoglossum.

Bei den Säugetieren und dem Menschen (Fig. 176, 200, 201) werden im häutigen Zustand ähnliche Gebilde wie bei den Selachiern angelegt, gehen aber in der Folgezeit nur zum kleinen Teil in knorpelige Stücke über, die auch ihrerseits niemals eine ansehnlichere Entfaltung erlangen und zugleich ihre ursprüngliche Funktion eingebüßt haben. Sie helfen den Gesichtsteil des Kopfskeletts bilden. Zum Teil haben sie uns schon in früheren Kapiteln bei Besprechung des Kopfdarms und des Geruchsorgans beschäftigt.

Wie schon auf S. 200 hervorgehoben ist, wird bei sehr jungen menschlichen und Säugetier-Embryonen die Mundöffnung von der Seite und von unten durch die paarigen Oberkiefer- und Unterkieferfortsätze begrenzt (Fig. 191). Die Oberkieferfortsätze stehen in der Medianebene weit auseinander, indem sich von oben her der unpaare Stirnfortsatz zunächst als ein breiter, hügeliger Vorsprung zwischen sie hineinschiebt. Später wird der Stirnfortsatz gegliedert, indem sich auf seiner gewölbten Fläche die beiden Geruchsgrübchen mit den zum oberen Mundrand führenden Nasenrinnen entwickeln (vergl. S. 344); er zerfällt dann in die äußeren und die inneren Nasenfortsätze. Die äußeren Nasenfortsätze werden vom Oberkieferfortsatz durch eine Rinne getrennt, welche vom Auge zur Nasenfurche führt und die erste Anlage des Tränenkanals ist.

Auf den ersten Schlundbogen folgt nach hinten der Zungenbeinbogen (Fig. 200, 203, 416 *zb*), getrennt durch eine kleine Schlundspalte, welche zur Paukenhöhle und Ohrtrumpete wird. An ihn schließen sich noch drei weitere Schlundbogen an mit drei Schlundfurchen (resp. Spalten, welche nur von kurzem Bestand sind).

Auf einem späteren Stadium finden Verschmelzungen zwischen den Fortsätzen statt, welche die Mundöffnung umgeben (Fig. 357). Indem die Oberkieferfortsätze sich weiter nach innen verschieben, treffen sie auf die inneren Nasenfortsätze, verwachsen mit ihnen und erzeugen einen zusammenhängenden oberen Mundrand. Dabei wird jedes Geruchsgrübchen mit der Nasenrinne in einen Kanal umgewandelt, der mit einer inneren Öffnung dicht hinter dem Oberkieferferrand in die Mundhöhle führt. Auch verlieren die häutigen Ober- und Unterkieferränder ihre oberflächliche Lage, indem die sie überziehende Haut sich in Falten nach außen erhebt und die Lippen bildet, welche von jetzt ab die Begrenzung der Mundöffnung übernehmen.

Ein drittes Stadium führt mit der Entwicklung des Gaumens die Anlage des Gesichts im wesentlichen ihrer Vollendung entgegen (vgl. S. 347, 348). Vom häutigen Oberkiefer nehmen zwei nach innen in die Mundhöhle vorspringende Leisten ihre Entstehung (Fig. 357, 358) und vergrößern sich zu den in horizontaler Richtung sich ausbreitenden Gaumenplatten. In der Medianebene treten sie zusammen und verschmelzen untereinander und mit dem mittleren Teil des Stirnfortsatzes, der sich mittlerweile unter Vergrößerung des Geruchsorgans zur Nasenscheidewand verdünnt hat (Fig. 360). So ist von der primären Mund-

höhle ein oberer Raum abgetrennt worden, welcher zur Vergrößerung der Nasenhöhlen beiträgt und sich durch die Choanen in die Rachenhöhle öffnet; gleichzeitig ist eine neue Decke der Mundhöhle entstanden, der Gaumen, der sich weiter in harten und weichen Gaumen sondert.

An dem Gesicht, welches so im häutigen Zustand ausgebildet ist, führt der Verknorpelungsprozeß eine weitere Sonderung herbei. Indessen läßt er bei den Säugetieren im Vergleich zu den Selachiern nur kleine und unbedeutende Skeletteile entstehen, welche teils wieder rückgebildet werden (MECKELscher Knorpel), teils als Gehörknöchelchen im Dienste des Gehörs Verwendung finden, teils sich zur Anlage des Zungenbeins und des Schildknorpels umwandeln.

Wie die Verhältnisse im einzelnen sich gestalten, soll nach Präparaten menschlicher Embryonen noch genauer beschrieben werden.

Das schon oben besprochene Wachsmmodell des menschlichen Kopfskeletts zeigt uns bei seitlicher Ansicht (Fig. 407) ein kleines Knorpelchen, welches der Labyrinthregion von außen dicht anliegt und sich nach seiner Form leicht als Amboß (Fig. 407 *Incus*) erkennen läßt. Mit ihm artikuliert der Hammer (*Mam. mall.*), welcher mit seinem langen Fortsatz kontinuierlich in den MECKELschen Knorpel (*Cart. Meckel.*) übergeht. Dieser reicht ventralwärts bis zur Mittellinie herab und vereinigt sich mit dem gleichen Stück der anderen Seite durch Bindegewebe zu einer Art Symphyse. Noch deutlicher sind die genannten Teile in Fig. 409 zu sehen, in welcher die Labyrinthregion des in Fig. 407 abgebildeten Modells für sich allein stärker vergrößert ist.

Sehr lehrreich für die Entwicklung der Gehörknöchelchen ist auch die Fig. 410. Sie zeigt die knorpeligen, an ihrem blauen Farbton unterscheidbaren Teile des Viszeralskeletts von einem 3 Monate alten menschlichen Embryo freipräpariert: Hammer und Amboß in ihrer Verbindung mit der inneren Fläche des Trommelfells, ferner die Fortsetzung des langen Hammerfortsatzes in den MECKELschen Knorpel, der in einer Rinne an der Innenfläche des knöchernen Unterkiefers, der uns später noch beschäftigen wird, eingebettet ist.

Nach hinten vom ersten Viszeralbogen folgt in einiger Entfernung der zweite oder der Zungenbeinbogen, welcher auch der REICHERT'sche Knorpel genannt wird; von den drei Abschnitten, in die er zerfällt, ist der oberste mit der Labyrinthregion, dem noch knorpeligen

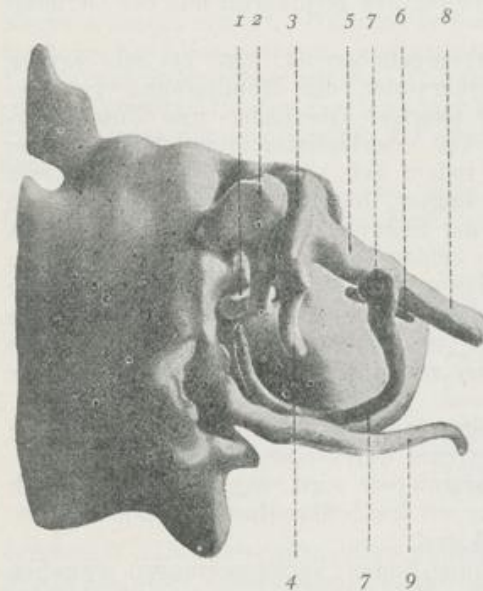


Fig. 409. Labyrinthregion eines menschlichen Embryo nach dem Modell Fig. 407, stärker vergrößert.

1 Steigbügel, 2 Amboß, 3 Hammer, 4 Manubrium mallei, 5 langer Hammerfortsatz, der sich in den MECKELschen Knorpel fortsetzt, 6 Os angulare, 7 Annulus tympanicus, 8 MECKELscher Knorpel, 9 Griffelfortsatz.

Felsenbein verschmolzen und stellt die Anlage des Griffelfortsatzes (*Proc. styloideus*) dar (Fig. 407 *Proc. styloid.*, Fig. 409g); der mittlere Abschnitt ist beim Menschen bindegewebig geworden und bildet ein festes Band, das *Ligamentum stylohyoideum*, während er bei vielen Säugetieren zu einem ansehnlichen Knorpel wird; der dritte untere Abschnitt liefert das kleine Horn des Zungenbeins. Diese kann zuweilen, indem die untere Strecke des *Ligamentum stylohyoideum* verknorpelt, zu ansehnlicher Länge entwickelt sein und bis dicht zum unteren Ende des Griffelfortsatzes hinaufreichen.

Im dritten Schlundbogen tritt nur in der ventralen Strecke ein Verknorpelungsprozeß ein und läßt auf jeder Seite des Halses die großen Zungenbeinhörner hervortreten. Große und kleine Hörner setzen sich an ein unpaares, median gelegenes Knorpelstück an, welches einer *Copula* des Viszeralskeletts der Selachier entspricht und zum Körper des Zungenbeins wird.

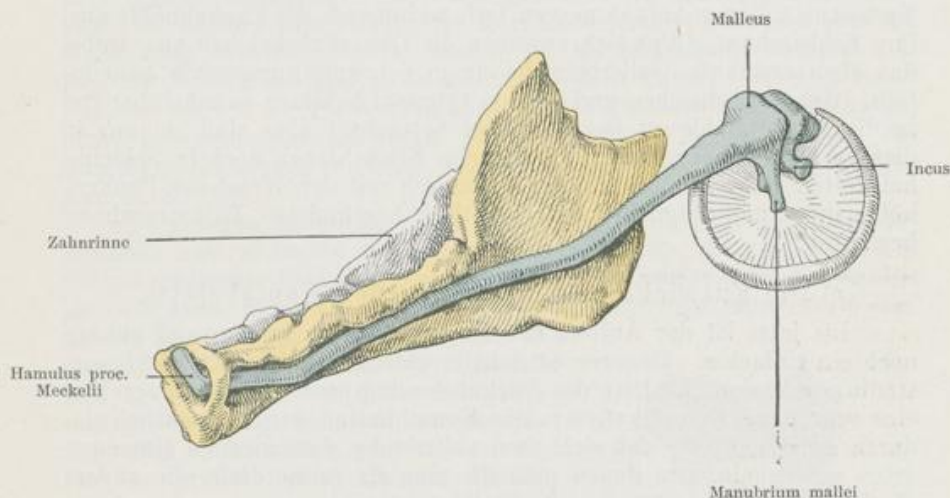


Fig. 410. Knöcherner Unterkiefer mit dem Meckelschen Knorpel eines menschlichen Fötus vom Ende des 3. Monats. Nach KOLLMANN.

Der Unterkiefer ist isoliert, von innen gesehen, so daß der MECKELSCHE Knorpel der ganzen Länge nach sichtbar wird; der Hammer ist noch mit ihm in kontinuierlicher Verbindung. An dem Amboß ist der kurze und lange Fortsatz deutlich erkennbar. Der MECKELSCHE Knorpel liegt in einer Furche des Unterkiefers unterhalb der Ansatzlinie des *Musculus mylohyoideus*. Das Vorderende biegt mit einem hakenförmigen Schenkel um (*Hamulus processus Meckelii* [HANNOVER]).

Auf Verknorpelungen endlich, die in der Gegend des ursprünglich vierten und fünften häutigen Schlundbogens entstehen, läßt sich der Ursprung des Schildknorpels nach den Untersuchungen von DUBOIS und GEGENBAUR zurückführen.

Aus vergleichend-anatomischen Erwägungen, und gestützt auf die Untersuchungen von BAUMGARTEN, JACOBY, ZONDEK, betrachte ich den Steigbügel, über dessen Genese so viel gestritten wird, als einheitliches Skelettstück, das sich im obersten Teil des häutigen Zungenbogens in unmittelbarer Nähe der knorpeligen Ohrkapsel anlegt. Seine ringförmige Beschaffenheit rührt daher, daß sein Bildungsgewebe von einem kleinen Ast der *Carotis interna*, der *Arteria perforans stapedia*, durchbohrt wird. Diese bildet sich später bei dem Menschen

und einigen Säugetieren vollständig zurück, während sie bei anderen (Nagern, Insektenfressern usw.) als ziemlich ansehnliches Gefäß erhalten bleibt.

Für die hier vertretene Ansicht, daß der Steigbügel dem zweiten, Hammer und Amboß dem ersten Schlundbogen angehören, spricht auch das wichtige Verhältnis der Nervenverteilung am *Musculus stapedius* und am *Tensor tympani*, wie schon in zutreffender Weise von RABL hervorgehoben worden ist. Der Muskel des Steigbügels wird von dem Nerv des zweiten Schlundbogens, dem *Facialis*, versorgt; er bildet eine zusammengehörige Gruppe mit dem *M. stylohyoideus* und dem hinteren Bauch des *Biventer*; der Muskel des Hammers empfängt einen Ast des *Trigeminus*, welcher der Nerv des Kieferbogens ist.

Ursprünglich befinden sich alle Gehörknöchelchen, in weiches Gallertgewebe eingebettet, außerhalb der Paukenhöhle, die noch als eine enge Spalte erscheint. Erst nach der Geburt ändert sich dieses Verhältnis. Unter Aufnahme von Luft weitet sich die Paukenhöhle aus, ihre Schleimhaut stülpt sich zwischen die Gehörknöchelchen aus, wobei das eben erwähnte Gallertgewebe einem Schrumpfungsprozeß anheimfällt. Gehörknöchelchen und *Chorda tympani* kommen so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen; genau betrachtet aber sind sie nur in dieselbe vorgeschoben, da sie auch beim Erwachsenen noch in Schleimhautfalten eingeschlossen sind und dadurch mit der Wand der Paukenhöhle ihren ursprünglichen und genetisch begründeten Zusammenhang bewahren.

c) Die Entwicklung des knöchernen Kopfskeletts.

Bis jetzt ist der Aufbau des Kopfskeletts im großen und ganzen noch ein einfacher. Dagegen erreicht er auf dem dritten Entwicklungsstadium mit dem Eintritt des Verknöcherungsprozesses in kurzer Zeit eine sehr hohe Komplikation. Die Komplikation wird namentlich dadurch herbeigeführt, daß sich zwei vollständig verschiedene Knochenarten entwickeln, von denen man die eine als primordiale, die andere als Deck- oder Belegknochen bezeichnet hat.

Primordiale Knochen sind solche, die sich aus dem knorpeligen Primordialskelett selbst entwickeln. Entweder entstehen hierbei Knochenkerne im Innern des Knorpels nach Erweichung und Auflösung seiner Grundsubstanz, wie es bei der Verknöcherung der Wirbelsäule, der Rippen und des Brustbeins beschrieben wurde, oder es ändert die Knorpeloberhaut (das *Perichondrium*) ihre bildende Tätigkeit und scheidet anstatt Knorpelschichten Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel ab. Im ersten Fall kann man von einer entochondralen, im zweiten Fall von einer perichondralen Verknöcherung reden. Auf beide Weisen kann das knorpelige Primordialskelett verdrängt und durch ein knöchernes ersetzt werden, wobei in den einzelnen Wirbeltierklassen Knorpelreste in bald größerem, bald geringerem Umfang erhalten bleiben.

Am Kopfskelett menschlicher Embryonen beginnen schon einzelne primordiale Knochen im 3. Monat aufzutreten; sie sind in den Figg. 406 u. 407 leicht an dem hellgrauen Ton von dem blau gefärbten Knorpel zu unterscheiden: die großen Keilbeinflügel (Fig. 406 7 u. Fig. 407 *Ala temporal.*), die Knochenkerne (Fig. 406 9) in den knorpeligen *Partes condyloideae* (8) und ein Knochenkern (10) in der Hinterhauptsschuppe.

Die Deck- oder Belegknochen dagegen nehmen außerhalb des Primordialschädels in dem Bindegewebe, das ihn einhüllt, ihren Ursprung entweder in der oberflächlichen Haut oder in der Schleimhaut der Kopfdarmhöhle. Sie sind daher Verknöcherungen, welche am ganzen übrigen Achsenskelett nicht vorkommen und welche auch dem Kopfskelett ursprünglich fremd sind. Daher kann man sie auf früheren Entwicklungsstadien und in manchen Wirbeltierklassen selbst beim erwachsenen Tier abpräparieren, ohne den Primordialschädel in irgendeiner Weise zu beschädigen. Anders liegt es bei den primordialen Knochen, deren Entfernung immer eine teilweise Zerstörung des Knorpelskeletts bedingt.

Wenn die Belegknochen dem Kopfskelett, wie oben gesagt wurde, ursprünglich fremd sind, so erwächst daraus die Frage nach ihrer Herkunft. Zu ihrer Beantwortung muß ich etwas weiter ausholen. Bei niederen Wirbeltieren entwickelt sich außer dem inneren, knorpeligen Achsenskelett noch ein äußeres oder Hautskelett, welches zum Schutz der Körperoberfläche dient, sich aber am Mund auch noch eine Strecke weit in die Kopfdarmhöhle fortsetzt und hier als Schleimhautskelett bezeichnet werden kann. Im einfachsten Zustand besteht es, wie der Schuppenpanzer der Selachier, aus kleinen, dicht nebeneinander gelegenen Zähnchen, den Placoidschuppen, die durch Verknöcherung von Haut- und Schleimhautpapillen hervorgegangen sind (s. S. 212).

In anderen Abteilungen der Fische setzt sich der Hautpanzer aus größeren oder kleineren Knochenplatten zusammen, die an ihrer freien Fläche zahlreiche Zähnchen oder einfachere Stacheln tragen. Sie werden als Schuppen, Schilder, Tafeln, Hautknochen je nach ihrer Form- und Größe beschrieben; sie lassen sich aus dem Placoidschuppenpanzer der Selachier in sehr einfacher Weise dadurch ableiten, daß größere oder kleinere Gruppen von Zähnchen an ihrer Basis verschmolzen sind und so größere oder kleinere Skelettstücke erzeugt haben. Größere Knochenstücke entstehen meist im Bereich des Kopfskeletts und besonders an solchen Stellen, wo knorpelige Teile der Schädelkapsel oder der Schlundbogen dicht an die Oberfläche herantreten. So findet man bei vielen Ganoiden und Teleostiern das Gehirn von einer doppelten Kapsel eingehüllt, von einer inneren, rein knorpeligen oder mit Knochenkernen versehenen Kapsel und von einem ihr unmittelbar aufliegenden, knöchernen Panzer. Bei den höheren Wirbeltieren wird das Hautskelett meist vollständig rückgebildet, am Kopf aber bleibt es zum großen Teil erhalten und liefert die oben erwähnten Deck- und Belegknochen, die zur Ergänzung und Vervollständigung des inneren Skeletts beitragen.

In die ursprüngliche Entwicklung der Deckknochen kann man bei vielen Amphibien noch interessante Einblicke tun (Fig. 411). Pflugschar- und Gaumenbeine z. B., welche Belegknochen sind, entstehen bei



Fig. 411. Pflugscharbein (Vomer) einer 1,3 cm langen Axolotllarve.

Durch Verschmelzung von Zähnen *z*, *z'* ist eine zahntragende Knochenplatte in der Schleimhaut entstanden. *z'* in Entwicklung begriffene Zahnschneidzahn, die sich später an den Rand der Knochenplatte ansetzen und zu ihrem Wachstum beitragen.

sehr jungen Tritonlarven in der Weise, daß sich in der Schleimhaut der Mundhöhle kleine Zähne (z') bilden und daß diese dann an ihrer Basis zu kleinen, zahntragenden Knochenplatten (z , z) verschmelzen. Die Knochenplatten vergrößern sich eine Zeitlang, indem in der benachbarten Schleimhaut weitere Zahnschmelzen angelegt werden und sich an ihrem Rand neu ansetzen; später verlieren sie häufig den Besatz der Zähne, welche resorbiert und zerstört werden. Der hier geschilderte, ursprüngliche Entwicklungsprozeß der Deckknochen ist bei den meisten Amphibien, man kann sagen, abgekürzt. Bei ihnen werden an den Stellen der Schleimhaut, welche Pflugschar- und Gaumenbein einnehmen, Zahnschmelzen überhaupt nicht mehr angelegt, sondern es findet in der Gewebsschicht, in welcher sonst die Basen der Zähne verschmolzen sein würden, ein Verknöcherungsprozeß direkt statt. In entsprechend abgekürzter Weise nehmen dann auch die Deckknochen bei allen Reptilien, Vögeln und Säugetieren ihren Ursprung.

Bei den höheren Wirbeltieren und namentlich bei den Säugetieren sind das Primordialcranium, die primären Verknöcherungen und die Belegknochen, die bei den Fischen und Amphibien auch beim erwachsenen Tiere leicht voneinander zu unterscheiden sind, nur auf sehr frühen Entwicklungsstadien als gesonderte Teile zu erkennen. Leicht ist ihre Unterscheidung auch noch an dem Kopfskelett des menschlichen Embryo aus dem 3. Monat, wie aus den Figg. 406, 407 u. 412 zu ersehen ist. Hier sind die Belegknochen durch einen gelben Farbton gut kenntlich gemacht: in Figg. 406 das Nasale (11), das Zygomaticum (14), die Schuppe des Schläfenbeins (19) mit Processus zygomaticus (15), der Annulus tympanicus (18), der knöcherne Unterkiefer (16). Auf der linken Seite des Modells sind sie abgetrennt, damit die einzelnen Teile des knorpeligen Primordialcranium für sich leichter zu überschauen sind. In den Figg. 407 u. 412, welche seitliche Ansichten des Kopfskeletts eines menschlichen, 3 Monate alten Embryo geben, sieht man noch folgende, in gelbem Farbton dargestellte Belegknochen dem blau getönten Knorpel aufgelagert: in Fig. 407 das Maxillare, den Vomer, das Palatinum, das Dentale usw., in Fig. 412 das Os frontale, Os nasale, Os parietale, das Os squamosum, Os tympanicum (Annulus tymp.), das Os zygomaticum, Maxilla und Os dentale, das Os pterygoideum und Os lacrimale.

Später wird am Kopfskelett des Menschen, wie überhaupt aller höheren Tiere, die Erkennung des verschiedenartigen Ursprungs der Skeletteile immer schwieriger, zuletzt unmöglich. Es hängt dies von verschiedenen Faktoren ab. Einmal wird das knorpelige Primordialcranium von Anfang an in einem teilweise verkümmerten Zustande angelegt; ein großer Teil seiner Decke fehlt; die so entstandene Öffnung wird durch eine Bindegewebsmembran verschlossen. Zweitens schwindet das knorpelige Primordialcranium später teils durch Auflösung, teils durch Umwandlung in primordiale Knochen fast vollständig bis auf geringe Reste, welche sich allein in der knorpeligen Nasenscheidewand und den damit verbundenen Knorpeln der äußeren Nase erhalten haben. Drittens ist am ausgewachsenen Schädel eine Unterscheidung der primordialen Knochen und der Deckknochen nicht mehr möglich, weil letztere ihre oberflächliche Lage verlieren, sich innig mit den aus dem Primordialschädel entstandenen Knochen verbinden und mit ihnen, die Lücken ausfüllend, ein festes, geschlossenes Knochengehäuse gemischten Ursprungs bilden. Viertens verschmelzen beim erwachsenen Tiere vielfach Knochen, die beim Embryo

getrennt angelegt werden und sich bei niederen Wirbeltieren auch getrennt erhalten. Es verschmelzen nicht nur Knochen desselben Ursprungs, sondern auch Beleg- und primordiale Knochen, wodurch die Möglichkeit ihrer Unterscheidung später vollständig aufgehoben wird. Viele

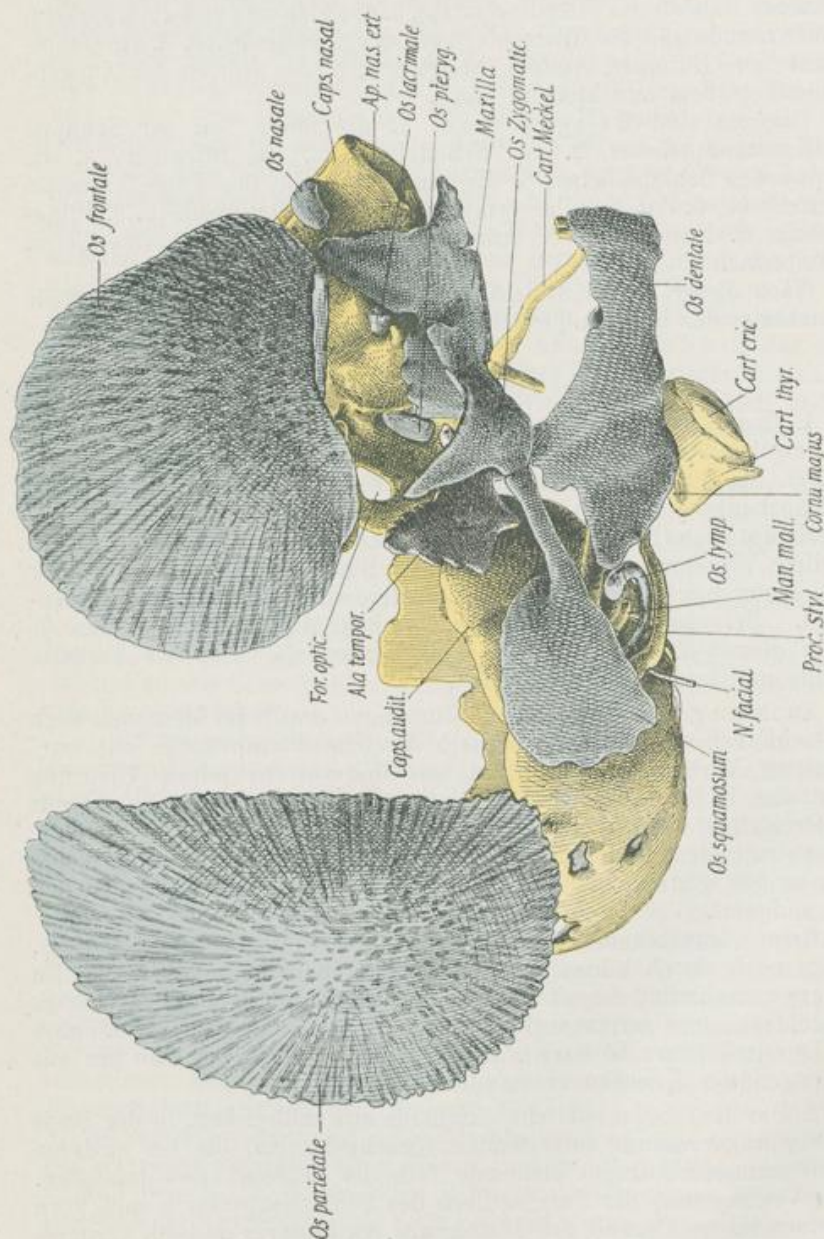


Fig. 412. Seitliche Ansicht des in den Figg. 406 u. 407 dargestellten menschlichen Primordialskull mit den dazu gehörigen Belegknochen, die durch gelben Farbton vom blauen Ton der knorpeligen Teile unterschieden sind. Nach O. HERTWIG. Zeichnung des ZIEGLERSchen Modells von GAUPE.

Knochen des menschlichen Schädels stellen somit Knochenkomplexe dar. Im allgemeinen kann als Regel gelten, daß die Verknöcherungen an der Basis und Seitenwand des

Schädels primordiale sind, daß dagegen an der Decke und im Gesicht Belegknochen auftreten.

Im einzelnen gehören zu den primordialen Elementen folgende Teile des menschlichen Schädels: 1. das Hinterhauptsbein mit Ausnahme des oberen Teiles der Schuppe, 2. das Keilbein mit Ausnahme der inneren Lamelle des Flügelfortsatzes, 3. das Siebbein und die Muscheln, 4. die Pyramide und der Warzenfortsatz des Schläfenbeins, 5. die Gehörknöchelchen: Hammer, Amboß, Steigbügel, 6. der Körper des Zungenbeins mit großem und kleinem Horn.

Dagegen sind Belegknochen: 1. der obere Teil der Schuppe des Hinterhauptsbeins, 2. das Scheitelbein, 3. das Stirnbein, 4. die Schuppe des Schläfenbeins, 5. die innere Lamelle des Flügelfortsatzes vom Keilbein, 6. der Annulus tympanicus, 7. das Gaumenbein, 8. Pflugscharbein, 9. Nasenbein, 10. Tränenbein, 11. Jochbein, 12. Oberkiefer, 13. Unterkiefer.

Nach dieser Übersicht lasse ich einige genauere Details über die Entwicklung der oben aufgezählten Kopfknochen folgen.

a) Knochen der Schädelkapsel.

1. Das Hinterhauptsbein stellt zuerst einen das Hinterhauptsloch umgebenden knorpeligen Ring dar, der am Anfang des 3. Monats von drei (Fig. 406), dann von vier Punkten aus zu verknöchern beginnt. Ein Knochenkern bildet sich nach vorn, ein anderer nach hinten vom Hinterhauptsloch (Fig. 406 10), zwei weitere zu seinen Seiten (Fig. 406 9). Auf diese Weise entstehen vier Knochen, die je nach dem Grade ihrer Entwicklung durch breitere, später schmalere Knorpelstreifen zusammenhängen. Bei niederen Wirbeltieren, Fischen, Amphibien, erhalten sie sich in diesem Zustand getrennt und werden als Occipitale basillare, superius und laterale unterschieden.

Zu ihnen gesellt sich bei den Säugetieren und beim Menschen noch ein Deckknochen, der weit oberhalb des Hinterhauptslochs mit zwei getrennten Verknöcherungszentren im Bindegewebe seinen Ursprung nimmt, das Interparietale. Es beginnt schon im 3. Fötalmonat mit dem Occipitale superius zu verschmelzen und mit ihm zusammen die Schuppe zu bilden, doch so, daß bis zur Geburt eine von links und rechts einspringende Furche die Grenze der beiden genetisch verschiedenen Teile andeutet.

Beim Neugeborenen sind Schuppe, Occipitale lateralia und O. basillare noch durch schmale Knorpelreste voneinander getrennt. Im 1. Jahre verschmilzt darauf die Schuppe mit den Seitenteilen (Partes condyloideae), und zuletzt verbindet sich mit diesen noch im 3.—4. Jahre der Grundteil (Pars basilaris). Das Hinterhauptsbein ist also ein aus fünf getrennten Knochen entstandener Komplex.

2. Das Keilbein entsteht gleichfalls aus zahlreichen, in der Basis des Primordialcranium auftretenden Knochenkernen, die bei niederen Wirbeltierklassen getrennt bleibende Teile der Schädelkapsel darstellen. In der Verlängerung der Pars basilaris des Hinterhauptsbeins nach vorn erscheinen in der Gegend der Sattelgrube ein hinteres und ein vorderes Paar von Knochenkernen und bilden die Anlage des vorderen und des hinteren Keilbeinkörpers. Zur Seite derselben entwickeln sich besondere Knochenkerne für die kleinen und für die großen Flügel. Beim Menschen

treten die Knochenkerne der letzteren in der knorpeligen Anlage des Keilbeins am frühzeitigsten auf (Fig. 406 7 und Fig. 407 *Ala temporal.*).

Bei den meisten Säugetieren verschmelzen die kleinen Flügel mit dem vorderen Körper, die großen Flügel mit dem hinteren Körper. Es entstehen daher zwei durch einen dünnen Knorpelstreifen getrennte Keilbeine, ein vorderes und ein hinteres, welches sich nach vorn an das Hinterhauptsbein anschließt. Beim Menschen vereinigen sich schließlich noch beide durch Verknöcherung des oben erwähnten Knorpelstreifens zum unpaaren, einfachen, mit mehreren Fortsätzen versehenen Keilbein. Die Verschmelzung der zahlreichen Knochenkerne geht hier in der Reihenfolge vor sich, daß im 6. fötalen Monat die kleinen Keilbeinflügel mit dem vorderen Körper verwachsen, kurz vor der Geburt dieser mit dem hinteren Körper verschmilzt und im 1. Lebensjahre sich noch die großen Flügel hinzugesellen. Von diesen wachsen nach abwärts die äußeren Lamellen der Flügelfortsätze hervor, während die inneren als Deckknochen angelegt werden (Fig. 412 *Os pteryg.*). Im Bindegewebe unter der Schleimhaut entwickelt sich ein besonderer Verknöcherungsherd und liefert ein dünnes Knochenplättchen, das sich bei vielen Säugetieren als ein besonderes, dem Flügelfortsatz des Keilbeins anliegendes Skelettstück (*O. pterygoideum*) erhält. Beim Menschen verschmilzt es frühzeitig mit dem Keilbein, obwohl es einen von ihm ganz verschiedenartigen Ursprung hat.

3. Das Schläfenbein ist ein Komplex verschiedener Knochen, die noch beim Neugeborenen zum größten Teil getrennt sind. Das Felsenbein mit dem Warzenfortsatz entwickelt sich mit mehreren Knochenkernen aus dem Teil des Primordialschädels, welcher das Gehörorgan einschließt und daher auch als knorpelige Ohrkapsel bezeichnet worden ist. Mit ihm vereinigt sich nach der Geburt der Griffelfortsatz, der beim Embryo ein Knorpelstück ist, das aus dem oberen Ende des zweiten Schlundbogens hervorgeht und durch einen eigenen Knochenkern selbstständig verknöchert.

Zu den primordialen gesellen sich beim Menschen noch zwei Deckknochen, Schuppe und Paukenteil, welche dem Primordialeranium ebenso fremd sind wie die Scheitel- oder Stirnbeine. Von ihnen ist der Paukenteil (Fig. 412 *Os tymp.*, Fig. 409 7, Fig. 407 u. Fig. 410) anfänglich ein schmaler Ring, welcher zur Einrahmung des Trommelfells dient. Er entwickelt sich im Bindegewebe nach außen von den Gehörknöchelchen, besonders nach außen vom Hammer und von dem mit ihm verbundenen MECKELschen Knorpel. Man vergleiche die Ansicht der Gehörknöchelchen von außen (Fig. 409) und von innen (Fig. 410) und die dazu gegebene Figurenerklärung. So erklärt sich die Lage des langen Fortsatzes des Hammers in der Fissura petrotympanica, wenn bald nach der Geburt die primordialen und die Deckknochen untereinander verschmelzen. Der Paukenring nämlich verbreitert sich allmählich zu einer Knochenplatte, welche dem äußeren Gehörgang zur Stütze dient; die Platte verwächst dann mit dem Felsenbein bis auf eine enge Spalte, die Fissura petrotympanica oder Glaseri, welche offen bleibt, weil hier die Chorda tympani und der lange Fortsatz des Hammers beim Embryo zwischen die Knochen, als sie noch getrennt waren, eingeschlossen waren.

Bei niederen Wirbeltieren, aber auch bei vielen Säugern, bleiben die angeführten Stücke getrennt und werden in der vergleichenden Anatomie als *Os petrosum*, *Os tympanicum* und *Os squamosum* unterschieden.

4. Das Siebbein und die Nasenmuscheln sind primordiale Knochen, die sich aus dem hinteren Teil der knorpeligen Nasenkapsel entwickeln, während ihr vorderer Teil bestehen bleibt und die knorpelige Nasenscheidewand und die äußeren Nasenknorpel liefert.

Von den Deckknochen des Primordialcranium, die im allgemeinen am Anfange des 3. Monats zu verknöchern beginnen, erhalten sich getrennt: das Scheitelbein, das Stirnbein, Nasenbein, Tränenbein und Pflugscharbein. Von diesen ist das Stirnbein ursprünglich ebenfalls eine paarige Bildung und besteht als solche noch bis ins 2. Lebensjahr hinein, in welchem die Verschmelzung in der Stirnnaht beginnt. Nasen- und Tränenbeine sind Belegknochen der knorpeligen Nasenkapsel (Fig. 406 II und 412 *Os lacrimale*). Das Pflugscharbein entsteht zu beiden Seiten der knorpeligen Nasenscheidewand im 3. Monat als paarige Bildung (Fig. 407 *Vomer*). Die beiden Lamellen verschmelzen später unter Schwund des zwischen ihnen gelegenen Knorpels.

|β) Knochen des Viszeralskeletts.

Die übrigen Kopfknochen, welche bisher nicht erwähnt wurden, gehören dem Viszeralskelett an, teils als primordiale, teils als Belegknochen.

Primordiale Teile sind das Zungenbein und die Gehörknöchelchen, Amboß, Hammer und Steigbügel. Sie zeichnen sich durch sehr geringe Dimensionen aus und treten gegenüber den mächtig entwickelten Belegknochen sehr in den Hintergrund. Das Zungenbein beginnt gegen Ende des embryonalen Lebens von mehreren Punkten aus zu verknöchern. Die Gehörknorpel erhalten schon im 4. Monat vom Periost aus einen knöchernen Überzug, innerhalb dessen hier und da Knorpelreste auch beim Erwachsenen bestehen bleiben. Nach neueren Untersuchungen erweist sich der Hammer als ein zusammengesetztes Skelettstück. Der lange Fortsatz nämlich entwickelt sich als ein Belegknochen (Fig. 409 6) auf dem Teil des MECKELschen Knorpels (8), der zwischen Felsenbein und Paukenring hindurchtritt. Während der Knorpel sich rückbildet, verschmilzt der Belegknochen mit dem größeren primordialen Teil des Hammers. Wahrscheinlich entspricht er dem *Os angulare* niederer Wirbeltiere.

Die Belegknochen des Viszeralskeletts, Oberkiefer, Gaumenbein, Flügelbein, Jochbein und Unterkiefer, entwickeln sich in der Umgebung der Mundhöhle im Bindegewebe des häutigen Oberkiefer- und Unterkieferfortsatzes.

Die Oberkiefer (Fig. 412 *Maxilla*) sind ein Komplex von zwei Paar Knochen, die sich bei den meisten Wirbeltieren auch getrennt erhalten. Ein Paar entwickelt sich aus den beiden Oberkieferfortsätzen lateral von der knorpeligen Nasenkapsel. Das andere Paar erscheint in der 8.—9. Woche, wie TH. KÖLLIKER genau verfolgt hat, auf dem zwischen beiden Nasenlöchern gelegenen Teil des Stirnfortsatzes. Es entspricht einem wirklichen paarigen Zwischenkiefer (Intermaxillare, Praemaxillare) und schließt später die Anlagen der vier Schneidezähne in sich ein.

Die zwei Zwischenkiefer verschmelzen beim Menschen frühzeitig mit den Anlagen der zwei Oberkiefer, nachdem sich zuvor die zwei häutigen Oberkieferfortsätze mit den inneren Nasenfortsätzen verbunden haben. An jugendlichen Schädeln bezeichnet noch eine vom Foramen incisivum quer nach außen ziehende, nahtartige Stelle (die

Sutura incisiva), welche zuweilen auch beim Erwachsenen erhalten ist, die Grenzen zwischen Maxillare und Intermaxillare.

Von den zwei Oberkiefern wachsen frühzeitig horizontale Lamellen in die Gaumenfortsätze hinein und erzeugen mit entsprechenden Fortsätzen der beiden Gaumenbeine den harten oder knöchernen Gaumen.

Gaumenbeine (Fig. 407 *Palat.*) und Flügelbeine (Fig. 412 *Os pteryg.*) entwickeln sich in der Decke und Seitenwand der Mundhöhle; sie sind daher Schleimhautknochen. Die Flügelbeine legen sich, wie schon auf S. 421 erwähnt wurde, den knorpeligen, nach vorn gerichteten Auswüchsen der großen Keilbeinflügel an. Bei vielen Säugetieren erhalten sie sich zeitlebens getrennt vom Keilbein, beim Menschen aber verwachsen sie mit ihm und werden nun als innere Lamelle des Flügelfortsatzes von der äußeren Lamelle unterschieden, welche durch Verknöcherung des Knorpels ihren Ursprung nimmt.

Die Vorgänge bei der Entwicklung des Viszeralskeletts, welche schon in den früheren Abschnitten (S. 200, 347) besprochen worden sind, geben die Grundlage ab für das Verständnis von Mißbildungen, welche beim Menschen ziemlich häufig in der Oberkiefer- und Gaumengegend beobachtet werden. Ich meine die Lippen-, Kiefer- und Gaumenspalten, welche nichts anderes als Hemmungsmißbildungen sind. Sie entstehen, wenn die einzelnen Anlagen, von welchen die Oberlippe, der Oberkiefer und der Gaumen gebildet werden, nicht zur normalen Vereinigung gelangen (Fig. 338, 357–359).

Bei totaler Hemmung, bei doppelseitiger Gaumen-, Kiefer-, Lippenspalte (Fig. 413) stehen beide Nasenhöhlen mit der Mundhöhle durch eine von vorn nach hinten durchgehende, linke und rechte Spalte in weitem Zusammenhang. Von oben ragt die Nasenscheidewand frei in die Mundhöhle hinein, nach vorn verbreitert sie sich und trägt hier den mangelhaft ausgebildeten Zwischenkiefer mit den verkümmerten Schneidezähnen. Vor ihm liegt ein kleiner Hautwulst, die Anlage des Mittelstückes der Oberlippe. Seitwärts von den Spalten und den Nasenlöchern, die nach unten keinen Abschluß erhalten haben, liegen die beiden getrennten Oberkieferfortsätze mit den knöchernen Oberkiefern und den Anlagen der Eck- und Backzähne. Von ihnen springen die horizontalen Gaumenplatten nur eine kleine Strecke weit als Leisten in die Mundhöhle vor und haben den Anschluß an die Nasenscheidewand nicht erreicht. In diesem Fall ist mit dem



Fig. 413. Doppelseitige Spalte von Oberlippe, Oberkiefer und Gaumen mit starker Prominenz des Zwischenkiefers bei einem 3 Wochen alten Mädchen. Ansicht von vorn nach E. SCHWALBE (Die Morphologie der Mißbildungen).

weichen Gaumen auch das Zäpfchen in eine linke und eine rechte Hälfte gespalten (Staphyloschisis).

Eine derartige totale Mißbildung ist bei Ansicht von unten in der schematischen Fig. 414 dargestellt. Sie ist sehr lehrreich auch für das

Verständnis der früher (s. S. 345 bis 348) beschriebenen normalen Entwicklungsprozesse.

Wenn die Hemmung nur eine teilweise ist, so kann die Verschmelzung entweder nur an den Oberkieferfortsätzen oder nur an den Gaumenplatten auf einer oder auf beiden Seiten unterbleiben. Im ersten Fall entsteht die Kieferlippenspalte oder sogar nur eine Lippenspalte (Hasenscharte), während harter und weicher Gaumen normal gebildet sind. Im anderen Falle ist der Oberkiefer gut entwickelt und äußerlich von einer Mißbildung nichts wahrzunehmen, während ein einseitiger oder doppelseitiger Spalt durch den weichen Gaumen oder gleichzeitig auch noch durch

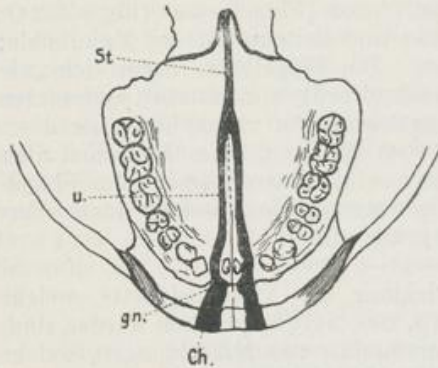


Fig. 414. Schema der Oberlippen-Kiefer-Gaumenspalten nach A. FRÄNKEL aus E. SCHWALBE (Die Morphologie der Mißbildungen).

Ch Cheiloschisis, *c* Lippenspalte, *gn* Kieferspalte (Gnathoschisis), *u* Gaumenspalte (Uranoschisis), *St* Spaltung des Zäpfens (Staphyloschisis).

den harten Gaumen hindurchgeht (Wolfsrachen). Eine doppelseitige Oberlippenspalte (Hasenscharte) mit gut entwickeltem Philtrum ohne

andere Störungen in der Kiefer- und Gaumenbildung zeigt uns Fig. 415 von einem jungen Kind.



Fig. 415. Doppelseitige unkomplizierte Oberlippenspalte mit gut entwickeltem Philtrum. (Nach BRAMAN aus E. SCHWALBE, Die Morphologie der Mißbildungen.)

Seite, während beim Menschen ein kleiner Zwischenraum zwischen ihnen bleibt.

Mit eingreifenden Metamorphosen ist die Entwicklungsgeschichte des Unterkiefers verbunden. Wie schon früher dargestellt wurde, wird bei den jüngsten Embryonen die Mundhöhle von unten her durch die häutigen Unterkieferfortsätze begrenzt. In ihnen entwickelt sich dann der MECKELsche Knorpel (Fig. 407 *Cart. Meckel* u. 410), der mit seinem Schädelende die Anlage des Hammers liefert und dadurch wieder mit dem Amboß (*Incus*) in Gelenkverbindungen steht (vgl. S. 414). An seinem ventralen Ende verbindet er sich in der Mittellinie bei den Säugetieren mit dem entsprechenden Teil der anderen

Da die oben genannten kleinen Knorpelchen im ersten häutigen Schlundbogen entstanden sind, entsprechen sie in ihrer Lage, nicht minder auch in ihrer gegenseitigen Verbindung und in manchen anderen Beziehungen den großen Knorpelstücken, die wir oben bei den Selachiern (Fig. 405) als Palatoquadratum (*O*) und Mandibulare (*U*) kennen gelernt haben. Bei den Selachiern dienen Palatoquadratum und Mandibulare als echter Kieferapparat, indem sie auf ihren Rändern die nur in der Schleimhaut befestigten Zähne tragen und indem sich an ihre Oberfläche die Kaumuskeln ansetzen.

Bei den Säugetieren und beim Menschen ist die Aufgabe der im ersten Schlundbogen entstandenen Knorpel eine wesentlich andere geworden; sie ist in den Dienst des Gehörapparates getreten; eine tiefgreifende, in ihrem Endergebnis wunderbare und höchst bedeutungsvolle Metamorphose hat sich hier vollzogen. Um dieselbe zu verstehen, muß ich ein paar vergleichend-anatomische Tatsachen kurz berühren.

Mit dem Auftreten von Verknöcherungen verliert der primäre Unterkiefer bei den Knochenfischen, Amphibien und Reptilien seine einfache Beschaffenheit und wandelt sich zu einem oft sehr zusammengesetzten Apparat um. Die Verknöcherungen sind wieder in derselben Weise, wie es im Bereich des übrigen Kopfskeletts der Fall ist, von zweierlei verschiedener Art, primäre und sekundäre. Primär ist ein Knochen, der im Gelenkteil des Knorpels auftritt und das Os articulare liefert. Dazu gesellen sich mehrere, im umgebenden Bindegewebe entstehende Belegknochen, von denen zweien, dem Angulare und dem Dentale, eine allgemeinere Bedeutung zukommt. Beide legen sich an der Außenseite des Knorpelstabes an, das Angulare nahe am Gelenk, das Dentale nach vorn von ihm bis zur Symphyse. Das Dentale wird ein wichtiges Skelettstück, das eine beträchtliche Größe erreicht, in seinem oberen Rande die Zähne aufnimmt und den MECKELschen Knorpel derart umwächst, daß er fast allseitig in einen knöchernen Zylinder eingeschlossen wird. Der ganze komplizierte Apparat, zusammengesetzt aus mehreren Knochen und aus dem von ihnen eingeschlossenen, ursprünglichen Knorpel, bewegt sich im primären Kiefergelenk zwischen Palatoquadratum und Os articulare.

Denselben Anlagen begegnen wir auch bei den Säugetieren und beim Menschen wieder. Im Gelenkteil des Unterkieferknorpels, der die Form des Hammers angenommen hat (Fig. 407, 409 3 u. 410 *Malleus*), bildet sich ein besonderer Knochenkern, der dem Articulare anderer Wirbeltiere entspricht. In seiner Nähe erscheint als Belegknochen ein außerordentlich kleines Angulare (Fig. 409 6), das später mit ihm verschmilzt und den langen Fortsatz des Hammers liefert. Der zweite Belegknochen oder das Dentale (Fig. 407 *Dentale*, 410 u. 412 *Os dentale*) erreicht dagegen eine beträchtliche Größe und wird allein zum später funktionierenden Unterkiefer, während die übrigen Teile, welche bei den Knochenfischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln im zusammengesetzten Kieferapparat beim Kaugeschäft mitwirken (Palatoquadratum resp. Quadratum, Articulare, Angulare und MECKELscher Knorpel), ihre ursprüngliche Funktion verlieren und eine anderweite Verwendung finden.

Die wichtigste Veranlassung zu dieser tiefgreifenden Umgestaltung ist wohl hauptsächlich darin zu suchen, daß bei den Säugetieren und beim Menschen sich an Stelle des primären Kiefergelenks ein neues sekundäres Kiefergelenk entwickelt. Das primäre Kiefer-

gelenk, in welchem das zahntragende Dentale bewegt wird, liegt, wie wir oben gesehen haben, zwischen Palatoquadratum und Articulare.

Da nun bei den Säugetieren das Palatoquadratum und das Articulare dem Amboß und dem Hammer entsprechen, so ist im Hammer-Amboßgelenk das primäre Kiefergelenk niederer Wirbeltiere zu suchen. Vermittels desselben wird bei den Säugetieren und dem Menschen das Dentale nicht mehr bewegt, weil dieses selbst mit der Schädelkapsel eine direktere Gelenkverbindung eingeht. Es sendet nämlich einen Knochenfortsatz, den *Processus condyloideus* (Fig. 412), nach oben empor und verbindet sich hierdurch mit der Schuppe des Schläfenbeins in einiger Entfernung vor dem primären Gelenk zum sekundären Kiefergelenk, an welchem nur Belegknochen teilnehmen.

Die naturgemäße Folge von der neuen Gelenkbildung ist, daß der primäre Unterkieferapparat für den Kauakt überflüssig geworden ist und in seiner Entwicklung gehemmt wird. Amboß, Hammer und das dem Hammer verbundene Angulare werden in Teile des Gehörorgans umgewandelt (s. S. 414). Der übrige Teil des MECKELschen Knorpels (Fig. 407 u. 410) beginnt beim Menschen vom 6. Monat an zu verkümmern. Eine Strecke, welche vom langen Fortsatz des Hammers an oder von der *Fissura petrotympanica* bis zur Eintrittsstelle in den knöchernen Unterkiefer am Foramen alveolare reicht, wandelt sich in einen Bindegewebsstreifen, das *Ligamentum laterale internum maxillare inferioris*, um. Eine kleine Strecke nahe am vorderen Ende erhält schon früh einen besonderen Knochenkern und verschmilzt mit dem Belegknochen. Was sonst noch vom MECKELschen Knorpel im Kanal des Unterkiefers vom Foramen alveolare an eingeschlossen ist, wird allmählich zerstört und aufgelöst; doch werden Reste des Knorpels noch beim Neugeborenen in der Symphyse aufgefunden.

Ursprünglich ist der knöcherne Unterkiefer eine paarige Bildung, bestehend aus zwei zahntragenden Hälften. Diese erhalten sich bei vielen Säugetieren auch getrennt und werden durch Bindegewebe zu einer Symphyse verbunden. Beim Menschen vereinigen sie sich im 1. Lebensjahr durch Verknöcherung des Zwischengewebes zu einem unpaaren Stück.

3. Über die Stellung des Kopfskeletts zum Rumpfskelett.

Schon in verschiedenen Abschnitten dieses Lehrbuchs, bei Besprechung der Rückensegmente, des Nervensystems, besonders aber jetzt bei Besprechung des Achsenskeletts wurde auf vielfache Übereinstimmungen hingewiesen, welche zwischen Einrichtungen des Kopfes und des Rumpfes wahrgenommen werden. Auf die Übereinstimmungen und Verschiedenheiten, welche zwischen beiden Regionen des Körpers im Laufe ihrer Entwicklung hervortreten, sei hier im Zusammenhang noch einmal kurz hingewiesen.

Die Gliederung des Wirbeltierkörpers nimmt ihren Ausgang von den Wandungen der primären Leibessäcke, deren dorsaler Abschnitt, der an der Chorda und das Nervenrohr angrenzt, durch Faltenbildung in hintereinander gelegene Säckchen, die Rückensegmente, zerfällt (Fig. 135 u. 136).

Da sich aus der Wand der Rückensegmente die willkürliche Muskulatur entwickelt, so stellt sie das am frühzeitigsten segmentierte Organsystem der Wirbeltiere dar. Die „Myomerie“ ist nun wohl die

direkte Ursache einer segmentalen Anordnung der peripheren Nervenbahnen, indem die zu einem Segment gehörenden Bewegungsnerven sich zu einer vorderen Wurzel an ihrem Austritt aus dem Rückenmark vereinigen und ebenso die Empfindungsnerven, die von einer entsprechenden Hautstrecke herkommen, zusammen eine sensible Wurzel darstellen.

Zur Zeit, wo sich die Segmentierung der Muskulatur und der peripheren Nervenbahnen schon ausgebildet hat, ist das Skelett noch ungegliedert: denn es wird nur dargestellt durch die Chorda dorsalis. Das weiche Mesenchym, welches die Chorda und das Nervenrohr umhüllt, und zum Mutterboden für das später in die Erscheinung tretende gegliederte Achsenskelett wird, ist noch eine zusammenhängende Füllmasse.

In dieser Zeit ist die Sonderung von Kopf und Rumpf schon erfolgt. Sie wird erstens dadurch herbeigeführt, daß sich am vordersten Abschnitt des Körpers die höheren Sinnesorgane anlegen, zweitens dadurch, daß sich das Nervenrohr zu den ansehnlichsten Hirnblasen ausweitert, drittens dadurch, daß die Wandungen des Kopfdarms von regelmäßigen Schlundspalten durchbohrt werden und so ebenfalls eine Art von Segmentierung (die Branchiomerie) erfahren.

Der Abschnitt des Körpers, der sich in dieser Weise zum Kopf umwandelt, ist von Anfang an gegliedert und baut sich aus Segmenten auf, deren Zahl noch strittig ist.

Die Entwicklung von Schlundspalten hat noch weitere Verschiedenheiten zwischen Kopf und Rumpf zur Folge. Der vorderste Teil der Leibeshöhle wird durch das Auftreten der Schlundspalten in mehrere, hintereinander gelegene Kopfhöhlen gegliedert. Indem diese ihren Hohlraum verlieren, hat sich am Kopfe eine der Brust- und Bauchhöhle entsprechende Einrichtung zurückgebildet. Ferner entwickeln sich aus den Wandzellen der Kopfhöhlen ansehnliche, quergestreifte Muskelmassen zur Bewegung und Verengerung der einzelnen Abschnitte des Kiemendarms, während am Rumpf die willkürliche Muskulatur nur von den Rückensegmenten abstammt. Diese breiten sich am Rumpf sowohl dorsalwärts über das Nervenrohr, als auch ventral in die Brust- und Bauchwand aus, während sie am Kopf auf einen kleinen Raum beschränkt bleiben und keine reichere Entwicklung erfahren.

Nachdem so Kopf und Rumpf schon in hohem Grade verschiedenartig geworden sind, beginnt sich erst das knorpelige Achsenskelett anzulegen. Es ist mithin eine Einrichtung von verhältnismäßig jungem Ursprung, wie sie denn auch nur dem Stamm der Wirbeltiere eigentümlich ist und hier selbst ihrem einfachsten Vertreter, dem *Amphioxus lanceolatus*, noch fehlt.

Das knorpelige Achsenskelett entwickelt sich von vornherein in den beiden Hauptabschnitten des Körpers zum Teil in gleichartiger, zum Teil in ungleichartiger Weise.

Gleichartig ist die Entwicklung, insofern der Verknorpelungsprozeß am Kopf und Rumpf im perichordalen Bindegewebe beginnt, sich dann von oben und unten um die Chorda erstreckt und sie einschleidet und schließlich sich noch auf die Bindegewebsschicht fortsetzt, welche das Nervenrohr umhüllt.

Die Ungleichartigkeit dagegen spricht sich in der eintretenden oder ausbleibenden Segmentierung aus. Am Rumpf entsteht unter dem Einfluß der Muskulatur eine Gliederung des knorpeligen Achsenskeletts, indem feste Wirbelstücke mit binde-

gewebig bleibenden Zwischenwirbelbändern abwechseln. Am Kopf entwickelt sich gleich eine zusammenhängende Knorpelkapsel um die Hirnblasen. Die Gliederung, welche sich hier in anderen Organsystemen, in dem Auftreten, der Kopfsegmente und in der Anordnung der Hirnnerven ausprägt, hat keine Gliederung des zu ihnen gehörigen Achsenskeletts zur Folge. Bei keinem Wirbeltier ist im Laufe seiner Entwicklung eine wechselnde Folge von Knorpelstücken und von bindegewebigen Zwischenscheiben als erste Anlage des Primordialcranium beobachtet worden. Eine solche aber als ursprünglicheren Zustand vorauszusetzen, scheint keine Veranlassung vorzuliegen. Lassen sich doch in der geringen Entwicklung der aus den Segmenten des Kopfes hervorgehenden Muskeln, in der voluminösen Entfaltung des Gehirns und der Sinnesorgane Faktoren erblicken, welche den Kopf schon früh zu einem minder beweglichen Abschnitt als den Rumpf gemacht haben. Damit aber kommt für den Kopf die Ursache, welche am Rumpf die Segmentierung des Achsenskeletts notwendig gemacht hat, in Wegfall.

In den letzten Jahren ist von mehreren Seiten (ROSENBERG, STÖHR, FRORIEP) die Ansicht ausgesprochen worden, daß in einigen Wirbeltierklassen die Occipitalregion des Primordialcranium einen Zuwachs durch Verschmelzung mit Wirbelanlagen der Halsregion erfahre und so gleichsam „in stetem kaudalen Vorrücken begriffen sei“.

Außer der Gliederung in Wirbel spricht sich eine Segmentierung des Achsenskeletts noch in dem Auftreten von unteren Bogen aus, welche sich von vorn nach hinten in regelmäßiger Folge wiederholen. Sie werden am Kopf als Schlundbogen, am Rumpf als Rippen bezeichnet. Auch die Lage dieser Skeletteile steht in Abhängigkeit zu den ersten Segmentierungen, von welchen der Organismus der Wirbeltiere betroffen wurde. Denn die Rippen entwickeln sich zwischen den Muskelsegmenten durch Verknorpelungsprozesse in den sie trennenden Bindegewebsblättern, den Zwischenmuskelbändern; die Schlundbogen aber stehen in Abhängigkeit zu den Schlundspalten, durch welche die ventrale Kopfgegend in eine Summe aufeinander folgender Segmente zerlegt worden ist. Aus dem Bestehen von Rippen und von Schlundbogen läßt sich nicht folgern, daß die dazu gehörige Skelettachse gleichfalls segmentiert gewesen sein müsse. Sie sind nur ein Zeichen für die Segmentierung der Körperregion, zu welcher sie hinzugehören.

Daß bei den ausgebildeten Wirbeltieren die embryonal vorhandene Segmentierung des Kopfes mehr oder minder verloren geht, hängt besonders von zwei Momenten ab. Erstens entwickeln sich die Kopfsegmente nur wenig, liefern unbedeutende Muskeln, bilden sich zum Teil ganz zurück, zweitens wird das Viszeralskelett von tief eingreifenden Metamorphosen betroffen. Namentlich bei den höheren Wirbeltieren erfährt es solche Rück- und Umbildungen, daß schließlich nichts mehr von der ursprünglich segmentalen Anordnung seiner Teile (Kiefergarnenapparat, Gehörknöchelchen, Zungenbein) zu erkennen ist.

B. Die Entwicklung des Extremitätenskeletts.

Die Gliedmaßen setzen sich bei den Wirbeltieren vorn und hinten zur Seite des Rumpfes als kleine, flossenartige Auswüchse an (Fig. 176, 246, 416). Daß sie hier mehr zur ventralen als zur dorsalen Fläche des Körpers gerechnet werden müssen, geht daraus hervor, daß sie von den ventralen Ästen der Rückenmarksnerven innerviert werden.

Ferner scheinen die Gliedmaßen zu einer größeren Anzahl von Rumpfsegmenten zu gehören. Es läßt sich dies sowohl aus der Art der Nervenverteilung, als auch aus der Abstammung ihrer Muskulatur erschließen. Denn die vorderen und die hinteren Gliedmaßen beziehen ihre Nerven immer von einer größeren Anzahl von Spinalnerven. Die Muskeln aber stammen aus derselben Quelle wie die ganze Rumpfmuskulatur, nämlich von den Rumpfsegmenten ab, Verhältnisse, die bei Selachierembryonen leicht festzustellen sind (vgl. S. 245). Bei ihnen wachsen, wie Untersuchungen von DOHRN gelehrt haben, von einer größeren Anzahl von Rumpfsegmenten je zwei Knospen in das Gallertgewebe der Flossenanlage hinein, lösen sich dann von ihrem Mutterboden ab und teilen sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, die Anlage der Streck- und der Beugemuskulatur. Jede Flosse enthält mithin eine Reihe hintereinander gelegener, segmental entstandener Muskelanlagen, eine Tatsache, welche noch bei manchen anderen Fragen, welche den Ursprung der Gliedmaßen betreffen, ins Gewicht fällt.

Beim Menschen nimmt die Anlage der Gliedmaßen in der 5. Woche schon eine bestimmtere Gestalt an. Der Höcker hat sich vergrößert und in zwei Stücke gegliedert, von denen das distale zu Hand oder Fuß wird (Fig. 203). Auch beginnt an der vorderen Extremität bereits die

Hand an ihrem vorderen Rand Einkerbungen zu erhalten, durch welche sich die ersten Rudimente der Finger markieren. In der 6. Woche sind die drei Hauptabschnitte der Gliedmaßen zu erkennen, indem sich noch das proximale Stück durch eine Querfurche im Ober- und Unterarm, Ober- und Unterschenkel gesondert hat. Auch sind jetzt am Fuß die Zehen durch Einschnürungen, aber weniger deutlich als an der Hand angedeutet. In der 7. Woche bemerkt man an den Spitzen der Finger krallenartige, aus Epidermiszellen bestehende Ansätze, die Urnägel. „An der Hand fällt auf diesem Stadium“, wie HENSEN bemerkt, „die Ähnlichkeit mit der von der Sohle aus betrachteten Vorderextremität

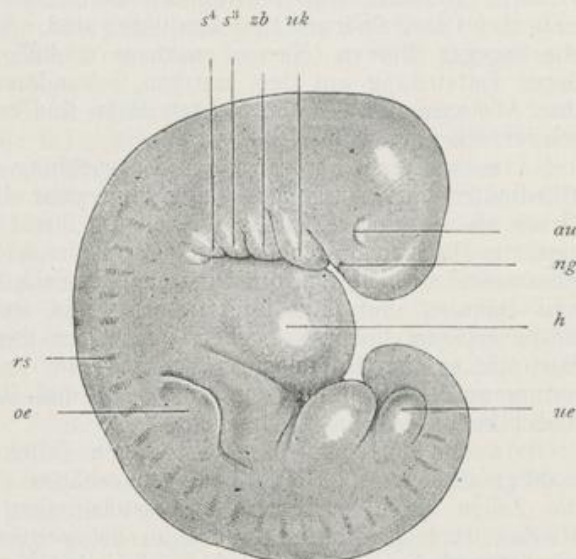


Fig. 416. Sehr junger menschlicher Embryo aus der 4. Woche von 4 mm Nacken-Steißlänge, der Gebärmutter einer Selbstmörderin 8 Stunden nach ihrem Tode entnommen. Nach RABL.

au Auge, ng Nasengrube, uk Unterkiefer, zb Zungenbeinbogen, s³, s⁴ dritter, vierter Schlundbogen, h durch die Entwicklung des Herzens verursachte Auftreibung der Rumpfwand, rs Grenze zweier Rückensegmente, oe, ue obere, untere Extremität.

eines Karnivoren auf; die Polster sind bei zehenartiger Kürze und Dicke der Finger stark entwickelt.“

Bei ihrer Vergrößerung legen sich die Gliedmaßen der Bauchfläche des Embryo an und sind dabei schräg von vorn nach hinten gerichtet, und zwar die vorderen Gliedmaßen mehr als die hinteren. Bei beiden liegt ursprünglich die spätere Streckseite dorsal, die Beugeseite ventral. Sowohl der radiale wie der tibiale Rand mit dem Daumen und der großen Zehe sind kopfwärts und der fünfte Finger und die fünfte Zehe sind schwanzwärts gewandt. Hieraus, sowie aus der Annahme, daß die Gliedmaßen mehreren Rumpfsegmenten angehören, erklären sich einige Verhältnisse in der Verteilung der Nerven der oberen Extremität. Es wird nämlich am Arm „die radiale Seite von Nerven versorgt (Axillaris, Musculocutaneus), deren Fasern auf den fünften bis siebenten Cervicalnerven zurückzuführen sind. An der Ulnarseite finden wir dagegen Nerven (Nervus cutaneus medialis, medius und ulnaris), deren Entstehung aus dem unteren, sekundären Stamme des Plexus ihre Abstammung aus dem achten Hals- und ersten Dorsalnerven uns schwer erkennen läßt“ (SCHWALBE). *Thymus*

Im weiteren Fortgang der Entwicklung verändern die beiden Gliedmaßen ihre Ausgangsstellung, und zwar die vordere in höherem Grade als die hintere, indem sie sich um ihre Längsachse in entgegengesetzter Richtung drehen; auf diese Weise kommt am Oberarm die Streckseite nach hinten, am Oberschenkel nach vorn zu liegen; Radius und Daumen sind jetzt lateralwärts, Tibia und große Zehe medianwärts gelagert. Diese Lageveränderungen durch Drehung sind bei Bestimmung der Homologien von vorderer und hinterer Extremität naturgemäß in Rechnung zu bringen, so daß Radius und Tibia, Ulna und Fibula einander entsprechen.

In der ursprünglich gleichmäßigen Zellenmasse setzen sich allmählich Skelett- und Muskelanlagen schärfer voneinander ab, indem die Zellen einen bestimmteren, histologischen Charakter gewinnen. Hierbei ist folgende Erscheinung zu beobachten: Die Teile des Extremitätenskeletts werden nicht alle gleichzeitig angelegt, sondern halten eine bestimmte Reihenfolge ein, etwa in der Weise, wie bei der Entwicklung des Achsenskeletts, der Gliederungsprozeß vorn beginnt und nach rückwärts fortschreitet. So bilden sich an den Gliedmaßen die proximal, d. h. dem Rumpfe näher gelegenen Skelettstücke früher aus, als die distal oder entfernter gelegenen. Am auffälligsten tritt dies an den Fingern und Zehen hervor. Während die erste Phalanx sich schon vom umgebenden Gewebe bei Embryonen der 5. und 6. Woche abgesetzt hat, ist die zweite und dritte noch nicht zu erkennen; das Ende der Finger- und Zehenanlagen wird noch von einer kleinzelligen, in Wucherung begriffenen Masse dargestellt. In dieser sondert sich hierauf die zweite, zuletzt die dritte Phalanx. Ferner eilen die vorderen Gliedmaßen den hinteren in ihrer Ausbildung etwas voraus.

Bei der Entstehung des Extremitätenskeletts sind ebenfalls wie bei der Wirbelsäule und dem Schädel drei verschiedene Stadien zu unterscheiden, ein Stadium der häutigen, der knorpeligen und der knöchernen Anlage.

1. **Schulter- und Beckengürtel.** Die Extremitätengürtel bestehen bei ihrer Anlage aus je einem Paar von gebogenen Knorpelstücken, die unter der Haut in die Rumpfmuskeln eingebettet sind und etwa in ihrer Mitte eine Gelenkfläche zur Aufnahme des Skeletts der freien

Extremität tragen. Hierdurch zerfällt jeder Knorpel in eine dorsale, der Wirbelsäule genäherte und in eine ventrale Hälfte. Die erste ist bei den Säugetieren und dem Menschen zu einem breiten, schaufelförmigen Stück umgestaltet, die ventrale Hälfte dagegen, welche entweder nahe oder bis zur Medianebene heranreicht, ist in zwei auseinanderweichende Fortsätze, einen vorderen und einen hinteren, gesondert. Die so unterscheidbaren Knorpelstücke verknöchern von besonderen Knochenkernen aus und gewinnen hierdurch noch einen höheren Grad von Selbständigkeit.

Das Schulterblatt des Menschen ist anfangs ein Knorpel von ähnlicher Gestalt wie beim Erwachsenen, nur daß die Basis scapulae weniger entwickelt ist. Im 3. Monat beginnt die Verknöcherung vom Collum scapulae aus. Doch bleiben lange Zeit die Ränder, die Schultergräte und das Acromion knorpelig, was sie zum Teil auch noch beim Neugeborenen sind. In ihnen entstehen hier und da noch akzessorische Kerne im Kindesalter.

Vom Gelenkteil des Schulterblattes geht ventralwärts ein knorpeliger Fortsatz aus, der beim Menschen kurz, bei anderen Wirbeltieren aber von beträchtlicher Größe ist und dann bis zum Brustbein heranreicht. Er entspricht der hinteren der oben erwähnten Spangen, in welche sich der ventrale Teil des Knorpelbogens gesondert hat, und ist als Pars coracoidea in der vergleichenden Anatomie bekannt. Beim Menschen ist er nur kümmerlich entwickelt. Seine größere Selbständigkeit gibt sich aber noch darin zu erkennen, daß er im 1. Lebensjahre einen eigenen Knochenkern erhält. Aus diesem entsteht allmählich ein Knochenstückchen (Os coracoideum), welches bis zum 17. Jahre durch einen Knorpelstreifen mit dem Schulterblatt verbunden ist und sich daher ablösen läßt. Später vereinigt es sich mit ihm durch Knochenmasse und stellt den Rabenschnabelfortsatz dar. Noch später erfolgt die Verschmelzung der oben erwähnten Nebenkerne, welchen eine größere morphologische Bedeutung nicht beizulegen ist.

Über die Stellung, welche das Schlüsselbein am Schultergürtel einnimmt, gehen die Ansichten nach zwei Richtungen auseinander. Nach GÖTTE und HOFFMANN usw. gehört es zu den primordialen, knorpelig vorgebildeten Skeletteilen und entspricht der vorderen ventralen Spange, welche die Urform des Schultergürtels besessen hat. Nach GEGENBAUR ist es ein Belegknochen, der mit dem knorpeligen Skelett in ähnlicher Weise, wie am Schädel die Belegknochen mit dem Primordialcranium in Verbindung getreten ist. Zu der verschiedenen Auffassung hat die eigentümliche Entwicklungsweise des Schlüsselbeins die Veranlassung gegeben. Es ist der erste Knochen, der beim Menschen, und zwar schon in der 7. Woche, gebildet wird. Wie GEGENBAUR zuerst gefunden hat, entwickelt er sich am Anfang aus einem völlig indifferenten Gewebe. Dann setzen sich an seinen beiden Enden Knorpelmassen an, die weicher und mit weniger Zwischensubstanz versehen sind als die gewöhnlichen embryonalen Knorpel. Sie dienen, wie bei den anderen knorpelig vorgebildeten Knochen, dem Längenwachstum des Schlüsselbeins nach beiden Enden hin. Auch entwickelt sich im sternalen Ende, wie KÖLLIKER erwähnt, eine Art Epiphysenkern zwischen dem 15. und 20. Lebensjahre und verschmilzt bis zum 25. Jahre mit dem Hauptstück.

Der Beckengürtel läßt auch beim Menschen und bei den Säugetieren die ursprünglichen Verhältnisse noch am getreuesten erkennen.

Er besteht in seiner ersten Anlage aus einem linken und einem rechten Hüftbeinknorpel, die ventralwärts in der Symphyse durch Bindegewebe vereinigt werden und in ihrer Mitte die Gelenkpfanne tragen. Jeder Hüftbeinknorpel läßt einen dorsal von der Pfanne gelegenen, verbreiterten Teil, welcher sich mit dem Sacralabschnitt der Wirbelsäule verbindet, den Darmbeinknorpel, unterscheiden, sowie zwei ventrale, in der Symphyse zusammenstoßende Knorpelspangen, Scham- und Sitzbein, welche das Hüftbeinloch (Foramen obturatorium) umschließen. Vom Schambeinknorpel berichtet ROSENBERG, daß er zuerst selbständig angelegt werde, aber sehr bald mit den anderen Knorpeln in der Pfanne verschmelze.

Die Verknöcherung beginnt am Ende des 3. Monats von drei Stellen aus, und so bildet sich ein knöchernes Darm-, Scham- und Sitzbein auf Kosten des Knorpels, der aber noch zur Zeit der Geburt in ansehnlichen Resten vorhanden ist. Denn noch ist knorpelig der ganze Darmbeinkamm, der Rand und Grund der Pfanne, die ganze Strecke vom Sitzbeinhöcker zum Schambeinhöcker.

Nach der Geburt schreitet das Wachstum der drei Knochenstücke nach der Pfanne vor, wo sie untereinander zusammentreffen, aber noch bis zur Pubertät durch Knorpelstreifen, welche eine dreistrahligte Figur zusammen bilden, getrennt bleiben. Im 8. Lebensjahre etwa verschmelzen Scham- und Sitzbein mit ihrem ab- und aufsteigenden Ast untereinander, so daß jetzt jedes Hüftbein aus zwei durch Knorpelgewebe in der Pfanne vereinigten Stücken, dem Darmbein und einem Schambeinsitz, besteht. Diese vereinigen sich zu einem Stück erst zur Zeit der Pubertät. Wie am Schulter-, kommen auch am Beckengürtel Nebenkerne vor, von denen einer, der zuweilen im Knorpel der Pfanne auftritt, der wichtigste ist und als Os acetabuli beschrieben wird. Andere entstehen im knorpeligen Darmbeinkamm und in den Spinae und Tubercula und im Tuber ischii. Sie gesellen sich zum Hauptknochen erst am Ende der Wachstumsperiode hinzu.

2. Skelett der freien Extremität. Alle Skeletteile von Hand, Ober- und Unterarm, ebenso von Fuß, Ober- und Unterschenkel sind ursprünglich solide, hyaline Knorpelstücke, welche im großen und ganzen ziemlich frühzeitig die äußeren Formen der später an ihre Stelle tretenden Knochen gewinnen. Gegen ihre Umgebung sind sie durch eine faserige Bindegewebsschicht, die Knorpeloberhaut oder das Perichondrium, abgegrenzt.

Vom Anfang des 3. Monats beginnt der Verknöcherungsprozeß an den größeren Skelettstücken. Es wird in ähnlicher Weise wie an der Wirbelsäule das Knorpelgewebe zerstört und durch Knochengewebe ersetzt. Hierbei treten mehrere, allgemein gesetzmäßige Erscheinungen hervor, auf welche ich noch näher eingehen will, ohne indessen dabei die komplizierten, histologischen Vorgänge zu berücksichtigen, über welche Lehrbücher der Gewebelehre Auskunft geben.

Der Verknöcherungsprozeß gestaltet sich äußerlich etwas verschieden, je nachdem die Knorpel klein und in den verschiedenen Dimensionen mehr gleichmäßig entwickelt sind, wie an der Hand- und der Fußwurzel, oder sich mehr in die Länge gestreckt haben.

Im ersten Falle ist der Hergang ein einfacherer. Von der Knorpeloberhaut her wachsen bindegewebige, zellenreiche Fortsätze mit Gefäßen in den Knorpel hinein, lösen die Grundsubstanz auf und vereinigen sich in dem Zentrum untereinander. Es entsteht ein Netzwerk

von Markräumen, in deren Umgebung es zu einer Ablagerung von Kalksalzen (einer provisorischen Verkalkung) kommt. Die Markräume dehnen sich mehr und mehr durch Zerstörung von Knorpelsubstanz aus. Dann werden von den an ihrer Oberfläche gelegenen Zellen Knochenlamellen, die sich nach und nach verdicken, abgeschieden. Der so entstandene Knochenkern vergrößert sich langsam, bis schließlich der Knorpel fast ganz verdrängt und von ihm nur noch eine dünne Schicht als Überzug an der Oberfläche übrig geblieben ist. Die Verknöcherung der Hand- und Fußwurzelknochen ist somit eine rein enchondrale und geht gewöhnlich von einem, zuweilen auch von zwei Knochenkernen aus. Sie beginnt erst sehr spät, in den ersten Jahren nach der Geburt. Eine Ausnahme machen nur am Fuß der Calcaneus und Talus, welche im 6. und 7. Monat einen Knochenkern erhalten, und das Cuboid, das kurz vor der Geburt zu ossifizieren beginnt. Bei den übrigen findet die Verknöcherung nach der Geburt, wie KÖLLIKER abgibt, in folgender Reihenfolge statt:

I. An der Hand: 1. Capitatum und Hamatum (1. Jahr). 2. Triquetrum (3. Jahr). 3. Multangulum majus und Lunatum (5. Jahr). 4. Naviculare und Multangulum minus (6.—8. Jahr). 5. Pisiforme (12. Jahr).

II. Am Fuß: 1. Naviculare (1. Jahr). 2. Cuneiforme I und II (3. Jahr). 3. Cuneiforme III (4. Jahr).

In einer komplizierteren Weise vollzieht sich der Verknöcherungsprozeß an den langen Knorpeln, an denen er auch viel früher, meist schon vom 3. embryonalen Monat an, beginnt. Der Hergang ist ein ziemlich typischer. Zuerst findet eine perichondrale Verknöcherung in der Mitte der einzelnen Knorpel, des Humerus und des Femur, der Tibia und der Fibula, des Radius und der Ulna, statt. Von der Knorpeloberhaut wird anstatt knorpeliger Grundsubstanz Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel aufgelagert, so daß er in seiner Mitte von einem immer dicker werdenden Knochenzylinder eingeschidet wird.

Das Weiterwachstum des so aus zwei Geweben zusammengesetzten Skelettstücks geht in einer doppelten Weise vor sich: erstens durch Wucherung des Knorpels und zweitens durch Vermehrung der Knochensubstanz. Das Knorpelgewebe vermehrt sich an den beiden Enden des Skelettstücks und trägt zu seiner Verlängerung und Verdickung bei. In der Mitte dagegen, wo es von einem Knochenzylinder eingehüllt ist, bleibt es im Wachstum stehen. Hier findet fortwährend eine Auflagerung neuer Knochenlamellen auf die bereits gebildeten von der ursprünglichen Knorpelhaut oder, wie man jetzt richtiger sagt, von der Knochenoberhaut aus statt. Hierbei dehnen sich die später abgelagerten Lamellen immer weiter nach den beiden Enden des Skelettstücks aus; es werden immer neue Knorpelbezirke vom Knochen eingeschidet und in ihrem Wachstum gehemmt. Die periostale Knochenscheide aber nimmt infolgedessen die Form zweier mit ihren Spitzen verbundener Trichter an.

Der den Trichter ausfüllende Knorpel erfährt frühzeitig eine allmähliche Um- und Rückbildung. Von der knöchernen Scheide aus wachsen Bindegewebszüge mit Blutgefäßen in ihn hinein, lösen die Grundsubstanz auf und erzeugen größere und kleinere Markräume. Indem dann an der Oberfläche derselben auch Knochengewebe auf die stehengebliebenen Knorpelreste ausgeschieden wird, entwickelt sich eine spongiöse, knöcherne Substanz, welche die trichterförmigen Höhlen des periostal entstandenen, kompakten Knochenmantels ausfüllt. Der

*enchondrale
Ossifikation!*

*perichondrale
Ossifikation*

Spongiosa

Mark
spongiöse Knochen ist übrigens nur eine vergängliche Bildung. Nach und nach wird er von der Mitte des Skelettstücks aus wieder aufgelöst; an seine Stelle tritt dann weiches, mit Blutgefäßen reichlich versehenes Mark. Auf diese Weise entsteht in der ursprünglich ganz kompakten Knorpelanlage die große Markhöhle der Röhrenknochen.

Während dieser Vorgänge bleiben die beiden Enden immer noch knorpelig und dienen noch lange Zeit durch ihre Wucherung zum Längenwachstum des Skelettstücks. Sie werden als die beiden Epiphysen bezeichnet, im Gegensatz zu dem zuerst verknöcherten Mittelstück, welches den Namen der Diaphyse erhalten hat. Diese vergrößert sich auf Kosten des Epiphysenknorpels, indem sich der enchondrale Verknöcherungsprozeß mit einer sich deutlich markierenden Verknöcherungslinie nach beiden Enden fortsetzt.

Eine neue Komplikation tritt in der Entwicklung der Röhrenknochen entweder kurze Zeit vor der Geburt oder in den ersten Lebensjahren ein. Es bilden sich dann nämlich in der Mitte jeder Epiphyse besondere Verknöcherungszentren, die sogenannten Epiphysenkerne, aus, indem in der schon früher beschriebenen Weise blutgefäßführende Kanäle durch Auflösung der Knorpelsubstanz entstehen und sich zu größeren Markräumen verbinden, an deren Oberfläche dann Knochengewebe ausgeschieden wird. Durch langsam fortschreitende, auf Jahre sich erstreckende Vergrößerung der Knochenkerne wird der Epiphysenknorpel nach und nach in eine spongiöse Knochenscheibe umgewandelt und schließlich bis auf geringe Reste zerstört. Einmal erhält sich eine nur wenige Millimeter dicke Schicht als Überzug an der freien Oberfläche und stellt den „Gelenkknorpel“ dar. Zweitens bleibt eine dünne Knorpelschicht lange Zeit zwischen dem zuerst entstandenen, knöchernen Mittelstück und der knöchernen, scheibenförmigen Epiphyse bestehen und dient dem Längenwachstum des Skelettstücks. Der Knorpel nämlich vermehrt sich durch Wucherungen seiner Zellen in energischer Weise und wird in demselben Maße immer wieder neu ersetzt, wie er an seinen beiden Endflächen durch enchondrale Verknöcherung aufgelöst wird; denn auf seine Kosten wächst sowohl die knöcherne Epiphyse als auch, und zwar in viel bedeutenderem Maße, die sich rascher vergrößernde Diaphyse.

So kommt es, daß man Röhrenknochen, deren Wachstum noch nicht abgeschlossen ist, in drei Knochenstücke zerlegen kann, wenn man die organischen Teile durch Fäulnis entfernt. Eine Verschmelzung zu einem einzigen Knochenstück erfolgt erst, wenn zur Zeit der Geschlechtsreife das Längenwachstum des Körpers beendet ist. Dann werden die dünnen Knorpellamellen zwischen der Diaphyse und ihren beiden Epiphysen zerstört und noch in Knochensubstanz umgewandelt. Von dieser Zeit an ist eine weitere Vergrößerung des Knochens in der Länge nicht mehr möglich.

Außer den drei eben beschriebenen, typischen und hauptsächlichsten Zentren, von denen die Verknöcherung der knorpeligen Anlage eines Röhrenknochens ausgeht, legen sich in vielen Fällen noch kleinere Verknöcherungszentren von einer mehr untergeordneten Bedeutung an, welche man als akzessorische Knochenkerne oder als Nebenerkerne bezeichnet. Sie entstehen immer erst in späteren Jahren, wenn die Epiphysen weit entwickelt und zuweilen schon mit der Diaphyse in Verschmelzung begriffen sind. Sie treten dann an solchen Stellen auf, an denen die knorpelige Anlage Höcker und Vorsprünge besitzt, wie

in den Tubercula des Oberarms, in den Trochanteren des Femur, den Epicondylis usw. Sie dienen zur Umwandlung derselben in Knochenmasse und verschmelzen gewöhnlich am spätesten mit dem Hauptknochen.

Angaben über den Beginn der Verknöcherung in den einzelnen Skelettstücken. Das Oberarmbein verknöchert in der Diaphyse in der 8. Woche. Epiphysenkerne bilden sich erst nach der Geburt am Anfang des ersten oder am Anfang des 2. Lebensjahres. Im 2. Jahre treten Nebenkerne im Tuberculum majus und minus, vom 5. Jahre an in den Epicondylis auf. — Radius und Ulna verknöchern in der Diaphyse ebenfalls von der 8. Woche an. Epiphysenkerne erscheinen erst vom 2.—5. Lebensjahre an. Nebenkerne werden ziemlich spät in den Griffelfortsätzen beobachtet. — Die Metacarpalia verknöchern von der 9. Woche an, doch so, daß nur eine knorpelige Epiphyse, und zwar (mit Ausnahme des Metacarpale des Daumens) am distalen Ende, entsteht. Diese erhält im 3. Lebensjahre einen eigenen Knochenkern. — Die Verknöcherung in den Phalangen beginnt zu derselben Zeit wie in den Metacarpalia. — Das Oberschenkelbein verknöchert von der 7. Woche an. Geringe Zeit vor der Geburt legt sich in der distalen Epiphyse ein Knochenkern an, welcher mit zu den Zeichen, daß ein Kind ausgetragen ist, gehört und daher für forensische Zwecke eine gewisse Bedeutung besitzt. Nach der Geburt tritt bald ein Epiphysenkern im Kopf des Femur auf. Nebenkerne bilden sich im 5. Lebensjahre im Trochanter major, im 13.—14. im Trochanter minor. — Tibia und Fibula erhalten ihre Epiphysenkerne nach der Geburt zuerst am proximalen, dann am distalen Ende im 1. und 3. Lebensjahre, und zwar so, daß die Verknöcherungen in der Fibula etwa um 1 Jahr später als in der Tibia erfolgen. GEGENBAUR sieht hierin eine Unterordnung der funktionellen Bedeutung der Fibula im Vergleiche zur Tibia ausgedrückt. — Die Kniescheibe verknöchert vom 3. Jahre an. — Für die Metatarsalia und die Zehenphalangen gilt im allgemeinen das für die entsprechenden Teile der Hand Gesagte.

3. Die Entwicklung der Gelenke. Da sich die einzelnen Knorpelstücke in dem Mesenchym des Körpers durch histologische Metamorphose anlegen, so werden sie ursprünglich untereinander durch Reste des Muttergewebes verbunden. Dieses nimmt gewöhnlich eine mehr derbfaserige Beschaffenheit an und gestaltet sich so zu einem besonderen Bande. Eine derartige Vereinigung der einzelnen Skelettteile ist bei niederen Wirbeltieren, wie bei den Haien, die vorherrschende. Bei den höheren Wirbeltieren und dem Menschen erhält sie sich nur an manchen Orten, wie an der Wirbelsäule, in welcher die einzelnen Wirbelkörper durch bindegewebige Zwischenscheiben zusammenhängen. An solchen Stellen dagegen, an welchen die aufeinander stoßenden Skelettteile einen höheren Grad von Beweglichkeit zueinander gewinnen, tritt an Stelle der einfacheren, bindegewebigen Vereinigung die kompliziertere Gelenkverbindung.

Bei der Entwicklung der Gelenke sind folgende allgemeine Erscheinungen zu beobachten:

Junge Knorpelanlagen, wie z. B. im Ober- und Unterschenkel, sind auf frühen Stadien an den Stellen, wo sich später die Gelenkhöhle ausbildet, durch ein sehr zellenreiches Zwischengewebe getrennt (Zwischen-

scheibe von HENKE und REIHER). Das Zwischengewebe verliert später an Ausdehnung, indem auf seine Kosten die Knorpel an ihren Enden wachsen. In vielen Fällen schwindet es vollständig, so daß dann die Endflächen der betreffenden Skeletteile sich unmittelbar eine Strecke weit berühren.

Jetzt hat sich auch schon die spezifische Krümmung der Gelenkflächen mehr oder minder gut ausgebildet. Es ist dies zu einer Zeit geschehen, wo eine Gelenkhöhle noch nicht vorhanden ist, und wo auch Bewegungen nur selten ausgeführt werden. Hieraus folgt, daß während des embryonalen Lebens die Gelenkflächen ihre spezifische Form nicht unter dem Einfluß der Muskeltätigkeit gewinnen können. Wenn von manchen Seiten angenommen worden ist, daß sich die Gelenkflächen gleichsam durch Abschleifung und Anpassung aneinander infolge bestimmter, wiederkehrender Verschiebungen auf einfach mechanischem Wege bilden, so läßt sich diese Annahme nicht aufrecht erhalten. Die frühzeitig eintretende typische Gestaltung der Gelenke erscheint daher als eine ererbte (BERNAYS). Nur für Veränderungen auf späteren Stadien kann die Muskeltätigkeit in Frage kommen, und wird sie auf die weitere Ausbildung und Formung der Gelenkflächen nicht ohne Einfluß sein.

Wenn nach Schwund des Zwischengewebes die Endflächen der sich entwickelnden Knorpel in unmittelbare Berührung kommen, tritt zwischen ihnen ein schmaler Spalt auf als erste Anlage der Gelenkhöhle. Er wird unmittelbar vom hyalinen Gelenkknorpel begrenzt, der in seinem Bereich keine besondere Knorpeloberhaut besitzt. Gegen das umgebende Bindegewebe findet hierauf allmählich eine schärfere Abgrenzung der Gelenkhöhle statt, indem sich von einem Knorpel zum anderen eine festere Bindegewebsschicht entwickelt und zum Kapselband wird; andere Faserzüge formen sich zu einzelnen straffen Gelenkbändern.

Etwas abweichend gestaltet sich der Entwicklungsprozeß, wenn die Gelenkflächen nicht aufeinander passen. In diesen Fällen können sich die Enden der Knorpel nicht in der eben beschriebenen Weise unmittelbar berühren; sie bleiben jetzt durch mehr oder minder bedeutende Reste des zellenreichen Zwischengewebes getrennt, welches alsdann immer mehr eine derbfaserige Beschaffenheit annimmt.

Wenn das Zwischengewebe in ganzer Ausdehnung erhalten bleibt, entsteht eine faserknorpelige Zwischengelenksscheibe (Zwischenknorpel), welche sich als ein elastisches Polster zwischen die Skelettstücke hineinschiebt. Hier bildet sich je eine Gelenkspalte zwischen der Bandscheibe und den beiden Endflächen der Gelenkknorpel aus, oder, mit anderen Worten: es entwickelt sich eine Gelenkhöhle, welche durch eine Zwischen-scheibe in zwei Räume getrennt ist.

Endlich kommt noch eine besondere Modifikation der Gelenke zustande, wenn sich die Knorpel teilweise berühren, teilweise durch Zwischengewebe getrennt bleiben. In diesem Falle erscheint an der Berührungsstelle eine einfache Gelenkspalte; seitwärts aber vergrößert sich dieselbe dadurch, daß sich die nicht kongruenten Teile der Knorpel-flächen von dem sie trennenden Zwischengewebe abspalten. So entsteht zwar eine einheitliche Gelenkhöhle, doch schieben sich in sie von der Gelenkkapsel her die Umbildungsprodukte des Zwischengewebes hinein und stellen die sogenannten halbmondförmigen Faserknorpel oder Menisci, wie am Kniegelenk, dar.

Wie schon früher bei der Entwicklung der Extremitätenknochen beschrieben wurde, erhält sich ein außerordentlich geringer Rest der Knorpelanlage auch nach Abschluß des Verknöcherungsprozesses und bildet einen nur wenige Millimeter dicken Knorpelüberzug an den Gelenkflächen. Einen solchen besitzen die Gelenkflächen aller Knochen, welche sich aus einer knorpeligen Anlage entwickeln.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn Knochen, die im Bindegewebe direkt entstanden sind, wie die Belegknochen, in eine wirkliche Gelenkverbindung miteinander treten. Einen derartigen Fall bietet uns bei den Säugetieren das Kiefergelenk dar. An ihm wird der Gelenkfortsatz des Unterkiefers sowie die Gelenkgrube an der Schuppe des Schläfenbeins von einer dünnen, nicht verknöcherten Gewebsschicht überzogen. Sie sieht bei flüchtigem Anblick wie Knorpel aus und wird auch gewöhnlich als solcher beschrieben. Bei mikroskopischer Untersuchung aber zeigt sich, daß sie sich nur aus Lagen von Bindegewebsfasern zusammensetzt. Wie es knorpelig und bindegewebig präformierte Knochen gibt, so hat man auch zu unterscheiden zwischen Gelenken mit einem Überzug von hyalinem Knorpel und Gelenken mit einem Überzug von faseriger Bindesubstanz.

knorpelig!

Repetitorium zu Kapitel XII.

I. Entwicklung des Herzens. 1. In der ersten Anlage des Herzens sind zwei verschiedene Typen bei den Wirbeltieren zu unterscheiden: a) Bei Cyclostomen, Selachiern, Ganoiden, Amphibien entwickelt sich das Herz als ein unpaares Säckchen an der unteren Fläche der Kopfdarmhöhle im ventralen Darmgekröse, welches dadurch in ein Mesocardium anterius und posterius zerlegt wird. b) Bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren entwickelt sich das Herz aus zwei getrennten Hälften, welche nachträglich untereinander zu einem einfachen und dann wie beim ersten Typus gelagerten Schlauch verschmelzen.

2. Der zweite Typus ist von dem ersten abzuleiten und aus Anpassung an den Dottergehalt des Eies zu erklären, indem sich das Herz zu einer Zeit anlegt, wo die Darmplatte noch auf dem Dotter ausgebreitet und noch nicht zur Kopfdarmhöhle zusammengefaltet ist.

3. Das Herz legt sich bei allen Wirbeltieren zuerst in der Kopfhalsgegend hinter dem letzten Schlundbogen an.

4. Das hintere, venöse Ende des Herzschlauchs nimmt das Blut aus dem Körper durch die Venae omphalo-mesentericae auf, das vordere, arterielle Ende gibt es durch den Truncus arteriosus an den Körper ab.

5. Der einfache Herzschlauch geht bei den Amnioten: a) durch Krümmungen, Einschnürungen und Lageveränderungen und b) durch Bildung von Scheidewänden im Innern in das aus zwei Kammern und zwei Vorhöfen zusammengesetzte Herz über.

6. Der gerade Schlauch nimmt die Form eines S an.

7. Der venöse Abschnitt des S kommt mehr dorsal, der arterielle mehr ventral zu liegen; beide setzen sich durch eine enge Stelle, den Ohrkanal, als Vorhof und Kammer gegeneinander ab.

8. Der Vorhof treibt seitliche Ausstülpungen, die Herzhöhlen, welche sich von hinten um den Truncus arteriosus herumlegen.

9. Die Scheidewandbildung, durch welche Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus in eine linke und in eine rechte Hälfte abgeteilt werden, beginnt von drei verschiedenen Stellen aus.